

Heterosis y aptitud combinatoria para producción y calidad de forraje en seis poblaciones de maíz

Heterosis and combining ability for forage yield and quality in six maize populations

Alfonso Peña Ramos^a, Fernando González Castañeda^a, Gregorio Núñez Hernández^b, Ma. Del Rosario Tovar Gómez^c, Víctor A. Vidal Martínez^d, José Luis Ramírez Díaz^e

RESUMEN

Seis poblaciones de maíz derivadas de fuentes de germoplasma sobresalientes por sus cualidades forrajeras y sus 15 cruzas directas se evaluaron en cuatro localidades entre 1,117 y 1,932 m sobre el nivel del mar. El objetivo fue determinar la aptitud combinatoria general y específica, y la heterosis media para variables de producción: materia seca total (MST), de elote (MSEL) y de rastrojo (MSRAS) y variables de calidad del forraje: digestibilidad *in vitro* de la materia seca (DIVMS), contenido de fibra detergente neutro (FDN) y proteína cruda (PC). Las poblaciones difirieron significativamente en las tres variables de producción, pero no en calidad forrajera; en cambio las cruzas difirieron en producción de MSEL y en DIVMS. Los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) fueron significativos sólo para MST y MSEL; mientras que los efectos de aptitud combinatoria específica (ACE), lo fueron adicionalmente para DIVMS. La población P3 tuvo la mayor ACG para MST (0.66 t ha⁻¹), y la población P5F para MSEL (0.49 t ha⁻¹). La craza precoz P1xP2 presentó la heterosis media más alta para MST con 17.6 % y efectos positivos y significativos de ACE para MST y DIVMS con valores de 1.48 t ha⁻¹ y 22.6 g kg⁻¹. En cambio, las cruzas P2xP5F, P1xP4 y P1xP6F tuvieron los valores de heterosis más altos para MSEL con valores de 18.1 a 26.2 %. Ninguna craza tuvo heterosis media importante para caracteres de calidad de forraje.

PALABRAS CLAVE: *Zea mays* L., Patrones heteróticos, Producción de forraje, Calidad de forraje, Cruzas dialélicas.

ABSTRACT

Six corn populations drawn from outstanding forage quality germplasm, and 15 of their direct crosses were assessed in four sites located between 1,117 and 1,932 m asl. The purpose of the present study was to determine general and specific combining ability and mid parent heterosis for whole plant dry matter (TDM), ear dry matter (EDM), stover dry matter (SDM), *in vitro* dry matter digestibility (IVDMD), neutral detergent fiber content (NDF) and crude protein (CP). Populations showed significant differences for all dry matter yield characteristics, but not for forage quality, while crosses showed differences for EDM and IVDMD. General combining ability effects (GCA) were high and significant only for TDM, while specific combining ability effects (SCA) were significant for IVDMD. Population P3 had the highest GCA for TDM (0.66 t ha⁻¹) and P5F for EDM (0.49 t ha⁻¹). Early cross P1*P2 had the highest heterosis for TDM (17.6 %) and highly significant SCA effects for both TDM and IVDMD (1.48 t ha⁻¹ and 22.6 g kg⁻¹, respectively), while crosses P2*P5F, P1*P4 and P1*P6F had high mid parent heterosis for EDM, with values ranging from 18.6 % to 26.2 %. None of the crosses showed mid parent heterosis for forage traits of importance.

KEY WORDS: *Zea mays* L., Heterotic patterns, Forage yield, Forage quality, Diallel crosses.

Recibido el 11 de junio de 2010. Aceptado el 28 de marzo de 2011.

^a Campo Experimental Pabellón, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Km 32.5 Carr. Ags-Zac, A.P. 20660, Pabellón de A., Aguascalientes, México. pena.alfonso@inifap.gob.mx. Correspondencia al primer autor.

^b Campo Experimental La Laguna, Centro de Investigación Regional Norte Centro del INIFAP. Torreón, Coah., México.

^c Campo Experimental Santa Lucía, Centro de Investigación Regional del Centro del INIFAP. Texcoco, Edo., de México.

^d Campo Experimental Santiago Ixcuintla, Nay. Centro de Investigación Regional Pacífico Centro del INIFAP.

^e Campo Experimental Altos de Jalisco. Centro de Investigación Regional Pacífico Centro del INIFAP.

INTRODUCCIÓN

En México la producción de maíz forrajero se incrementó en los últimos dos años en más de 2.3 millones de toneladas⁽¹⁾ debido a una mayor demanda de las explotaciones lecheras. El creciente aumento en el uso de maíz forrajero exige poner mayor atención en estrategias de manejo agronómico, calidad del forraje y selección, que permitan aprovechar al máximo el potencial existente por medio de programas de mejoramiento genético.

El estudio de la habilidad combinatoria y heterosis se ha utilizado para la determinación de patrones heteróticos y ha sido esencial para lograr avances en la expresión genética de caracteres importantes en maíz⁽²⁾. Los patrones heteróticos pueden ser arbitrarios y no se limitan a combinaciones dentado x cristalino o tropical x templado⁽³⁾. Algunos estudios^(4,5) revelaron mayores niveles de heterosis en cruzamientos entre germoplasma con endospermo cristalino x dentado, aunque varias combinaciones y poblaciones dentro de un mismo tipo de endospermo también mostraron niveles altos de heterosis. En otro estudio⁽⁶⁾ se encontraron varios patrones heteróticos alternativos a BSSS x Lancaster Sure Crop para la Faja Maicera de los Estados Unidos. En México también se han identificado patrones heteróticos para rendimiento de grano entre germoplasma dentado x cristalino⁽⁷⁾ y excelentes combinaciones entre germoplasma exótico x adaptado⁽⁸⁾. Otras combinaciones buenas para rendimiento de mazorca se han identificado al cruzar híbridos de diferentes compañías semilleras⁽⁹⁾.

Los patrones heteróticos se han enfocado principalmente al rendimiento de grano y muy poco al rendimiento de forraje; pero se ha encontrado que la combinación de germoplasma dentado x cristalino genera niveles de heterosis mayores para rendimiento de materia seca total y de la parte vegetativa, que combinaciones dentado x dentado o cristalino x cristalino⁽¹⁰⁾. En este tipo de cruzamientos se han encontrado niveles de heterosis de 20 % para materia seca total y de 25 % para

INTRODUCTION

Forage maize output in México increased in the last two years of over 2.3 million metric tons (t)⁽¹⁾ in response to dairy farm demand. The rising use of forage maize requires giving more attention to agronomic management strategies, forage quality and yield and selection for these traits, which would allow taking full advantage of available breeding potential through genetic improvement programs.

Combining ability and heterosis have been used for setting heterotic patterns and have been vital for enhancing genetic expression of important traits in corn⁽²⁾. Heterotic patterns can be arbitrary and are not limited to combinations dent*flint or tropical*temperate⁽³⁾. Several studies^(4,5) showed greater heterosis in crosses between flint and dent endosperm germplasm, although several combinations and populations from the same type of corn showed high heterosis. In another study⁽⁶⁾, several alternative heterotic patterns to BSSS*Lancaster Sure Crop for the US Northern Corn Belt were found. Heterotic patterns have been identified in México for grain yield in crosses between dent*flint⁽⁷⁾ and excellent combinations too for this trait in exotic*adapted⁽⁸⁾. Other acceptable combination for ear yield have been identified in crosses between hybrids of different seed companies⁽⁹⁾.

