

PREDICCIÓN DE HÍBRIDOS DE CRUZAS SIMPLES DE MAÍZ CON BASE EN INFORMACIÓN GENÓMICA DE LAS LÍNEAS

Rosendo Hernández-Martínez¹, Amalio Santacruz-Varela², César A. Reyes-Méndez¹, Higinio López-Sánchez³, Ricardo Lobato-Ortiz² y Fernando Castillo-González²

RESUMEN

La divergencia genética de los progenitores de un híbrido juega un papel importante en la expresión de la heterosis de su progenie. El objetivo de este estudio fue predecir las combinaciones híbridas mediante marcadores moleculares de tipo microsátelite de mayor comportamiento heterótico con base en la divergencia entre pares de líneas. Se genotiparon 37 líneas de maíz para determinar el perfil genético con el uso de microsátelites (SSRs), con los cuales se estimaron las distancias genéticas (DG) modificadas de Rogers. Se generaron 46 híbridos, los cuales fueron evaluados en dos localidades de Tamaulipas, México, durante el ciclo otoño-invierno 2020, bajo un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones. Se realizó un análisis de varianza y una regresión lineal con las DG entre las líneas progenitoras como variable independiente contra rendimiento (REND) y sus componentes como variables dependientes. Se detectó significancia entre localidades y genotipos para todas las variables. El híbrido superior en rendimiento de grano fue LEARB9 × UAY113 con 9,1 t·ha⁻¹. El análisis de regresión lineal reveló una asociación baja, aunque con diferencias significativas ($P \leq 0,01$) entre DG vs REND y porcentaje de desgrane en mazorca, con coeficientes de regresión de 4,77 t·ha⁻¹, y 7,13 %, con coeficientes de determinación $R^2 = 0,14$ y 0,06. Para DG vs altura de planta y altura de mazorca se observó una relación moderada significativa ($P \leq 0,01$), coeficientes de regresión de 84,15 y 42,39 cm y coeficientes de determinación $R^2 = 0,28$ y 0,26. Se destaca que los SSRs, pueden de ser usados como auxiliares en los esquemas de hibridación tradicionales.

Palabras clave adicionales: Distancias genéticas, hibridación, microsátelites, *Zea mays*

ABSTRACT

Prediction of single-cross hybrids of maize based on genomic information of the lines

The genetic divergence of the parents of a hybrid plays an important role in the expression of heterosis of its progeny. The objective of this research was to predict hybrid combinations using microsatellite-type molecular markers of higher heterotic behavior based on divergence between pairs of lines. Thirty-seven maize lines were genotyped for genetic profiling using microsatellites, with which Rogers' modified genetic distances (GD) were estimated. Forty-six hybrids were generated and evaluated in two locations in Tamaulipas, Mexico, during the autumn-winter 2020 seasons, under a randomized complete block design with three replications. Analysis of variance and linear regression were performed with genetic distances between parent lines as GD versus yield (GRY) and its components as dependent variables. Significance was detected between locations and genotypes for all variables. The superior hybrid in grain yield was LEARB9 × UAY113 with 9.1 t·ha⁻¹. Linear regression analysis revealed a low association, although with significant differences ($P \leq 0.01$) between GD vs GRY and cob shelling percentage, with regression coefficients of 4.77 t·ha⁻¹, and 7.13 %, with coefficients of determination $R^2 = 0.14$ and 0.06. For GD vs plant height and cob height, a significant ($P \leq 0.01$) moderate relationship, regression coefficients of 84.15 and 42.39 cm and coefficients of determination $R^2 = 0.28$ and 0.26. It is concluded that SSRs can be used as tools in traditional hybridization schemes.

Additional Keywords: Genetic distances, hybridization, microsatellites, *Zea mays*

Editora asociada: Dra. Iris Pérez Almeida

INTRODUCCIÓN

A nivel mundial los programas de mejoramiento genético en maíz (*Zea mays* L.)

proporcionan a los agricultores variedades e híbridos con características deseables en los parámetros de rendimiento y agronómicos. La

Recibido: Septiembre 21, 2023

Aceptado: Mayo 21, 2024

¹Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Campo Experimental Río Bravo, Tamaulipas, México. e-mail: hernandez.rosendo@inifap.gob.mx (autor de correspondencia); reyes.cesar@inifap.gob.mx

²Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Texcoco, México. e-mail: asvarela@colpos.mx; rlobato@colpos.mx; fcastill@colpos.mx

³Colegio de Postgraduados, Campus Puebla, México. e-mail: higiniols@colpos.mx

hibridación en maíz es un método genotécnico que tiene como objetivo el aprovechamiento de la heterosis en la generación F_1 proveniente entre el cruzamiento de dos o más progenitores, los cuales pueden ser variedades de polinización libre, líneas endogámicas, variedades sintéticas o poblaciones F_1 en el caso de cruza dobles (Márquez, 1988). Por su parte, Shull (1948) menciona que la heterosis se expresa en organismos derivados del cruzamiento de progenitores endogámicos, haciendo que sus progenies tienen mayor velocidad de desarrollo, vigor, tamaño, fructificación, resistencia a factores bióticos y abióticos. En ese sentido, los programas de hibridación necesitan de progenitores con buen comportamiento *per se*, con alta frecuencias de alelos favorables y alta divergencia genética, que al cruzarse muestren un alto grado de heterosis.

Para generar e identificar híbridos que reúnan características deseables como alto potencial de rendimiento, mayor vigor de la planta, precocidad, resistencia a plagas y enfermedades, mejor calidad del grano, resistencia al acame y mejor adaptación a condiciones de estrés, el mejoramiento genético requiere conocer las relaciones genéticas entre los progenitores (Ruiz et al., 2024); por tal razón es necesario contar con información de los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) y aptitud combinatoria específica (ACE), para la elección eficiente del método genotécnico que dará origen a los mejores híbridos (Lobato et al., 2010; Morata et al., 2006). Lo anterior, representa un gran trabajo y esfuerzo que le consume al genetista la mayor parte de su tiempo, además de un alto costo en la evaluación del desempeño de las líneas e híbridos.

En términos prácticos, la heterosis se calcula como la diferencia entre el valor fenotípico de la F_1 y el valor del progenitor medio o el del progenitor superior, y la discrepancia de cada una de ellas, se expresa en porcentaje. El primer caso se conoce como heterosis con relación al progenitor medio; y el segundo, como heterosis con respecto al progenitor superior (Falconer y Mackay, 1996; Hoecker et al. 2006). La teoría de genética cuantitativa sugiere una relación positiva entre la heterosis de un híbrido y la distancia genética entre sus padres, al considerar todos los *loci* subyacentes al rasgo cuantitativo de interés; por tanto, conocer la diversidad genética entre líneas de maíz y el grado de parentesco entre ellas

es importante en un programa de mejoramiento genético, para que las combinaciones híbridas entre los materiales que fungirán como progenitores sean las más sobresalientes.