Heterotic patterns have been focused mostly to grain yield and barely to forage yield and quality, but it has been reported⁽¹⁰⁾ that the flint*dent combination produces greater heterosis for whole plant dry matter yield and of the vegetative part, than dent*dent or flint*flint crosses. In these crosses, 20 % heterosis for whole plant dry matter and 25 % for ear dry matter are reported, but none for whole plant dry matter digestibility nor stover dry matter digestibility⁽¹¹⁾. In another study⁽¹⁰⁾, no heterosis was found for forage quality, but it was found that flint improved material transmit a greater number of desirable traits related to stover digestibility than dent lines⁽¹²⁾ and that inbred line selection for forage quality traits result in hybrids

materia seca de elote, pero en ningún caso para digestibilidad de la materia seca total y del rastrojo⁽¹¹⁾. En otro estudio⁽¹⁰⁾ tampoco se encontró heterosis para calidad del forraje; pero se determinó que líneas mejoradas de grano cristalino transmiten un mayor número de características relacionadas con la digestibilidad a los cruzamientos híbridos que líneas dentadas⁽¹²⁾ y que la selección de líneas por atributos de calidad del forraje genera híbridos con mayor calidad nutritiva^(13,14). También se ha observado que líneas de maíz de la Faja Maicera de Estados Unidos relacionadas al grupo heterótico amarillo dentado, generaron mejores combinaciones para producción de forraje y digestibilidad con líneas no tradicionales de grano cristalino de Argentina, que con la línea Mo17 derivada de Lancaster Sure Crop⁽¹⁵⁾.

En México se han realizado pocos trabajos para determinar patrones heteróticos para producción de forraje, y los que hay no incluyen aspectos de calidad, debido a que los análisis de laboratorio son caros y en el mercado se paga principalmente por el volumen y no consideran primordial el criterio de la calidad. Latourneire *et al*⁽¹⁶⁾ encontraron que la combinación Tuxpeño Bajío x Sintético Forrajero fue una de las mejores cruza para producción de materia seca con heterosis de 14.6 %; mientras que en otro estudio⁽¹⁷⁾ se identificaron combinaciones entre híbridos comerciales con producción de forraje superior a las 80 t ha⁻¹ que pueden ser útiles en programas de mejoramiento genético. Las opciones que ofrece el mercado actual en híbridos forrajeros son limitadas, por lo cual se considera que debería darse especial atención a la generación de nuevos híbridos con las características de producción y calidad forrajera que sean más eficientes para la producción de leche y carne. Para avanzar en esta dirección, es necesario seleccionar fuentes de germoplasma con variación genética amplia en producción de materia seca, digestibilidad y contenido de fibras, y determinar patrones heteróticos que permitan un proceso de hibridación exitoso. El objetivo del presente trabajo fue determinar la heterosis media y la aptitud

with greater nutritive quality^(13,14). It has been observed too that inbred lines in the US Corn Belt related to the yellow dent corn heterotic group produced better combinations for forage yield and digestibility when crossed with nontraditional flint inbred lines from Argentina, than when crossed with the Mo17 inbred line from Lancaster Sure Crop⁽¹⁵⁾.

Few studies have been performed in México for identifying heterotic patterns for forage yield, and none for quality, due to the fact that laboratory analyses are expensive and also to the fact that the market pays for quantity and not for quality. Latourneire *et al*⁽¹⁶⁾ found that the Tuxpeño Bajío*Sintético Forrajero cross was one of the best combinations for dry matter yield, showing 14.6 % heterosis, while in another study⁽¹⁷⁾ combinations between commercial hybrids with forage yield of more than 80 t ha⁻¹ could be useful in genetic enhancement programs. Options available in silage hybrids are few, so it is deemed important to take into account breeding new hybrids showing forage yield and quality for efficient beef and dairy production. In order to go forward selection of germplasm sources showing wide genetic variation in dry matter yield and digestibility and fiber content too is essential, the same as determining heterotic patterns which would allow for successful hybrid breeding programs. The objective of the present study was to determine average heterosis and combining ability for forage yield and quality traits in six maize populations.

MATERIALS AND METHODS

Six maize populations from INIFAP (National Forestry, Crops and Livestock Research Institute of México), having different genetic base and maturity constituted the experimental material. Four populations were formed with 8 to 10 S₃ inbred lines selected for grain yield, resistance to lodging and plant and ear health, and the remaining two populations were made with commercial hybrids selected for high forage quality (Table 1).

Cuadro 1. Origen, área de adaptación, ciclo biológico y tipo de endospermo de las poblaciones usadas en el estudio
 Table 1. Origin, adaptation area, biological cycle and endosperm type of corn populations used in the present study

Population	Origin	Adaptation area	Altitude (m)	Biological cycle	Endosperm
P1	Formed with inbred lines derived from CIMMYT populations	High valleys and transition	2000 - 2300	Early	Semident
P2	Formed with inbred lines derived from commercial hybrids	Transition	1800 - 2100	Early	Flint to semiflint
P3	Formed with inbred lines derived from CIMMYT hybrids	Transition and subtropics	1600 - 1900	Intermediate	Dent to semident
P4	Formed with inbred lines derived from commercial hybrids	Transition and subtropics	1600 - 1900	Intermediate	Flint to semiflint
P5F	Formed with domestic and US Corn Belt hybrids with high forage quality	Subtropics and temperate	1800 - 2000	Intermediate	Dent
P6F	Formed with domestic commercial hybrids with high forage quality	Subtropics	1600 - 1900	Intermediate	Dent

combinatoria para características de producción y calidad forrajera en seis poblaciones de maíz.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material experimental fueron seis poblaciones de maíz del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) formadas con diferente base germoplásmica y ciclo de madurez; cuatro poblaciones contienen de 8 a 10 líneas S_3 seleccionadas por su mayor producción de grano, resistencia al acame y sanidad de planta y de mazorca; las otras dos restantes se formaron con híbridos comerciales seleccionados por su alta calidad forrajera (Cuadro 1).

En el año 2004 en el Campo Experimental de Pabellón, Ags., se multiplicó semilla de las seis poblaciones y se hicieron las cruza directas posibles en forma dialélica entre los seis progenitores. Las cruza se formaron polinizando en forma manual alrededor de 60 plantas de una población con polen de 60 plantas tomadas al azar de la otra población. Las seis poblaciones progenitoras y sus 15 cruza, se evaluaron en el ciclo agrícola de primavera-verano (PV) 2005, en cuatro localidades ubicadas en el norte centro y occidente de México: Pabellón, Ags.; Torreón, Coah.; Sta. María del Oro, Nay. y Tepatitlán, Jal.

Seed of the six populations was multiplied at INIFAP's Pabellón Experiment Station in Aguascalientes and all possible diallel crosses between the six parents were carried out by pollinating at least 60 plants with pollen gathered from other 60 plants chosen at random. The six parent populations and their 15 crosses were evaluated in the 2005 spring summer growing cycle at four sites located in north central and western México, Pabellón, Ags.; Torreón, Coah.; Santa María del Oro, Nay. and Tepatitlán, Jal. under irrigation in the first two and under rainfed conditions in the rest (Table 2). Soils can be characterized in Pabellón as sandy loams, 0.80 m deep, 1.0 % organic matter and pH 7.5; in Santa María del Oro, as brown-red Ultisols, sandy loam texture, >1.0 m deep, highly acid (pH 3.9) and 1.5 % organic matter; in Tepatitlán, as red Ferruginous Luvisols, clay textured, >1.0 m deep, acid (pH 5.6) with 2.1 % organic matter, and in Torreón as an alluvial, >2.0 m deep, clay loam, pH 7.5 and 1.1 % organic matter content without salinity problems.