Esta diversidad genética puede evaluarse mediante marcadores moleculares (Warburton et al., 2002), los cuales pueden constituirse en una herramienta útil dentro de un programa de mejoramiento genético para determinar la divergencia genética y la delimitación de grupos heteróticos (Valadez y Kahl, 2000). Los microsatélites o SSRs (secuencias simples repetidas) se caracterizan por su alto nivel de polimorfismo, se distribuyen a lo largo del genoma, se heredan de manera mendeliana y son codominantes (Ni et al., 2002). Por lo tanto, son útiles para medir las distancias genéticas entre las líneas progenitoras para programar con eficiencia los cruzamientos entre éstas y así predecir las de mayor rendimiento (Cho et al., 2004).

Diversas investigaciones en maíz han empleado a los marcadores SSRs como herramienta de análisis molecular, al encontrar relación entre distancias genéticas y diversos caracteres de rendimiento, que ha ayudado a los genetistas a predecir las mejores combinaciones en pares de líneas para la formación de híbridos superiores para rendimiento y sus componentes (Balestre et al., 2008; Mohammadi et al., 2008; Schrag et al., 2010); así mismo, se han realizado estudios en otros cultivos como algodón (Geng et al., 2020), mijo perla (Gupta et al., 2018; Patil et al., 2020), mostaza (Habid et al., 2019), arroz (Soni et al., 2017) y trigo (Al-Ashkar et al., 2020). Sin embargo, en México los estudios son escasos y poco concluyentes con relación a la divergencia genética de las líneas y el desempeño de los híbridos derivados de éstas, como resultado de la expresión de la heterosis. En teoría, la estimación de dicha divergencia genética podría utilizarse como base para realizar la predicción del comportamiento de los híbridos, lo que incrementaría la eficiencia de los programas de mejoramiento genético. Bajo este contexto, el objetivo del presente estudio fue la predicción, asistida por marcadores moleculares de tipo microsatélite, de los mejores híbridos de cruce simple bajo la hipótesis de que una mayor divergencia genética entre líneas progenitoras tendrá como resultado un mejor desempeño de los híbridos predichos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético. Se utilizaron 27 líneas S₃ y S₅ de maíz amarillo, derivadas del Programa de Mejoramiento Genético del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en las instalaciones del Campo Experimental Río Bravo (CERIB), Tamaulipas, México, y 10 líneas S₄ del Instituto Mexicano del Maíz (IMM) de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN). A las líneas del INIFAP se les asignó una clave como líneas experimentales de grano de color amarillo en Río Bravo (LEARB1 a LEARB27) y los materiales provenientes de la UAAAN se designaron con la clave UAY101, UAY103, UAY104, UAY105, UAY106, UAY108, UAY110, UAY111, UAY113 y UAY114.

Fase de laboratorio

Extracción de ADN genómico. Se realizó a partir de 100 mg de tejido del mesocótilo y coleóptilo de tres plántulas individuales de ocho días de edad por línea de maíz, mediante un kit comercial para extracción de ADN (ChargeSwitch g DNA Plant kit, Invitrogen) con un robot de extracción KingFisher Flex (Thermo Scientific, Waltham), de acuerdo con las instrucciones del fabricante. La concentración y calidad del ADN extraído fue determinada mediante lecturas de absorbancia a 260/280 nm en un espectrofotómetro de ultra bajo volumen (NanoDrop 2000c, Thermo Scientific).

Genotipado de las líneas con microsatélites.

Se analizaron tres individuos de cada una de las líneas mediante 22 *loci* de secuencias simples repetidas de ADN (Cuadro 1). Los microsatélites utilizados se encuentran en la base de datos Maize Genetics and Genomics Database (<http://www.maizegdb.org/ssr.php>).

Reacción en cadena de la polimerasa (PCR).

Se llevó a cabo en un termociclador (Gene AMP PCR System 9700). La amplificación consistió en una desnaturalización inicial de 4 min a 95 °C, seguida de 24 ciclos de 1 min a 95 °C (desnaturalización), 2 min a 55 °C (alineación) y 2 min a 95 °C (extensión), y una extensión final de 1 h a 72 °C. Cada reacción individual consistió en 2 µL de 10X Buffer PCR (500 mM KCl, 100 mM Tris-HCl, pH 9,0 at 25 °C), 0,4 µL de 10mM dNTPs (2,5 mM cada uno dNTP), 1,2 µL de 25

mM MgCl₂, 0,2 µL de Taq DNA polimerasa (1 unidad total), 2,5 µL de ADN molde (10 ng µL⁻¹), 2,0 µL de 4 pM de cada par de iniciadores (1 µL de cada uno, sentido y antisentido) y 11,7 µL de agua destilada dos veces.

Electroforesis y análisis de fragmentos. Las amplificaciones de PCR se evaluaron por electroforesis vertical (MG33-1063, C.B.S. Scientific Del Mar). Se emplearon geles de acrilamida al 8 % (CIMMYT, 2006); la separación de fragmentos de menor peso molecular (75-278 pb) se llevó a cabo durante 180 min a 250 volts, mientras que para fragmentos con mayor peso molecular (105-376 pb) la separación de fragmentos se efectuó durante 240 min. El revelado se hizo con AgNO₃ (Sigma) de acuerdo con la metodología de CIMMYT (2006). Los geles se fotodocumentaron con un transluminador MiniBis Pro 16 mm (Bio Imaging Systems).

Análisis de la información molecular. Con los datos de la lectura de los geles se obtuvo el perfil alélico de las líneas; así mismo, para conocer la disimilitud de caracteres genéticos, se generó una matriz de distancias genéticas de Rogers modificadas por Wright (1978) mediante el programa computacional NTSYS (Rohlf, 2009). Se realizó un análisis de conglomerados con base en las distancias genéticas mediante el método de grupo de pares con media aritmética no ponderado (UPGMA).

Fase de campo

Material genético. Con la información de divergencia genética de las líneas se realizaron cruza dirigidas para formar 46 híbridos (20 con alta divergencia genética, 10 con divergencia intermedia y 16 con baja divergencia) a través de cruza dirigidas. La generación de los híbridos se realizó en el ciclo primavera-verano de 2018 en el INIFAP, Campo Experimental Río Bravo, Tamaulipas, México.

Diseño y unidad experimental. La evaluación de los híbridos se realizó en el ciclo otoño-invierno de 2019 - 2020 en dos ambientes; el primero en la localidad de Río Bravo y el segundo en Díaz Ordaz, Tamaulipas. Los ensayos se establecieron en un diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones en cada ambiente. El tamaño de la parcela fue de 2 surcos de 5 m de largo con una separación entre surco de 0,82 m, con una densidad de población

de 65000 plantas ha⁻¹. Al momento de la cosecha se muestrearon 40 plantas con competencia completa por parcela para estimar el rendimiento y sus componentes.

Cuadro 1. Loci de microsatélites e iniciadores utilizados para la amplificación de SSRs en líneas de maíz amarillo

Loci	BIN	Tamaño del fragmento (pb)	Iniciador hacia adelante//Iniciador en reversa
phi127	2,07	105–126	NED-ATATGCATTGCTGGAAGGA//AATCAAACACGCCTCCCGAGTGT
phi051	7,06	136–154	6-FAM-GCGAAAAGCAACGACAACAATCTT//ACATCGTCAGATTATATTGCAGACCA
phi115	8,03	292–312	HEX-GCTCCGTGTTTCGCCTGAA//ACCATCACCTGAATCCATCACA
phi033	9,02	224–270	6-FAM-ATCGAAATGCAGGCGATGGTTCTC//ATCGAGATGTTCTACGCCCTGAAGT
phi072	4,01	134–163	6-FAM-GTGCATGATTAATTTCTCCAGCCTT//GACAGCGCGCAAATGGATTGAACT
phi093	4,08	272–296	NED-GTGCCTCAGCTTCATCGCCTACAAG//CCATGCATGCTTGCAACAATGGATACA
phi024	5,00	354–376	HEX-CTCCGCTTCCACTGTTCCA//TGTCGCTGCTTCTACCCA
phi085	5,06	233–266	6-FAM-AGCAGAACGGCAAGGGCTACT//TTGGCACACCACGACGA
phi121	8,04	93–105	6-FAM-AGGAAAATGGAGCCGGTGAACCA//TTGGTCTGGACCAAGCACATACAC
phi056	1,01	231–278	NED-ACTTGCTTGCTGCGTTAC//CGCACACCACTTCCCAGAA
phi064	1,11	75–121	HEX-CGAATTGAAATAGCTGCGAGAACCT//ACAATGAACGGTGGTTATCAACACGC
phi96100	2,00 - 2,01	218–300	6-FAM-AGGAGGACCCCAACTCCTG//TTGCACGAGCCATCGTAT
phi101249	?	114–161	NED-TTCCTCCTCCACTGCCTC//AAGAACAGCGAAGCAGAGAAGG
phi029	3,04	139–176	NED-TCTTTCTCCTCCACAAGCAGCGAA//TTTCCAGTTGCCACCGACGAAGAACTT
phi073	3,05	186–203	HEX-GTGCAGAGGGCTTGACCAA//AAGGGTTGAGGGCGAGGAA
phi96342	10.XX	223–256	6-FAM-GTAATCCCACGTCCTATCAGCC//TCCAACCTGAACGAACCTCCTC
phi427913	1.XX	117–207	NED-CAAAAAGCTAGTCGGGGTCA//ATTGTTTCATGACACACTACGC
phi402893	2,00	205–243	HEX-GCCAAGCTCAGGGTCAAG//CACGAGCGTTATTCGCTGT
phi308090	4,01 - 4,04	190–226	6-FAM-CAGTCTGCCACGAAGCAA//CTGTCGGTTTCGGTCTTCTT
phi330507	5,02 - 5,06	128–161	NED-GTAAAGTACGATGCGCCTCCC//CGGGGTAGAGGAGAGTTGTG
phi213398	4,01 - 4,04	287–320	6-FAM-GTGACCTAAACTTGGCAGACCC//CAAGAGGTACCTGCATGGC
phi159819	6,00 - 6,08	119–139	6-FAM-GATGGGCCCTAGACCAGCTT//GCCTCTCCCATCTCTCGGT

BIN: posición del alelo en el cromosoma; ?: se desconoce dónde amplifica en el cromosoma

Variables evaluadas. Se cuantificaron las variables de rendimiento de grano (REND) ajustado al 14 % de humedad en t·ha⁻¹, porcentaje de desgrane en mazorca (PDG), porcentaje de humedad del grano (PHU), número de hileras (NH), diámetro de mazorca en cm (DMZ), longitud de mazorca en cm (LMZ), altura de

planta en cm (ALPL) y altura de mazorca en cm (ALMZ).

Análisis estadístico. Se realizó un análisis de varianza y comparación de medias mediante la prueba de Tukey ($P \leq 0,05$) para las variables en estudio. Se llevó a cabo un análisis de regresión lineal de las distancias genéticas entre las líneas progenitoras como variable independiente contra

rendimiento y sus componentes como dependientes. Para la ejecución de estos análisis se utilizó el paquete estadístico de SAS versión 9.3. (SAS Institute, Cary, NC, USA).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Fase de laboratorio

Distancias genéticas y agrupamiento de líneas. Las distancias genéticas observadas entre los pares de líneas fluctuaron de 0,465 hasta 0,771 (matriz de distancias; datos no mostrados). En el dendrograma de la Figura 1 se observa el agrupamiento de las líneas, lo que permite visualizar la relación entre las mismas. Los genotipos de INIFAP y de la UAAAN se concentraron en grupos diferentes; 27 líneas del INIFAP se ubicaron en los grupos 1, 2, 3, 4 y los genotipos provenientes de la UAAAN se distribuyeron en los grupos 5 y 6, lo que indica que las líneas poseen diferente fondo genético. El agrupamiento de las líneas permitió observar una clasificación en la que se formaron grupos claramente definidos, y a su vez, que estos grupos corresponden en gran medida con los esperados según las procedencias genealógicas de las líneas. Filho et al. (2008) enfatizan que la divergencia genética evaluada sobre la base de distancias genéticas entre poblaciones, es un parámetro de predicción con alta probabilidad de éxito que permite identificar cruza que optimizarán la heterosis, evitando al mismo tiempo características indeseables. Al respecto, Beyene et al., (2019) mencionan que al hacer uso de marcadores moleculares en el mejoramiento tradicional se acelera la liberación de nuevos genotipos.

Identificación de híbridos simples con distancias genéticas divergentes entre pares de líneas. Los pares de líneas con mayor distancia genética fueron LEARB11 × UAY111, LEARB9 × UAY111, LEARB9 × UAY113 y LEARB11 × LEARB7, con valores de 0,771; 0,767; 0,767 y 0,762, respectivamente. Los híbridos con menor divergencia genética fueron LEARB16 × LEARB15, LEARB17 × LEARB16, LEARB28 × LEARB29, UAY101 × UAY103, con valores de 0,465; 0,507; 0,533 y 0,539 (Cuadro 2).