Experiments in each site were planted in a randomized complete block design with two replicates. The experimental unit was of four furrows with 5.0 m long at 0.76 m distance. Planting density was 80,000 plants ha^{-1} , considered as the most commonly used by producers. Two

Cuadro 2. Localización geográfica, temperatura media y precipitación durante el ciclo de cultivo de los cuatro sitios de evaluación

Table 2. Geographical site characterization, mean temperature and rainfall during the growth cycle in the four evaluation sites

Site	Irrigated		Rainfed	
	Pabellón	Torreón	Sta. Ma. Oro	Tepatitlán
Altitude, m	1932	1116	1170	1910
Latitude N	22° 09'	25° 32'	21° 33'	20° 51'
Longitude W	102° 16'	103° 19'	104° 58'	102° 43'
Mean temperature, °C	20.4	25.9	26.7	22.4
Rainfall, mm	380	225	986	650
Planting date	3-May-05	27-Apr-05	03-Jul-05	07-Jul-05

(Cuadro 2). En las primeras dos localidades se evaluó en condiciones de riego y en las otras dos, en temporal. En Pabellón Ags., el suelo es de textura franco arenosa, pH= 7.5, profundidad de 80 cm y 1.0 % de materia orgánica, en Santa María del Oro, Nay., el suelo es ultisol (café-rojizo) de textura franca arenosa, profundo (>1.0 m), pH muy ácido (3.9), y contenido de materia orgánica de 1.5 %; en Tepatitlán, Jal. el suelo es luvisol férrico (suelos rojos), de textura arcillosa, profundo (>1.0 m), con pH ácido (5.6) y materia orgánica de 2.1 %; y Torreón, Coah. posee suelo de origen aluvial, de textura migajón arcilloso, pH de 7.5, con profundidad mayor a 2.0 m, con materia orgánica de 1.1 % y sin problemas de sales.

Cada experimento se sembró con un diseño experimental de bloques completos al azar con dos repeticiones; la unidad experimental fue de cuatro surcos de 5.0 m de largo y 0.76 m de separación. Se usó la densidad de población de 80,000 plantas ha⁻¹; considerada como la más común usada por el productor. Al momento de la siembra se depositaron dos semillas por golpe cada 16.7 cm (seis golpes por metro), para aclarar a una planta después de la emergencia y dejar la densidad de población deseada. La dosis de fertilización fue 200N-90P-00K, la cual se aplicó en dos partes, la primera entre los 25 y 30 días después de la siembra con la mitad del nitrógeno

seeds were placed at 0.167 m distance in furrows (6 strokes m⁻¹), thinning post emergence to achieve the desired planting density. Plots were fertilized with 200N-90P-00K in two stages, the first 20 to 30 d post planting with half the nitrogen and all the phosphorous and the next 50 to 60 d post planting with the remaining nitrogen. A pre-emergence herbicide treatment was applied to all plots. In Pabellón plots were watered four times and five in Torreón. Rainfall in Tepatitlán added up to 650 mm, with severe dry conditions during the grain filling stage, so ear yield was low, while in Santa María del Oro, rainfall amounted to 986 mm, with some lodging due to stormy weather.

Forage was harvested when the milk line in grain reached between one third and one half. Forage yield was estimated in two central furrows in each experimental unit. To this end, all plants were cut and weighted fresh as whole plant and then ears alone. Besides, five whole plants and five ears were chosen at random, cut in little pieces separately and then dried in a forced air stove at 60 °C until constant weight, so whole plant dry matter (TDM) and ear dry matter (EDM) were estimated; and by difference between the two, stover dry matter yield (SDM) was calculated. Samples of the five plants were ground in a Willey grinder provided with a 1 mm sieve and then neutral detergent fiber (NDF)⁽¹⁸⁾, *in vitro*

y todo el fósforo, y la segunda entre los 50 y 60 días después de la siembra con el resto del nitrógeno. En todos los experimentos se aplicó herbicida preemergente al momento de la siembra para el control de la maleza. En Pabellón se dieron cuatro riegos de auxilio y en Torreón cinco; estos riegos fueron suficientes para un buen desarrollo del cultivo. En Tepatitlán, Jal., la precipitación fue de 650 mm, pero hubo sequía severa en la etapa de llenado de grano, de tal manera que la producción de mazorca fue baja; en Santa María del Oro, llovieron 986 mm; pero se tuvo algo de daño por acame debido a una tormenta severa.

La cosecha del forraje se hizo cuando la línea de leche en el grano alcanzó de un tercio a un medio de avance. El rendimiento de forraje se estimó en los dos surcos centrales de cada unidad experimental; para ello se cortó el total de plantas y se les midió peso fresco total y peso fresco de elotes. Además, se tomó una muestra al azar de cinco plantas completas y otra de cinco elotes, éstas se picaron y secaron en una estufa de aire forzado a una temperatura de 60 °C hasta alcanzar peso constante. Con estos datos se determinó la producción de materia seca total (MST) y materia seca del elote (MSEL) y por diferencia, se calculó la producción de materia seca de rastrojo (MSRAS). Las muestras secas de las cinco plantas se molieron en un molino Willey con una criba de 1 mm; una vez molidas, se les determinó el contenido de fibra detergente neutro (FDN)⁽¹⁸⁾, digestibilidad *in vitro* (DIV)⁽¹⁹⁾, y proteína cruda (PC) mediante espectroscopía de reflectancia en el infrarrojo cercano (NIRS). Además se estimó la correlación entre materia seca del elote y digestibilidad *in vitro*.

Se realizó un análisis de varianza conjunto para cada variable, en el cual la variación debida a genotipos se subdividió en progenitores, cruzas y progenitores *vs* cruzas, mediante el siguiente modelo lineal:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + L_k + R/L_{j(k)} + P_l + C_m + P_{vs}C + GL_{ik} + PL_{lk} + CL_{mk} + P_{vs}CL + e_{ijkm}$$

digestibilidad (IVDMD)⁽¹⁹⁾ and crude protein (CP) were determined through near infrared reflectance spectroscopy (NIRS). Correlation between ear dry matter and *in vitro* digestibility was estimated too.

A combined ANOVA for each variable was performed, where variation owing to phenotype was subdivided into parents, crosses and parents *vs* crosses through the following linear model,

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + L_k + R/L_{j(k)} + P_l + C_m + P_{vs}C + GL_{ik} + PL_{lk} + CL_{mk} + P_{vs}CL + e_{ijkm}$$

Where Y_{ijk} represents the observed phenotypical value of the i genotype in replicate j , nested in k site; μ is equal to the effect common to all observations; G_i represents the effect of the i -esm genotype; L_k is equal to the effect of the k -esm site; $R/L_{j(k)}$ to the effect of the j -esm replicate nested in the k -esm site; P_l to the effect of the l -esm parent; to the effect of the m -esm cross; $P_{vs}C$ to contrast between parents and crosses; GL_{ik} to the effect of the genotype*site interaction; PL_{lk} to the effect of the parent*site interaction; CL_{mk} to the effect of cross*site interaction; $P_{vs}CL$ to the contrast for the parents *vs* crosses*site interaction; and e_{ijkm} to the ambient random effect corresponding to observations i,j,k,m . Means comparison was performed through the minimum significant difference test at 0.05 probability.

A combined ANOVA of the six populations and fifteen crosses was performed by means of Griffing method 2 with fixed effects⁽²⁰⁾, which includes direct crosses and parents in the test. The following genetic model was used:

$$Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + L_k + RL_{m(k)} + gL_{ik} + gL_{jk} + sL_{ijk} + e_{ijkm}$$

Where i,j represent 1, 2, ..., p parents; k 1, 2, ..., sites; m 1, 2, ..., replicates; and Y_{ij} the phenotypical value observed in crosses with parents I and j in the replicate nested in site k ; μ an effect common to all observations; g_i, g_j the effect of general combining aptitude of parents; s_{ij} effects of cross ij specific combining aptitude;

Donde Y_{ijk} = valor fenotípico observado del genotipo i , en la repetición j , anidada en la localidad k ; μ = efecto común a todas las observaciones; G_i = efecto del i -ésimo genotipo; L_k = efecto de la k -ésima localidad; $R/L_{j(k)}$ = efecto de la j -ésima repetición anidada en la k -ésima localidad; $+ P_l$ = efecto del l -ésimo progenitor; C_m = efecto de la m -ésima craza; $PvsC$ = contraste progenitores vs cruza; GL_{ik} = efecto de interacción genotipo x localidad; PL_{lk} = efecto de interacción progenitor x localidad; CL_{mk} = efecto de interacción craza x localidad; $PvsCL$ = contraste para la interacción progenitores vs cruza x localidad y e_{ijkm} = efecto ambiental aleatorio correspondiente a la observación i,j,k,m . La comparación de medias se hizo mediante la prueba de diferencia mínima significativa (DMS) al 0.05 de probabilidad.