Las 20 combinaciones predichas con mayor DG derivan de genotipos que se ubican en diferentes grupos y, por ende, con alta divergencia

genética entre ellas, con buen desempeño predicho en campo. De acuerdo con Bruel et al. (2006), cuando se utilizan técnicas de predicción mediante la divergencia genética de los progenitores para programar cruza se reduce el número de combinaciones, porque se evita hacer cruza entre progenitores con baja divergencia genética, pues generarían híbridos menos productivos. Al respecto, Oliboni et al. (2012) mencionan que la heterosis que expresan las cruza entre individuos de diferentes poblaciones depende de la presencia de genes con efectos no aditivos y de la divergencia entre ellos, la cual está relacionada con la magnitud de distancias genéticas entre las poblaciones; por consiguiente, se esperaría que la magnitud de la heterosis fuese aproximadamente proporcional a la distancia genética entre los padres.

Fase de campo

El análisis de varianza (Cuadro 3) arrojó diferencias ($P \leq 0,01$) entre genotipos para las variables rendimiento (REND), porcentaje de desgrane (PDG), porcentaje de humedad del grano (PHU), número de hileras (NH), diámetro y longitud de mazorca (DMZ y LMZ), altura de planta y altura de mazorca (ALPL y ALMZ), donde la divergencia genética encontrada entre las líneas progenitoras involucradas en la formación de los híbridos jugó un papel importante. Al respecto Falconer y Mackay (1996) mencionan que existe una relación positiva entre la heterosis de un híbrido y las distancias genéticas de sus padres.

En cuanto a localidades, presentaron diferencias estadísticas ($P \leq 0,01$) para casi todas las variables de estudio, con excepción de PDG ($P \leq 0,05$). Los resultados encontrados se deben a las diferentes condiciones ambientales y físico-químicas del suelo en cada localidad de estudio. En relación con la interacción genotipo × localidad, se encontraron diferencias ($P \leq 0,01$ y $P \leq 0,05$) en rendimiento, porcentaje de desgrane, diámetro y longitud de mazorca. Estos resultados concuerdan con los de Ghosh et al. (2014) quienes encontraron que los componentes de rendimiento en maíz varían entre genotipos y localidades, por lo que es complicado la selección de genotipos con adaptación a las condiciones ambientales en diversas localidades.

Así mismo, se presenta la comparación de medias de diez híbridos, que corresponde al 20 %

con relación al total del número de cruzas formadas, donde las primeras cinco cruzas superaron en gran medida a la media del experimento con base en rendimiento y demás variables (Cuadro 4). Los genotipos oscilaron en rendimiento entre 3,2 y 9,1 t ha⁻¹, al sobresalir de manera notoria los híbridos LEARB9 × UAY113, LEARB3 × UAY101 y LEARB9 × UAY111, cruzas en pares de líneas predichas con mayores distancias genéticas. Lo que indica que, al involucrar progenitores con mayores distancias genéticas y predichas con marcadores moleculares, mayor será el efecto de heterosis en los parámetros de rendimiento y agronómicos (Tomkiwiak et al., 2020). Los híbridos del 6 al 10 son los que presentaron inferioridad en sus componentes de rendimiento, ya que sus progenitores provienen de cruzas con distancias

genéticas bajas. Con base en la media general (5,8 t ha⁻¹), se obtuvieron 20 híbridos superiores, lo que sugiere que alrededor del 55 % de las combinaciones híbridas exhibieron altos rendimientos con relación a sus distancias genéticas, 15 % con distancias genéticas intermedias y 30 % fueron con DG baja. Por lo tanto, se observa una asociación positiva, donde la divergencia parental y las distancias genéticas altas tienden a producir híbridos con altos rendimientos. Al respecto, Al-Ashkar et al. (2020) al utilizar distancias genéticas con SSRs encontraron cinco híbridos de trigo con un 20 % mayor que el promedio de los padres o del mejor progenitor. Adicionalmente, Ghosh et al. (2018) observaron que al cruzar líneas con divergencia genética intermedia producen genotipos con rendimiento superiores a sus progenitores.

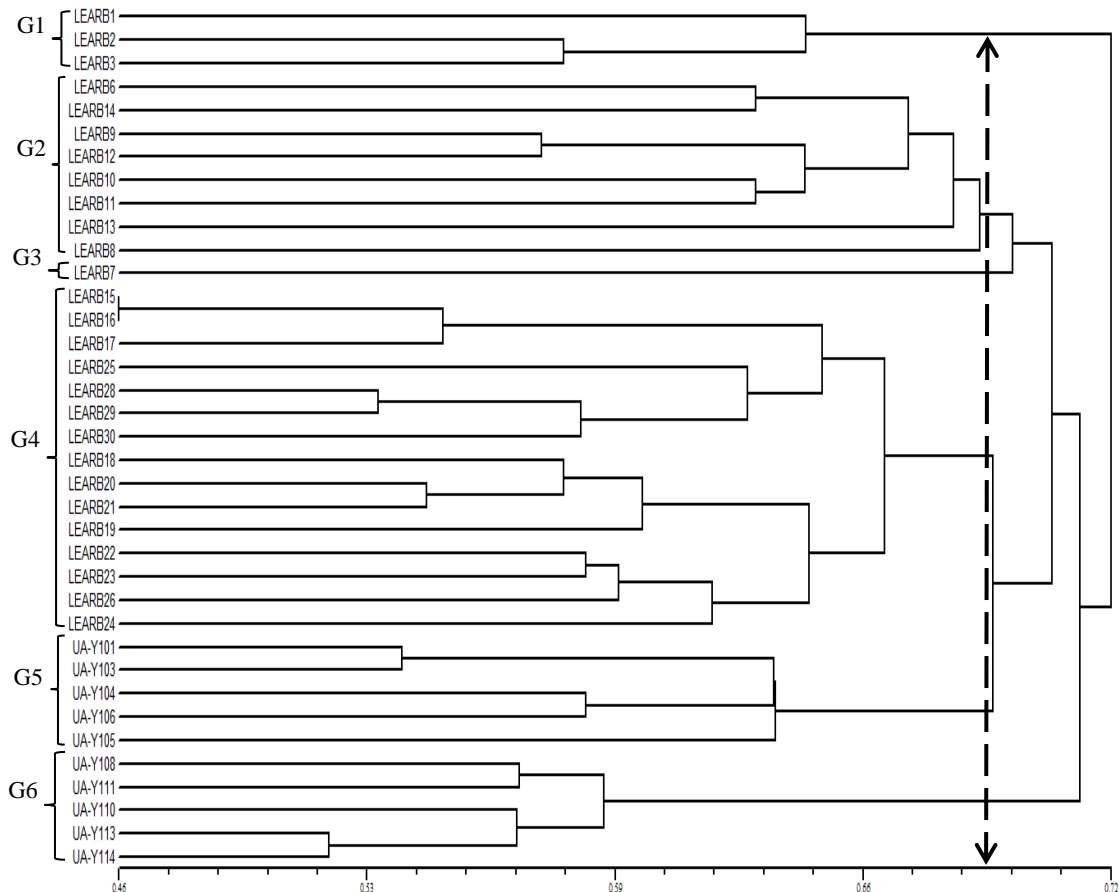


Figura 1. Agrupamiento de 37 líneas de maíz en grupos de similitud de acuerdo con las distancias genéticas de Rogers modificadas por Wright (1978).

En cuanto a PDG, se encontraron genotipos con valores de 75,7 a 86,9 %, lo que permite identificar híbridos con valor alto, lo cual puede

contribuir a un mayor rendimiento. Para PHU, las cruzas fluctuaron de 10,4 a 17,1 %, lo que permite clasificar genotipos con característica de

precocidad tardíos e intermedios. Las cruza con mayor NH fueron LEARB3 × UAY101, LEARB9 × UAY111 y UAY113 × UAY108 con valores de 14,4. Para el caso de DM los valores oscilaron entre 3,7 y 4,7, al sobresalir el híbrido LEARB9 × UAY111. En cuanto a LM los genotipos sobresalientes son LEARB28 × LEARB29, LEARB3 × UAY101 y LEARB9 × UAY111, con valores de 18,1 y 16,3 cm. Con respecto a ALPL y ALMZ, los materiales sobresalientes fueron LEARB3 × UAY101 y LEARB9 × UAY111. Así

mismo, se observa que los híbridos predichos con menores distancias genéticas tienden a tener de manera general una reducción en sus componentes de rendimiento, debido al nivel de coancestría involucrado en las combinaciones de pares de líneas (Cuadro 4). La endogamia se caracteriza por reducción de vigor la planta, capacidad reproductiva reducida, y el bajo rendimiento se debe a la homocigosis de alelos deletéreos (Falconer, 1989).

Cuadro 1. Grupos de pares de líneas clasificados por la magnitud de las distancias genéticas modificadas de Rogers.

No.	Mayor distancia genética					Distancias genéticas intermedias					
	Líneas	G	Líneas	G	DG	No.	Líneas	G	Líneas	G	DG
1	LEARB11	2	UAY111	5	0,771	24	LEARB6	2	LEARB21	4	0,693
2	LEARB9	2	UAY111	5	0,767	25	LEARB22	4	LEARB9	2	0,693
3	LEARB9	2	UAY113	5	0,767	26	LEARB16	4	LEARB14	2	0,688
4	LEARB11	2	LEARB7	3	0,762	27	LEARB14	2	LEARB17	4	0,688
5	LEARB16	4	LEARB10	2	0,762	28	LEARB1	1	LEARB13	2	0,683
6	LEARB2	1	LEARB19	4	0,762	29	LEARB14	2	LEARB12	2	0,683
7	LEARB19	4	LEARB10	2	0,762	30	LEARB2	1	LEARB8	2	0,663
8	LEARB6	2	LEARB29	4	0,762	Menor distancia genética					
9	LEARB22	4	UAY110	5	0,762	31	LEARB28	4	LEARB24	4	0,598
10	LEARB8	2	UAY114	5	0,762	32	LEARB20	4	LEARB19	4	0,593
11	LEARB18	4	LEARB10	2	0,758	33	LEARB23	4	LEARB24	4	0,593
12	LEARB1	1	LEARB20	4	0,758	34	UAY114	5	UAY110	5	0,593
13	LEARB22	4	LEARB2	1	0,758	35	UAY103	6	UAY104	6	0,593
14	LEARB30	4	LEARB10	2	0,758	36	LEARB26	4	LEARB23	4	0,587
15	LEARB3	1	UAY101	6	0,758	37	UAY104	6	UAY106	6	0,587
16	UAY104	6	LEARB1	1	0,753	38	LEARB3	1	LEARB2	1	0,581
17	LEARB3	1	LEARB16	4	0,753	39	LEARB21	4	LEARB19	4	0,581
18	LEARB20	4	LEARB13	2	0,753	40	LEARB12	2	LEARB9	2	0,575
19	LEARB22	4	LEARB10	2	0,753	41	LEARB18	4	LEARB21	4	0,575
20	LEARB11	5	LEARB3	3	0,749	42	UAY113	5	UAY108	5	0,569
Distancia genética intermedia					43	UAY101	6	UAY103	6	0,539	
21	LEARB1	1	LEARB7	3	0,697	44	LEARB28	4	LEARB29	4	0,533
22	LEARB7	3	LEARB8	2	0,697	45	LEARB17	4	LEARB16	4	0,507
23	LEARB16	4	LEARB11	2	0,693	46	LEARB16	4	LEARB15	4	0,465

LEARB: líneas experimentales de maíz amarillo de Río Bravo, UAY: líneas de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, G: grupos, DG: distancia genética.

En cuanto a PDG, se encontraron genotipos con valores de 75,7 a 86,9 %, lo que permite identificar híbridos con valor alto, lo cual puede contribuir a un mayor rendimiento. Para PHU, las cruas fluctuaron de 10,4 a 17,1 %, lo que permite clasificar genotipos con característica de precocidad tardíos e intermedios. Las cruas con mayor NH fueron LEARB3 × UAY101, LEARB9 × UAY111 y UAY113 × UAY108 con valores de 14,4. Para el caso de DM los valores oscilaron entre 3,7 y 4,7, al sobresalir el híbrido LEARB9 × UAY111. En cuanto a LM los genotipos sobresalientes son LEARB28 × LEARB29, LEARB3 × UAY101 y LEARB9 × UAY111, con

valores de 18,1 y 16,3 cm. Con respecto a ALPL y ALMZ, los materiales sobresalientes fueron LEARB3 × AUY101 y LEARB9 × UAY111. Así mismo, se observa que los híbridos predichos con menores distancias genéticas tienden a tener de manera general una reducción en sus componentes de rendimiento, debido al nivel de coancestría involucrado en las combinaciones de pares de líneas (Cuadro 4). La endogamia se caracteriza por reducción de vigor la planta, capacidad reproductiva reducida, y el bajo rendimiento se debe a la homocigosis de alelos deletéreos (Falconer, 1989).

Cuadro 2. Cuadros medios y significancia del análisis de varianza de 46 híbridos de cruas simples de maíz amarillo con información molecular.