También se realizó un análisis de varianza combinado de las seis poblaciones y las 15 cruza mediante el método 2 con efectos fijos de Griffing⁽²⁰⁾, el cual incluye en el análisis las cruza directas y los padres. El modelo genético utilizado fue:

$$Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + L_k + RL_{m(k)} + gL_{ik} + gL_{jk} + sL_{ijk} + e_{ijkm}$$

Donde $i,j= 1, 2, \dots, p$ padres; $k= 1, 2, \dots, L$ localidades; $m= 1, 2, \dots, r$ repeticiones; y los componentes del modelo: Y_{ij} = valor fenotípico observado de la craza con los progenitores i y j , en la repetición m anidada en la localidad k ; μ = efecto común a todas las observaciones; g_i, g_j = efecto de la aptitud combinatoria general de los progenitores i y j ; s_{ij} = efectos de aptitud combinatoria específica de la craza ij ; $RL_{m(k)}$ = efecto de repeticiones anidadas en localidades; gL_{ik} = interacción del efecto de aptitud combinatoria general con la localidad; sL_{ijk} = interacción del efecto de aptitud combinatoria específica con la localidad y e_{ijkm} = efecto ambiental aleatorio correspondiente a la observación i,j,k,m . Este análisis descompone las sumas de cuadrados de los genotipos en los efectos de ACG de los progenitores y los de ACE de las cruza.

$RL_{m(k)}$ effect of replicates nested in sites; gL_{ik} interaction of the effect of general combining aptitude with the site; sL_{ijk} interaction of the effect of specific combining aptitude with the site; and e_{ijkm} to the environment random effect corresponding to observations i,j,k,m . This analysis decomposes the sums of squares of genotypes in GCA effects of parents and in ECA of crosses.

Genetic analysis was performed by means of a program developed by Castañon *et al*⁽²¹⁾ using SAS/IML software⁽²²⁾. Both the model which includes partition of genotypes into parents and crosses and the genetic model for GCA and ECA, were included in an overall ANOVA.

Standard error (EE) for both GCA and ECA were estimated by means of the following equations,

$$EEGCA = \sqrt{((P-1)/((P*(P+2))*L*R))\sigma^2}$$

$$EEECA = \sqrt{(((P^2+P+2)/(((P+1)*(P+2))*L*R))\sigma^2)}$$

Where P represents parents, L sites, R replicates and σ^2 variance of overall error.

Statistical significance of GCA and ECA effects was determined by means of a t test, dividing the value of its effect by the standard error and comparing the obtained value with the t value of tables ($P < 0.05$) with the number of degrees of freedom of the standard error. Average percentage heterosis of each cross was estimated for relevant variables using genotype averages by means of the following equation:

$$H = (F_1 - MP) / MP * 100$$

Where H is equal to average heterosis, F_1 to cross value and MP to parent average.

RESULTS AND DISCUSSION

Combined ANOVA (Table 3) shows that yield variables (whole plant dry matter, ear dry matter and stover dry matter) show significantly more variation than forage quality variables (*in vitro* digestibility, neutral detergent fiber content and

El análisis genético se hizo mediante el programa desarrollado por Castañón *et al.*(21) mediante el procedimiento de SAS-IML(22). Tanto el modelo que incluye la partición de genotipos en progenitores y cruza, como el modelo genético para ACG y ACE, se integraron en un análisis de varianza conjunto.

El error estándar (EE) de ACG y ACE se determinó mediante las ecuaciones siguientes:

$$EEGCA = \sqrt{((P-1)/((P*(P+2))*L*R))\sigma^2};$$

$$EEECA = \sqrt{((P^2+P+2)/(((P+1)*(P+2))*L*R))\sigma^2}.$$

Donde P= progenitores; L= localidades; R= repeticiones y σ^2 = varianza del error conjunto. La significancia estadística de los efectos de ACG y ACE se probó mediante una prueba de t, dividiendo el

crude protein). Significant and highly significant differences were found between sites, genotypes, parents and genotype*site and cross*site interactions for the three yield variables. The parent vs crosses variation source, which to a certain extent determines the amount of average heterosis in crosses(23) was significant only for whole plant and ear dry matter, even though the site*parent vs. crosses interaction influenced these traits too, suggesting that average heterosis is affected by the environment. Relative to quality traits, only the variation associated to genotypes and crosses was significant for *in vitro* digestibility and absolutely no significant interaction was found with sites, suggesting that expression of this trait was stable across environments. No source of variation was significant for crude protein, which diverges with results reports in another study on different maize populations(16).

Cuadro 3. Cuadrados medios y significancia del análisis combinado sobre localidades para varias características de producción y calidad de forraje en poblaciones y cruza de maíz

Table 3. Mean squares and combined analysis significance on sites for several forage yield and quality traits in corn populations and crosses

F Variation	Yield traits			Quality traits			
	DF	TDM	EDM	SDM	IVDMD	NDF	CP
Site	3	74.81*	285.41**	75.49 *	1358.43 *	767.91 **	26.31
Rep-site	4	11.27	2.13	3.72	24.02	49.40	8.45
Genotypes	20	11.01 **	3.39 **	6.43 *	16.48 *	18.22	0.52
GCA	5	18.44 **	6.18 **	8.35	17.55	17.73	0.50
ECA	15	8.54 *	2.46 **	5.48	16.47 *	18.39	0.53
Parents (P)	5	26.10 **	3.54 **	13.41 **	11.10	13.93	0.14
Crosses (C)	14	4.89	2.79 **	4.32	17.70 *	20.21	0.62
P vs C	1	21.28 *	12.86 **	1.06	25.83	11.94	0.97
Site*Genotype	60	6.89 **	1.95 **	5.74 *	10.84	18.47	0.56
Site*GCA	15	9.88 **	4.33 **	10.00 **	11.16	22.48	0.55
Site*ECA	45	5.89 *	1.15 **	4.31	10.73	17.13	0.57
Site*P	15	4.95	2.47 **	3.41	8.75	10.10	0.66
Site*C	42	6.89 *	1.63 **	6.43 *	11.20	21.72	0.55
Site*P vs C	3	17.46 *	3.73 **	7.15	15.70	14.32	0.18
Error	80	3.83	0.62	3.77	9.91	14.93	0.43

DF= Degrees of freedom; TDM= whole plant dry matter; EDM= ear dry matter; SDM= stover dry matter; IVDMD= dry matter *in vitro* digestibility; NDF= neutral detergent fiber; CP= crude protein.

*, ** = Significant at 0.05 and 0.01 probability, respectively.

valor del efecto entre su error estándar y comparándolo con el valor de t de tablas ($P < 0.05$) con los grados de libertad del error conjunto. Usando las medias de los genotipos se calculó, para las variables de interés, el porcentaje de heterosis promedio de cada cruce; la cual se estimó con la ecuación siguiente: $H = (F_1 - MP) / MP \times 100$. Donde: H= heterosis promedio; F_1 = valor de la cruce y MP= promedio de los progenitores.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza

El análisis de varianza combinado (Cuadro 3), muestra que las variables de producción: materia seca total, de elote y de rastrojo presentan significativamente mayor variación que las variables de calidad forrajera: digestibilidad *in vitro*, contenido de fibra detergente neutro y proteína cruda. Hubo diferencias significativas o altamente significativas entre localidades, genotipos, progenitores y efectos significativos para la interacción localidad x genotipos y localidad x cruce en los tres caracteres de producción. La fuente de variación progenitores vs cruces, la cual en parte determina el grado de heterosis promedio de las cruces⁽²³⁾ fue significativa sólo para materia seca total y de elote; aunque también se detectó interacción localidad x progenitores vs cruces para estos mismos caracteres, sugiriendo que la heterosis promedio es afectada por el ambiente. En los caracteres de calidad, solamente la variación asociada con genotipos y cruces fue significativa para digestibilidad *in vitro* y en ningún caso se detectó interacción significativa con localidades, sugiriendo que la expresión de este carácter fue estable a través de ambientes. En proteína cruda, ninguna fuente de variación fue significativa; lo cual contrasta con lo obtenido en otro estudio con poblaciones de maíz diferentes⁽¹⁶⁾.