FV	GL	REND	PDG	PHU	NH	DMZ	LMZ	ALPL	ALMZ
Localidades (L)	1	901,0**	32,8*	893,5**	239,3**	24,4**	133,2**	109920,5**	52511,7**
Repeticiones/L	4	8,3**	57,1**	49,5**	1,6	0,1**	22,5**	265,8*	85,5
Genotipos (G)	45	7,6**	37,5**	12,7**	5,2**	0,3**	8,9**	1170,23**	323,4**
G × L	45	1,0**	14,5**	2,5	1,0	0,0**	1,4*	103,2	49,6
Error	180	0,6	6,3	2,5	0,7	0,0	0,9	83,7	47,6
C.V. (%)		13,4	2,9	12,0	5,9	3,0	6,5	4,7	10,6
Media		5,8	84,4	13,7	14,1	4,2	14,6	192,5	64,8

*, **: diferentes a $P \leq 0,05$ y $P \leq 0,01$, respectivamente. FV: fuentes de variación, GL: grados de libertad, REND: rendimiento de grano ($t \cdot ha^{-1}$), PDG: porcentaje de desgrane de la mazorca, PHU: porcentaje de humedad del grano, NH: número de hileras, DMZ: diámetro de mazorca (cm), LMZ: longitud de mazorca (cm), ALPL: altura de planta (cm), ALMZ: altura de mazorca (cm); C.V.: coeficiente de variación

Análisis de regresión El análisis de regresión lineal entre las distancias genéticas (DG) de las líneas progenitoras con el rendimiento (REND) de los híbridos resultantes mostró diferencias estadísticas ($P \leq 0,01$) para el modelo, con un coeficiente de regresión de $4,77 t \cdot ha^{-1}$ y un coeficiente de determinación $R^2=0,14$, lo que indica que las líneas con mayor DG generan híbridos de mayor rendimiento (Figura 2A), con incrementos de $0,477 t \cdot ha^{-1}$ por cada décima de aumento en sus distancias genéticas determinadas por los microsatélites. Si bien el coeficiente de determinación es relativamente bajo, el esquema puede ser útil para predecir por sí mismo híbridos sobresalientes o, por lo menos, para reducir el volumen de materiales involucrados en las

evaluaciones de líneas por sus efectos de ACG y ACE, con el consecuente ahorro de recursos económicos, tiempo y esfuerzos que estas evaluaciones implican dentro de un programa de mejoramiento genético. En un estudio realizado por Dermail et al. (2020) se encontró que la distancia genética basada en SSRs no pudo ser un predictor confiable, porque se obtuvo una relación baja y no significativa entre las distancias genéticas basadas en SSRs y el rendimiento de los híbridos, la heterosis y el ACE para todos los rasgos observados. Caso similar se encontró al predecir la heterosis del rendimiento basada en la diversidad fenotípica y molecular en el cultivo de mijo perla (Gupta et al., 2018). Por su parte, Crossa et al. (2014) encontraron estimaciones

intermedias para el rendimiento de grano y concluyeron que al aumentar la densidad de los marcadores aumenta la capacidad de predicción de

los modelos en la mayoría de las combinaciones predichas.

Cuadro 3. Medias de diez híbridos (H) de maíz con mayor (H 1-5) y menor (H 6-10) rendimiento y sus componentes con relación a sus distancias genéticas en Díaz Ordaz y Río Bravo, Tamaulipas, México

No.	Híbridos	REND	PDG	PHU	NH	DM	LM	ALPL	ALMZ
1	LEARB9 × UAY113	9.1 a	86.9 abc	15.5 a-d	13.7 c-h	4.6 a-e	16.2 a-d	193.2 a-e	70.0 a-d
2	LEARB3 × UAY101	8.2 ab	85.3 a-e	16.8 ab	14.4 b-g	4.5 a-h	16.3 abc	206.0 a	71.3 a-d
3	LEARB9 × UAY111	7.9 abc	84.4 a-e	16.6 abc	14.4 b-g	4.7 a-d	16.3 abc	205.5 ab	80.0 ab
4	UAY103 × UAY104	7.4 a-d	82.9 b-e	17.1 a	14.2 c-g	4.5 a-g	15.0 b-j	178.9 d-g	61.7 c-f
5	UAY104 × LEARB1	7.3 a-e	84.7 a-e	14.6 a-e	13.5 c-h	4.3 e-l	14.6 b-k	195.0 a-e	68.3 a-d
6	LEARB28 × LEARB29	4.6 j-m	81.9 c-f	10.4 f	13.6 c-h	4.0 nop	18.1 a	187.6 a-f	69.3 a-d
7	LEARB16 × LEARB11	4.2 klm	84.0 a-e	12.4 def	14.1 c-g	4.1 j-n	13.5 f-k	196.1 a-e	59.1 c-f
8	LEARB16 × LEARB15	4.1 ml	83.3 a-e	11.6 ef	12.0 h	4.0 nop	13.9 e-k	184.6 b-f	49.8 fg
9	UAY113 × UAY108	3.3 m	75.7 g	13.9 a-f	14.4 b-g	4.1 j-n	12.8 jk	124.5 h	40.1 g
10	LEARB17 × LEARB16	3.2 m	81.8 c-f	12.0 def	12.8 fgh	3.7 p	13.1 ijk	175.8 efg	50.5 efg
	Media general	5.8	84.4	13.7	14.1	4.2	14.6	192.5	64.8
	DSH (0.05) de Tukey	1.80	5.8	3.6	1.9	0.2	2.2	21.1	16.0

REND: rendimiento de grano ($t\ ha^{-1}$), PDG: porcentaje de desgrane, PHU: porcentaje de humedad del grano a la cosecha, NH: número de hileras, DMZ: diámetro de mazorca (cm), LMZ: longitud de mazorca (cm), ALPL: altura de planta (cm), ALMZ: altura de mazorca (cm); DSH: diferencia significativa honesta

Con respecto a las variables de NH y DMZ (Figuras 2B y 2C), éstas mostraron coeficientes de regresión lineal positivos de 2,17 y 0,63 cm, pero sin diferencias estadísticas para el modelo, con coeficientes de determinación de $R^2 = 0,04$ y 0,05 %, respectivamente; lo que indica que el modelo de regresión lineal en función de distancias genéticas tuvo una pobre asociación en estas variables. En lo referente a la variable LMZ se encontró un coeficiente de regresión negativo y no significativo de -0,785 cm y coeficiente de determinación $R^2 = 0,003$, lo cual demuestra que no existe una relación directa entre las distancias genéticas y LMZ (Figura 2D). Resultados diferentes encontraron Tomkowiak et al. (2020) al evaluar varios marcadores moleculares en relación con las distancias genéticas en la expresión de la heterosis en maíz, y concluyeron que cuanto mayor sea la distancia genética determinada mediante marcadores SSRs, mayor será el efecto de la heterosis para longitud de

mazorca, diámetro de mazorca y número de hileras

En la Figura 2E se observa una respuesta positiva con diferencia ($P \leq 0,05$) en la variable porcentaje de desgrane en mazorca (PDG), con un coeficiente de regresión del 7,13 % y coeficiente de determinación de $R^2 = 0,06$; lo anterior indica que por cada décima de distancia genética en proporción a sus progenitores se presenta un aumento en PDG del 0,713; así mismo, se infiere que a mayor divergencia genética existente entre los padres involucrados en las combinaciones híbridas, el PDG de su progenie será mayor, pues es deseable un mayor porcentaje de desgrane de las mazorcas; caso contrario ocurrió en porcentaje de humedad del grano (PHU), al alcanzar una respuesta positiva, pero sin diferencia estadística (Figura 2F); el PHU obtuvo un coeficiente de regresión del 3,86 % y coeficiente de determinación de $R^2 = 0,05$.