Con base en los valores de los cuadrados medios del análisis de varianza se determinó que en los caracteres de producción: materia seca total, materia seca de elote y materia seca de rastrojo la

Based on ANOVA mean square values it was found that in yield traits (whole plant dry matter, ear dry matter and stover dry matter), additive genetic variation (GCA) was greater than non-additive (ECA), while in quality traits ECA was slightly higher, except for *in vitro* digestibility (Table 3).

GCA and ECA effects were significant only for both whole plant and ear dry matter in yield variables and only ECA effects were significant for dry matter *in vitro* digestibility (Table 3). This suggests that for both whole plant and ear dry matter yield, both additive and dominance genetic effects are imperative, while for *in vitro* dry matter digestibility only dominance effects are important. Due to this, these three traits could be enhanced through reciprocal recurrent selection programs, because this method makes the most of both additive and non additive effects, unlike stover dry matter, fiber content and crude protein, which require first improving the populations *per se*. De la Cruz *et al*⁽²⁴⁾ report finding a greater contribution of dominance effects than of additive for dry matter yield and contrary to what was found in the present study they did not find statistically significant ECA effects on digestibility but found statistically significant ECA effects for neutral detergent fiber content. These differences could be due to different genetic material used in both studies, and structural attributes of plants change across genotypes.

The interaction site*GCA and site*ECA in the present study were significant for both whole plant and ear dry matter. In no cases they were significant for quality traits, which suggests that parent response in crosses for forage yield change from one site to another and this highlights the importance of identifying those parents that are more consistent in their genetic expression in a given site. In quality traits, more environments should be assessed in order to confirm if the nonexistence of the GCA*site and ECA*site interactions is due to the fact that these traits are more stable or to distortions due to sampling.

variación genética aditiva (ACG) fue mayor que la no aditiva (ACE); mientras que en los caracteres de calidad, la variación genética no aditiva fue ligeramente mayor que la aditiva; excepto en la variable digestibilidad *in vitro* (Cuadro 3).

En las variables de producción, los efectos de ACG y ACE fueron significativos sólo para materia seca total y de elote; mientras que en las variables de

Dry matter yield

Taking into account all the sites, both the P3 and P4 populations on average showed the greater whole plant and stover dry matter yield, 18.9 and 13.0 t ha⁻¹, respectively, while the same P3 population and the P5F showed the greater ear dry matter yield, 6.5 and 6.1 t ha⁻¹, respectively (Table 4). In Santa María del Oro the P3 population showed great lodging problems, which makes it

Cuadro 4. Valores medios de la producción y calidad del forraje de poblaciones y cruzas F₁ de maíz a través de localidades

Table 4. Average values of forage yield and quality traits in corn populations and F₁ crosses across sites

	TDM (t ha ⁻¹)	EDM (t ha ⁻¹)	SDM (t ha ⁻¹)	IVDMD (g kg ⁻¹)	NDF (g kg ⁻¹)	CP (g kg ⁻¹)
Parents						
P1	15.8 cd	4.7 c	11.1 bc	672 a	595 a	72 a
P2	14.7 d	4.9 c	9.8 c	666 a	591 a	72 a
P3	19.6 a	6.5 a	13.1 a	677 a	582 a	73 a
P4	18.2 ab	5.4 bc	12.8 ab	677 a	578 a	71 a
P5F	17.4 bc	6.1 ab	11.3 abc	694 a	581 a	73 a
P6F	15.9 cd	5.3 bc	10.6 c	695 a	557 a	75 a
Average	16.9 B	5.5 B	11.5 A	680 A	581 A	73 A
F₁ Crosses						
P1 x P2	17.9 abcd	5.1 g	12.8 a	698 a	563 a	70 a
P1 x P3	16.9 bcd	6.1 bcde	10.8 bc	683 ab	573 a	67 a
P1 x P4	18.7 ab	6.4 abcde	12.3 abc	684 ab	595 a	72 a
P1 x P5F	17.3 bcd	7.0 a	10.4 c	682 abc	563 a	72 a
P1 x P6F	18.1 abcd	5.9 cdefg	12.1 abc	667 abcd	577 a	73 a
P2 x P3	17.5 abcd	5.8 defg	11.7 abc	647 d	590 a	72 a
P2 x P4	16.3 d	5.6 efg	10.6 bc	655 bcd	608 a	68 a
P2 x P5F	18.4 abc	6.7 abc	11.7 abc	675 abcd	576 a	73 a
P2 x P6F	16.4 bcd	5.2 fg	11.2 abc	683 ab	584 a	76 a
P3 x P4	17.3 bcd	5.6 efg	11.7 abc	658 bcd	607 a	73 a
P3 x P5F	18.6 ab	6.4 abcde	12.2 abc	681 abc	582 a	72 a
P3 x P6F	18.2 abcd	6.0 bcdef	12.2 abc	674 abcd	585 a	73 a
P4 x P5F	18.1 abcd	6.4 abcde	11.7 abc	651 cd	588 a	67 a
P4 x P6F	18.7 ab	6.6 abcd	12.1 abc	657 bcd	619 a	66 a
P5F x P6F	17.4 abcd	6.8 ab	10.6 ab	678 abcd	592 a	71 a
Average	17.7 A	6.1 A	11.6 A	672 A	587 A	71 A

TDM= whole plant dry matter; EDM= ear dry matter; SDM= stover dry matter; IVDMD= dry matter *in vitro* digestibility; NDF= neutral detergent fiber; CP= crude protein. Averages with same letter within each variable are statistically equal, in accordance with DMS 0.05 test.

Small letters compare genotype averages and capital letters averages of parents vs averages of crosses.

calidad, solamente los efectos de ACE fueron significativos para digestibilidad *in vitro* de la materia seca (Cuadro 3). Esto sugiere que en la producción de materia seca total y de elote los efectos genéticos aditivos y de dominancia son importantes; mientras que en la digestibilidad *in vitro*, lo son sólo los efectos de dominancia. Por lo anterior, se deduce que estos tres caracteres pueden ser mejorados exitosamente mediante programas de selección recíproca recurrente, debido a que en este método se capitalizan tanto los efectos aditivos como los no aditivos; a diferencia la producción de materia seca de rastrojo, contenido de fibras y proteína cruda; en los cuales se requeriría primero mejorar las poblaciones *per se*. De la Cruz *et al*(24) determinaron mayor contribución de los efectos de dominancia que de los aditivos para producción de materia seca, y a diferencia del presente trabajo no encontraron significación estadística en la fuente de variación ACE para digestibilidad y sí para el contenido de fibra detergente neutro; diferencias que pudieran ser explicadas primordialmente porque no se utilizó el mismo material genético en la investigación, y los atributos estructurales de la planta cambian de un genotipo a otro.

less desirable for genetic improvement programs. Early populations P1 and P2 showed more tolerance to lodging, but yielded less.

Fourteen out of fifteen crosses showed significantly similar whole plant dry matter yield (Table 4). Six of these crosses stood out in ear dry matter yield, between 6.4 and 7.0 t ha⁻¹, and of these, four had population P5F in common and two, population P6F. Excluding the P3*P4 cross, all of them showed greater or at least the same whole plant and ear dry matter yield than the average of the parent populations involved in crosses, exhibiting heterosis and thus demonstrating that they could be adequate sources for genetic improvement for both characters. Similar results for whole plant dry matter yield were reported in the US Corn Belt and in Europe, where the best combinations were in crosses between dent and flint populations⁽¹⁰⁾. No definite heterotic pattern was observed in the present study due to grain texture, but a trend for greater yield in crosses which involve high quality forage and dent grain texture populations was found.