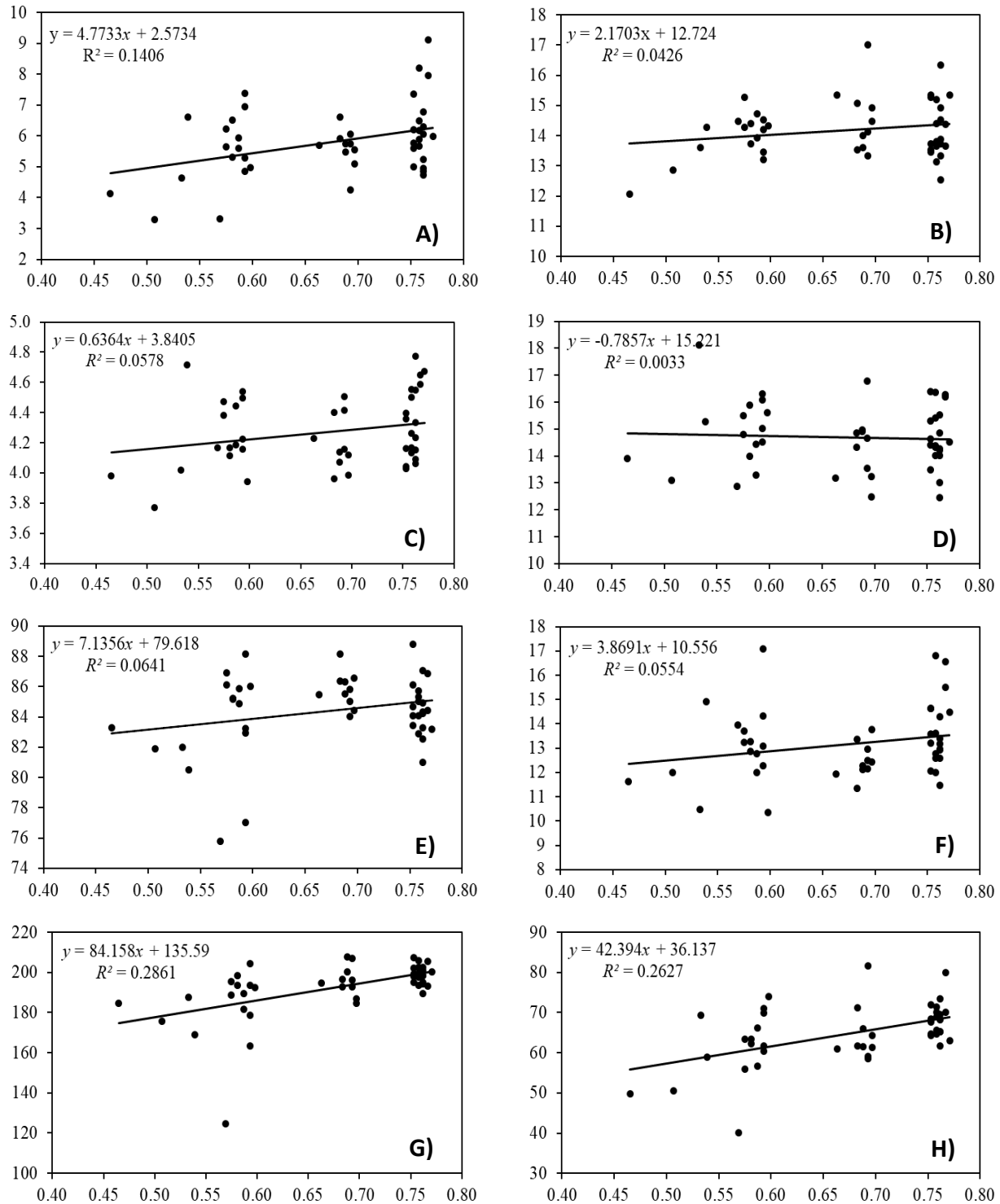


Figura 2. Análisis de regresión lineal entre la distancia genética vs. A) Rendimiento ($t \cdot ha^{-1}$), B) Número de hileras, C) Diámetro de mazorca (cm), D) Longitud de mazorca (cm), E) Porcentaje de desgrane en mazorca, F) Porcentaje de humedad del grano, G) Altura de planta (cm), H) Altura de mazorca (cm)

CONCLUSIONES

Se identificaron tres híbridos sobresalientes en rendimiento y sus componentes, que combinaron pares de líneas con las mayores distancias genéticas. La efectividad para predecir híbridos de maíz con el uso de microsatélites con relación a sus distancias genéticas depende de la variable de interés. Estos marcadores mostraron un poder moderado en la predicción del desempeño de híbridos de cruza simple de maíz, pero con la ventaja de ahorros en tiempo y recursos al no involucrar pruebas de aptitud combinatoria. Se aporta evidencia sobre la factibilidad de utilizar SSRs como una herramienta eficaz dentro de un programa de mejoramiento genético para la generación de nuevos híbridos.

LITERATURA CITADA

- Al-Ashkar, I., M. Alotaibi, Y. Refay, A. Ghazy, A. Zakri y A. Al-Doss. 2020. Selection criteria for high-yielding and early-flowering bread wheat hybrids under heat stress. *Plos One* 15: e0236351.
- Balestre, M., J.C. Machado, J.L. Lima, J.C. Souza y Filho L.N. 2008. Genetic distance estimates among single cross hybrids and correlation with specific combining ability and yield in corn double cross hybrids. *Genetics and Molecular Research* 7(1): 65-71.
- Beyene, Y., M. Gowda, M. Olsen, K.R. Robbins, P. Pérez-Rodríguez, G. Alvarado. et al. 2019. Empirical comparison of tropical maize hybrids selected through Genomic and phenotypic selections. *Frontiers in Plant Science* 10: 1502.
- Bruel, D.C., P.V. Carpentieri, A.C. Gerage, J.N.S. Fonseca, P.C.E. Cavenaghi, C.F. Ruas. et al. 2006. Genetic distance estimated by RAPD markers and its relationship with hybrid performance in maize. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 41:1491-1498.
- Cho, Y.L., P.C. Woong, K.S. Wook, C.J. Hyun, J.H. So, P.K. Hin. et al. 2004. Key DNA markers for predicting heterosis in F₁ hybrids of japonica rice. *Breeding Science* 54(4): 389-397.
- CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo). 2006. Protocolos de Laboratorio. Laboratorio de Genética Molecular Aplicada. Tercera edición. CIMMYT. México D.F. 92 p.
- Crossa, J., P. Pérez, J. Hickey, J. Burgueño, L. Ornella, J. Cerón-Rojas. et al. 2014. Genomic prediction in CIMMYT maize and wheat breeding programs. *Heredity* 112(1): 48-60.
- Dermail, A., B. Suriharn, S. Chankaew, J. Sanitchon y K. Lertrat. 2020. Hybrid prediction based on SSR-genetic distance, heterosis and combining ability on agronomic traits and yields in sweet and waxy corn. *Scientia Horticulturae* 259: 108817.
- Dhliwayo, T., K. Pixley, A. Menkir y M. Warburton. 2009. Combining ability, genetic distances, and heterosis among elite CIMMYT and IITA tropical maize inbred lines. *Crop Science* 49(4): 1201-1210.
- Falconer, D.S. 1989. Introduction to quantitative genetics. 3° ed. New York, Longman. 340 p.
- Falconer, D.S. y T.F.C. Mackay. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4th ed. Longman. Essex, England.
- Filho, A.C., N.D. Ribeiro, R.C.P. Reis, J.R. Souza y E. Jost. 2008. Comparação de métodos de agrupamento para o estudo da divergência genética em cultivares de feijão. *Ciência Rural* 38: 2138-2145.
- Geng, X., Y. Qu, Y. Jia, S. He, Z. Pan, L. Wang y X.M. Du. 2020. Assessment of heterosis based on parental genetic distance estimated with SSR and SNP markers in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Research Square* 1: 22.
- Gupta, S.K., T. Nepolean, C.G. Shaikh, K. Rai, C.T. Hash, R.R. Das y A. Rathore. 2018. Phenotypic and molecular diversity-based prediction of heterosis in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L. (R.) Br.). *The Crop Journal* 6: 271-281.
- Ghosh, A., P.K. Das, A. Ghosh y S. Kundagrami. 2018. Heterosis, potence ratio and genetic distance for yield and yield contributing traits in single cross maize hybrids. *Maydica* 63(1): 1-9.
- Ghosh, A., V. Subbar, A. Roy, A. Ghosh y S. Kundagrami. 2014. Genetic variability and

- character association of grain yield components in some inbred lines of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Agroecology and Natural Resource Management* 12: 34-39.
17. Habid, A.M., M. Sharma, S. Punya, R.K. Salgotra y U. Kiran. 2019. Analysis of allelic differentiation and prediction of suitable parents among *Brassica juncea* L. genotypes using microsatellite markers. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 8: 3071-3081.
 18. Hoecker, N., B. Keller, H.P. Piepho y F. Hochholdinger. 2006. Manifestation of heterosis during early maize (*Zea mays* L.) root development. *Theoretical and Applied Genetics* 112: 421-429.
 19. Lobato-Ortiz, R., J.D. Molina-Galán, J.J. López-Reynoso, J.A. Mejía-Contreras y D. Reyes-López. 2010. Criterios para elegir el mejor probador de la aptitud combinatoria general para rendimiento de grano de líneas autofecundadas de maíz. *Agrociencia* 44(1): 17-30.
 20. Márquez, S.F. 1988. *Genotecnia Vegetal. Métodos, Teoría, Resultados. Tomo II.* A.G.T. Eds. S.A. México, D.F.
 21. Mohammadi, S.A., B.M. Prasanna, C. Sudan y N.N. Singh. 2008. SSR heterogenic patterns of maize parental lines and prediction of hybrid performance. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* 22(1): 541-547.
 22. Morata, M.M., D.A. Presello, M.P. González y E. Frutos. 2006. Aptitud combinatoria para rendimiento entre líneas de maíz derivadas de nuevas fuentes de resistencia al Mal de Río Cuarto. *Revista de la Facultad de Agronomía, La plata* 106(1): 69-83.
 23. Ni, J., P.M. Colowit y D.J. Mackill. 2002. Evaluation of genetic diversity in rice subspecies using microsatellite markers. *Crop Science* 42(2): 601-607.
 24. Oliboni, R., M.V. Faria, M. Neumann, G.M. Battistelli, R.G. Tegoni y J.T.V. Resende. 2012. Genetic divergence among maize hybrids and correlations with heterosis and combining ability. *Acta Scientiarum Agronomy* 34: 37-44.
 25. Patil, S.K., S.K. Gupta, B. Marathi, S. Danam, R. Thatikunta, A. Rathore. et al. 2020. African and asian origin pearl millet populations: genetic diversity pattern and its association with yield heterosis. *Crop Science* 60: 3035-3048.
 26. Rohlf, F.J. 2009. *NTSYSpc: Numerical Taxonomy System. Ver. 2.21c.* Exeter Software: Setauket: New York.
 27. Ruíz-Ramírez, S., R. Hernández-Martínez, M. Velázquez-Martínez, F.J. Hernández-Guzmán, U. Aranda-Lara y M.A. Valdez-Hernández. 2024. Sistema de apareamiento para la producción y calidad de semillas en dos híbridos de maíz. *Bioagro* 36(2): 175-182.
 28. Soni, K.S., V.K. Yadav, V.P. Bhadana, M.C. Yadav y R.M. Sundaram. 2017. Prediction of heterosis using hypervariable microsatellite markers in tropical *japonica* × *indica* rice hybrids. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 6: 1419-1427
 29. Schrag, T.A, J. Möhring, A.E. Melchinger, B. Kusterer, B.S. Dhillon, H.P. Piepho y M. Frisch. 2010. Prediction of hybrid performance in maize using molecular markers and joint analyses of hybrids and parental inbreds. *Theoretical Applied Genetics* 120(2): 451-461.
 30. Shull, G.H. 1948. What is "heterosis"? *Genetics* 33(5): 439.
 31. Tomkowiak, A., J. Bocianowski, B.M. Kwiatek y P.L. Kowalczewski. 2020. Dependence of the heterosis effect on genetic distance, determined using various molecular markers. *Open Life Sciences* 15(1):1-11.
 32. Valadez, E. y G. Kahl. 2000. *Huellas de ADN en Genomas de Plantas: Teoría y Protocolos de Laboratorio.* Ed. Mundi Prensa. México. D.F. 147 p.
 33. Warburton, M.L, X. Xianchun, J. Crossa, J. Franco, A.E. Melchinger, M. Frisch. et al. 2002. Genetic characterization of CIMMYT inbred maize lines and open pollinated populations using large scale fingerprinting methods. *Crop Science* 42(6): 1832-1840.
 34. Wright, S. 1978. *Evolution and the Genetic of Populations. Vol. 4. Variability within and among Natural Populations.* University of Chicago Press. Chicago, USA