The higher and more significant GCA effects for whole plant and stover dry matter yield correspond

Cuadro 5. Efectos de aptitud combinatoria general y errores estándar para características de producción y calidad de forraje de seis poblaciones de maíz

Table 5. Effects of general combining ability and standard error for forage yield and quality traits in crosses formed between six corn populations

	TDM (t ha ⁻¹)	EDM (t ha ⁻¹)	SDM (t ha ⁻¹)	IVDMD (g kg ⁻¹)	NDF (g kg ⁻¹)	CP (g kg ⁻¹)
Population						
P1	-0.25	-0.20 *	-0.05	4.9	-4.2	-0.4
P2	-0.82 **	-0.41 **	-0.41	-3.6	0.8	0.3
P3	0.66 **	0.17	0.48 *	-2.6	0.9	0.3
P4	0.38	-0.03	0.40	-7.4 *	9.7 *	-1.4
P5F	0.27	0.49 **	-0.22	4.7	-4.0	0.1
P6F	-0.23	-0.04	-0.19	3.9	-3.1	1.2
Standard error	0.22	0.09	0.22	3.6	4.4	0.8

TDM= whole plant dry matter; EDM= ear dry matter; SDM= stover dry matter; IVDMD= dry matter *in vitro* digestibility; NDF= neutral detergent fiber; CP= crude protein.

*, **= Significant at 0.05 and 0.01 probability, respectively.

Las interacciones localidad x ACG y localidad x ACE fueron significativas para materia seca total y de elote, y en ningún caso para variables de calidad; esto sugiere que la respuesta de los progenitores en cruza para producción de forraje cambian de una localidad a otra; de ahí que sea importante identificar a aquellos progenitores y cruza que expresen mayor consistencia en su expresión genética en una localidad dada; y en el caso de las variables de calidad, habrá que evaluar mayor número de ambientes para confirmar si la ausencia de interacción localidad x ACG y localidad x ACE se debe a que estas características son más estables o se trata de un sesgo debido al muestreo.

Producción de materia seca

Las poblaciones P3 y P4 tuvieron en promedio de localidades la mayor producción de materia seca

to population P3, 0.66 and 0.48 t ha⁻¹, respectively. However, for ear dry matter yield, the P5F population with 0.49 t ha⁻¹ stood out (Table 5). These results allow establishing that the P3 population was the one that most contributes to increase whole plant and stover dry matter yield in its crosses, while the P5F contributed to increase ear dry matter yield in its crosses without significant variations in whole plant dry matter yield. A greater increase in stover dry matter yield relative to ear dry matter yield could be considered as counterproductive, because stover is the plant part with greater fiber content, which contributes to lower digestibility⁽²⁵⁾. Therefore, in forage corn genetic enhancement programs populations which increase whole plant dry matter yield through an increase in ear dry matter yield in crosses should be sought, as is the case in corn forage yield and

Cuadro 6. Efectos de aptitud combinatoria específica y errores estándar para características de producción y calidad de forraje en cruza formadas entre seis poblaciones de maíz

Table 6. Effects of specific combining ability and standard error for forage yield and quality traits in crosses formed between six corn populations

	TDM (t ha ⁻¹)	EDM (t ha ⁻¹)	SDM (t ha ⁻¹)	IVDMD (g kg ⁻¹)	NDF (g kg ⁻¹)	CP (g kg ⁻¹)
Cross						
P1 x P2	1.48 *	-0.23	1.71 **	22.6 *	-19.1	-1.8
P1 x P3	-0.96	0.23	-1.20	6.8	-8.3	-4.0
P1 x P4	1.08	0.67 **	0.41	12.4	4.4	2.6
P1 x P5F	-0.19	0.73 **	-0.91	-2.2	-13.4	0.4
P1 x P6F	1.06	0.50 *	0.81	-16.2	-0.9	1.0
P2 x P3	0.20	0.13	0.07	-21.1 *	3.4	0.0
P2 x P4	-0.78	0.15	-0.93	-8.4	12.4	-2.2
P2 x P5F	1.48 *	0.67 **	0.82	0.2	-6.1	0.8
P2 x P6F	-0.03	-0.31	0.29	8.5	1.2	2.7
P3 x P4	-1.21 *	-0.51 *	-0.70	-6.0	11.6	2.4
P3 x P5F	0.18	-0.18	0.36	5.2	0.4	0.4
P3 x P6F	0.25	-0.07	0.32	-1.2	1.7	0.5
P4 x P5F	-0.07	-0.03	-0.04	-20.0 *	-2.9	-3.1
P4 x P6F	1.04	0.70 **	0.34	-13.5	16.9	-4.0
P5F x P6F	-0.15	0.44	-0.59	-3.9	13.9	-1.6
Standard error	0.61	0.25	0.61	9.9	12.1	2.1

TDM= whole plant dry matter; EDM= ear dry matter; SDM= stover dry matter; IVDMD= dry matter *in vitro* digestibility; NDF= neutral detergent fiber; CP= crude protein.

*, **= Significant at 0.05 and 0.01 probability, respectively.

total y de rastrojo con 18.9 y 13.0 t ha⁻¹, respectivamente; mientras que la misma población P3 y la población P5F tuvieron mayor producción de elote con 6.5 y 6.1 t ha⁻¹, respectivamente (Cuadro 4). La población P3 tuvo en Santa María del Oro y Tepatitlán, severos problemas de acame de raíz; lo que la hace menos deseable como fuente de mejoramiento. Las poblaciones precoces P1 y P2, fueron en cambio las más tolerantes al acame de raíz, pero de las menos productivas.

Catorce de las 15 cruzas tuvieron producciones de materia seca total similares estadísticamente entre sí (Cuadro 4). Seis de estas cruzas sobresalieron también en producción de materia seca de elote con rendimientos entre 6.4 y 7.0 t ha⁻¹ y de ellas, cuatro tuvieron en común la población P5F y dos, la población P6F. Con excepción de la craza P3 x P4, el resto tuvieron igual o mayor producción de materia seca total y de elote que el promedio de

quality improvement programs in the US⁽²⁶⁾. In the present study, this performance was observed in population P5F, which in a number of crosses showed greater ear dry matter yield, with no significant variations in whole plant dry matter yield.

Effects of specific combining ability for dry matter yield traits varied significantly among crosses, but none presented favorable significant effects in all traits (Table 6). Cross P1*P2, whose parent populations showed negative GCA effects for dry matter yield, presented significant positive ECA effects for both whole plant and stover dry matter yield; while cross P2*P5F did too for both whole plant and ear dry matter yield. Differences in performance between GCA and ECA in populations P1, P2, P5F and their crosses P1*P2 and P2*P5F can be explained by the fact that in ECA intra and inter allelic interaction is expressed and not additive variation as in GCA. ECA expression

Cuadro 7. Heterosis media para características de producción y calidad de forraje en cruzas formadas entre seis poblaciones de maíz (%)

Table 7. Average heterosis for forage yield and quality traits in crosses formed between six corn populations (%)

Cross	TDM	EDM	SDM	IVDMD	NDF	CP
P1 x P2	17.6	5.8	23.1	4.9	-5.1	-3.4
P1 x P3	-4.2	9.8	-10.6	1.3	-2.6	-7.5
P1 x P4	10.0	26.2	3.2	1.4	1.4	1.0
P1 x P5F	4.5	28.6	-7.2	-0.2	-4.2	-1.2
P1 x P6F	13.9	18.1	12.0	-2.5	0.1	-0.2
P2 x P3	2.4	2.3	2.4	-3.7	0.6	-0.6
P2 x P4	-1.1	9.5	-6.0	-2.5	4.0	-5.1
P2 x P5F	14.9	21.2	11.6	-0.7	-1.7	-0.1
P2 x P6F	7.2	0.7	10.5	0.3	1.7	2.8
P3 x P4	-8.4	-6.2	-9.3	-2.8	4.6	1.1
P3 x P5F	0.6	2.1	-0.1	-0.6	0.1	-0.9
P3 x P6F	2.3	1.4	2.8	-1.7	2.6	-0.5
P4 x P5F	1.4	10.8	-3.0	-5.0	1.4	-7.2
P4 x P6F	9.4	22.3	3.5	-4.2	8.9	-9.3
P5F x P6F	4.2	19.0	-3.5	-2.3	4.0	-3.9

TDM= whole plant dry matter; EDM= ear dry matter; SDM= stover dry matter; IVDMD= dry matter *in vitro* digestibility; NDF= neutral detergent fiber; CP= crude protein.

las poblaciones *per se* involucradas en las cruzas; indicando que manifiestan heterosis y que pueden ser fuentes apropiadas de mejoramiento genético para ambos caracteres. En promedio, las cruzas tuvieron mayor producción de materia seca total y de elote que las poblaciones. Existen resultados similares para producción de materia seca total en poblaciones de la Faja Maicera de Estados Unidos y de Europa donde encontraron que las mejores combinaciones se dieron entre poblaciones con endospermo dentado x cristalino (10). En el presente estudio no hubo un patrón heterótico definido en cuanto a la textura del grano, pero sí se observó una tendencia de mayor producción en aquellas cruzas que involucraron las poblaciones de alta calidad forrajera y de granos dentados.

Los efectos de ACG más altos y significativos para producción de materia seca total y de rastrojo, correspondieron a la población P3 con 0.66 y 0.48 t ha⁻¹, respectivamente; en cambio para producción de materia seca de elote correspondió a la población P5F con 0.49 t ha⁻¹ (Cuadro 5). Este resultado permite establecer que la población P3, fue la que más contribuyó a incrementar la producción de materia seca total y de rastrojo en sus cruzas; mientras que la población P5F, contribuyó a mejorar el peso seco de elote manteniendo sin cambios significativos la producción de la materia seca total en sus cruzas. Un mayor incremento en la producción de rastrojo con respecto a la producción de elote podría afectar negativamente la calidad del forraje, dado que el rastrojo es la parte de la planta con mayor contenido de fibras, y éstas contribuyen a que el forraje tenga menor digestibilidad(25). Por tanto, en el mejoramiento genético de maíz para la producción de forraje deben buscarse poblaciones que en cruce incrementen su producción de materia seca total mediante una mayor producción de elote, como se ha observado a través del mejoramiento de maíz en los Estados Unidos(26); este comportamiento se observó en la Población P5F, que en ciertas cruzas tuvo mayor producción de materia seca del elote sin cambios en la materia seca total.

Los efectos de aptitud combinatoria específica para los caracteres de producción de materia seca

is greater when population alleles are of different genetic origin and result in higher heterosis, as those observed in crosses P1*P2 and P2*P5F in the already indicated variables (Table 7). In this respect, some studies(10,11) show that crosses between dent and flint germplasm generally show greater heterotic response than dent*dent or flint*flint, while other studies(8,15) report that higher heterosis was found when parents come from different areas due to a greater genetic divergence. In the present study, the two outstanding crosses, besides having one dent and one flint parent, were formed with germplasm of different genetic origin (Table 1). Based on these results, both crosses can provide good heterotic patterns for achieving important progress in genetic enhancement for obtaining successful hybrids. Cross P1*P2 was not one of the best regarding yield (Table 4), but being earlier (data not shown) can be considered as being a good alternative for north central México, where irrigation water scarcity is regular. On the other hand, cross P2*P5F, in addition to its high specific combining ability and middling heterosis, presented high whole plant and ear dry matter yield.

Crosses P1*P4, P1*P5F, P1*P6F and P4*P6F showed highly significant specific combining ability for ear dry matter yield (Table 6) and heterosis that ranged from 18.1 to 28.6 % (Table 7). Of these, only P1*P4 and P1*P6F present average heterosis for whole plant dry matter yield of more than 10 %, similar to those obtained in the best crosses in other studies(16). In addition, these crosses stood out for their tolerance to lodging and for their health too in different environments, so they should also be considered as possible sources of forage yield traits.

Forage quality

No significant differences for forage quality were found between populations, even though two of them were formed with high dry matter digestibility and low fiber content germplasm. Digestibility varied between 666 and 695 g kg⁻¹ and neutral detergent fiber content between 557 and 595 g kg⁻¹ (Table 4), with a trend in populations P5F

variaron significativamente entre cruzas, pero ninguna presentó efectos significativos favorables en todos (Cuadro 6); la craza P1xP2, que individualmente en sus poblaciones tuvieron efectos negativos de ACG en producción de materia seca, presentó efectos significativos positivos de ACE para materia seca total y materia seca de rastrojo; mientras que la craza P2xP5F para materia seca total y materia seca de elote. Las diferencias entre el comportamiento entre la ACG y ACE de las poblaciones P1, P2, P5F y sus cruzas P1xP2 y P2xP5F se explican porque en la ACE se expresa la interacción intra e interalélica y no la variación aditiva como en la ACG. La expresión de ACE es mayor cuando los alelos de las poblaciones tienen diferente origen genético y se manifiesta en niveles altos de heterosis; como los observados en las cruzas P1xP2 y P2xP5F en las variables señaladas (Cuadro 7). Al respecto, algunos estudios^(10,11) revelan que los cruzamientos entre germoplasma dentado x cristalino tienen por lo general mayores respuestas heteróticas que dentado x dentado o cristalino x cristalino; mientras que en otros trabajos^(8,15) se encontró que los niveles de heterosis más altos se detectaron con progenitores que provienen de zonas diferentes debido a mayor divergencia genética. En el presente estudio, las dos cruzas sobresalientes además de tener un progenitor de grano dentado y otro cristalino se formaron con germoplasma de diferente origen genético (Cuadro 1). Con base en estos resultados, se considera que ambas cruzas pueden ser buenos patrones heteróticos para lograr avances importantes en el mejoramiento genético para la obtención de híbridos exitosos. La craza P1xP2, no fue una de las mejores en rendimiento (Cuadro 4), pero por ser más precoz (datos no presentados), es una buena alternativa para la región norte centro de México, donde la limitante de agua de riego es un fenómeno común. Por otra parte, la craza P2xP5F adicionalmente a su alta aptitud combinatoria específica y heterosis media, tuvo altos rendimientos de materia seca total y de elote.

Las cruzas P1xP4, P1xP5F, P1xP6F y P4xP6F, mostraron una aptitud combinatoria específica

and P6F towards greater digestibility. In another study, greater forage quality was found in a group of corn populations, showing digestibility from 691 to 724 g kg⁻¹ and neutral detergent fiber content from 497 to 524 g kg⁻¹⁽²⁵⁾.

Several crosses stood out in dry matter digestibility (Table 4), but in general, all were low, below 700 g kg⁻¹, taking into account that in other studies digestibility of more than 750 g kg⁻¹ are reported^(27,28). The low digestibility in crosses found in the present study could be due, in part, to a low ear dry matter yield, as the high, positive and significant correlation ($r=0.84$) between ear dry matter yield and *in vitro* digestibility confirms. The outstanding crosses were P1*P2 and several crosses where P5F and P6F took part. No significant differences among crosses were found for either crude protein or fiber content.

No population showed favorable significant general combining ability effects for forage quality variables (Table 5), which point out that these populations did not significantly contribute to improve the nutritive value of their crosses. Standard errors of GCA effects estimates, were moderately high for NDF and CP, when compares to those reported by other authors⁽²⁹⁾ in diallel crosses between commercial hybrids. This result, besides being an indicator of faulty precision in GCA estimates, shortens the possibility of detecting statistical significance in them. Most probably, by increasing the number of replicates in each site, when determining these variables, could boost the reliability of the effects, but money costs would swell.

Only the P1*P2 cross shows significant specific combining ability for digestibility with heterosis of only 4.9 % (Tables 6, 7). Small differences in corn forage digestibility are important in milk yield, so with the same dry matter yield, differences in digestibility from 20 to 30 g kg⁻¹ increase milk yield by 1 to 2 t ha⁻¹⁽²⁷⁾. Because of this, the 4.9 % heterosis found for this variable in cross P1*P2 can be considered as significant and useful in genetic enhancement programs. Moreno-González *et al*⁽¹⁰⁾

significativa alta para rendimiento de materia seca de elote (Cuadro 6) y niveles de heterosis que variaron de 18.1 a 28.6 % (Cuadro 7). De estas cruzas sólo P1xP4 y P1xP6F tuvieron heterosis media para producción de materia seca total superior al 10 %, valor que es muy similar al obtenido en otros trabajos en la mejor cruza⁽¹⁶⁾. Estas cruzas adicionalmente destacaron por su tolerancia al acame y sanidad a través de ambientes, de ahí que se les considere también como posibles fuentes de características que inciden en la producción de forraje.

Calidad forrajera

En calidad forrajera no hubo diferencia significativa entre las poblaciones, no obstante, que dos de ellas se formaron con germoplasma con alta digestibilidad de la materia seca y bajo contenido de fibras. La digestibilidad entre poblaciones varió de 666 a 695 g kg⁻¹ y el contenido de fibra detergente neutro de 557 a 595 g kg⁻¹ (Cuadro 4), con tendencias de las poblaciones P5F y P6F a tener mayor digestibilidad. En otro estudio se determinó mayor calidad forrajera en un grupo de poblaciones de maíz con variaciones en digestibilidad de 691 a 724 g kg⁻¹ y en contenido de fibras de 497 a 524 g kg⁻¹⁽²⁵⁾.

Hubo varias cruzas sobresalientes en digestibilidad de la materia seca (Cuadro 4), pero en general, todas fueron bajas e inferiores a 700 g kg⁻¹, comparado con otros estudios donde se han obtenido valores de digestibilidad superiores a 750 g kg⁻¹^(27,28). La baja digestibilidad de las cruzas, se debió en parte a una reducida producción de materia seca de elote; lo anterior se corroboró con la correlación entre la materia seca de elote y la digestibilidad *in vitro*; ya que ésta fue positiva, alta y significativa ($r= 0.84$). Las cruzas sobresalientes fueron P1xP2 y varias cruzas en las cuales intervinieron las poblaciones P5F y P6F. En contenido de fibras y en proteína no hubo diferencias entre las cruzas.

Ninguna población tuvo efectos significativos favorables de aptitud combinatoria general, para las

did not find important heterosis values in organic matter digestibility in a group of eight corn populations, but suggest that recurrent selection for forage quality in both parent populations and crosses could be adequate for taking advantage of possible favorable recessive genes. It has been pointed out⁽¹⁵⁾ that selection of quality traits should be focused mainly to stover, while other authors⁽³⁰⁾ stress the benefits of recurrent selection for forage yield and quality.

CONCLUSIONS AND IMPLICATIONS

Additive genetic variation (GCA) was greater than non additive (ECA) for yield traits, while for quality traits, the opposite was true, except for *in vitro* digestibility, so selection for yield traits shall be more successful. P3 population showed significant positive GCA effects for whole plant and stover dry matter yield, so it should be used as a germplasm source for improving these traits. The P5F population should be used for improving ear dry matter yield only and none of the populations analyzed in the present study is adequate for improving forage quality. The dent*flint cross was the only one to show significant ECA effects and positive heterosis, so it can be considered as a good heterotic pattern for starting a hybridization program. Crosses P2*P5F, P1*P4 and P1*P6F could be acceptable heterotic patterns for increasing either whole plant or ear dry matter yield but not for forage quality.

End of english version

variables de calidad forrajera (Cuadro 5); lo cual indica que estas poblaciones no contribuyeron significativamente a mejorar la calidad nutritiva en cruza. Los errores estándar de las estimaciones de los efectos de ACG, fueron moderadamente altos para FDN y PC comparados con los obtenidos por otros autores⁽²⁹⁾ en un dialélico entre híbridos

comerciales. Este resultado además de ser un indicador de falta de precisión en las estimaciones de ACG, reduce la probabilidad de detectar significación estadística en ellas. Probablemente incrementando el número de repeticiones por localidad, en la determinación de estas variables, mejoraría la confiabilidad de los efectos, pero el costo del experimento incrementaría sustancialmente.

Entre cruza solamente P1xP2, presentó efectos significativos de aptitud combinatoria específica para digestibilidad con valores de heterosis de apenas 4.9 % (Cuadros 6 y 7). Pequeñas diferencias en la digestibilidad del forraje de maíz son importantes en la conversión a leche, de tal manera que a una misma producción de materia seca, diferencias en digestibilidad de 20 a 30 g kg⁻¹ incrementan la producción de leche de una a dos toneladas por hectárea⁽²⁷⁾; por esta razón, la heterosis de 4.9 % observada en esta variable en la cruza P1xP2 puede considerarse importante y de utilidad para favorecer avances en un programa de hibridación. Moreno-González *et al*⁽¹⁰⁾ no observaron heterosis importante en digestibilidad de la materia orgánica en un grupo de ocho poblaciones de maíz, pero sugieren que la selección recurrente para calidad forrajera tanto en poblaciones parentales como en las cruza puede ser un medio apropiado para explotar posibles genes recesivos favorables. Se ha señalado⁽¹⁵⁾, que la selección de características de calidad debería enfocarse principalmente al rastrojo; mientras que otros⁽³⁰⁾ destacan las ventajas de la selección recurrente para producción y calidad forrajera.

CONCLUSIONES E IMPLICACIONES

En los caracteres de producción la variación genética aditiva (ACG) fue mayor que la no aditiva (ACE); mientras que en los caracteres de calidad la variación no aditiva fue mayor que la aditiva; excepto en la variable digestibilidad *in vitro*; por lo que la selección por caracteres de producción será más exitosa. La población P3, tuvo efectos positivos y significativos de ACG para producción de materia seca total y de rastrojo, por lo que

puede usarse como fuente de germoplasma para mejorar estos caracteres; la población P5F sólo para la producción de materia seca de elote; y ninguna de las poblaciones resultó adecuada como fuente de germoplasma para mejorar la calidad de forraje. La cruza formada con germoplasma dentado x cristalino, fue la única que tuvo efectos de ACE significativos y heterosis positiva, por lo que se considera un buen patrón heterótico para iniciar un programa de hibridación. Las cruza P2xP5F, P1xP4 y P1xP6F podrían ser buenos patrones heteróticos para incrementar la producción de materia seca total o de elote, pero no la calidad del forraje.

LITERATURA CITADA

1. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP/SAGARPA). Anuario Estadístico 2009. [en línea]. Disponible en <http://www.siap.gob.mx>. Consultada 14 Mar, 2010.
2. Hallauer AR, Miranda FJB. Quantitative genetics in maize breeding. 2nd ed. Iowa, USA: Iowa State University Press; 1988.
3. Soengas P, Ordás B, Malvar RA, Revilla P, Ordás A. Heterotic patterns among flint maize populations. *Crop Sci*. 2003;(43):844-849.
4. Beck DL, Vasal SK, Crossa J. Heterosis and combining ability of CIMMYT's tropical early and intermediate maturity maize (*Zea mays* L.) germplasm. *Maydica* 1990;(35):279-285.
5. Crossa J, Vasal SK, Beck DL. Combining ability estimates of CIMMYT's tropical late yellow maize germplasm. *Maydica* 1990;(35):273-278.
6. Melani MD, Carena MJ. Alternative maize heterotic patterns for the Northern Corn Belt. *Crop Sci* 2005;(45):2186-2194.
7. Ramírez DJL, Chuela BM, Soltero DL, Franco MJ, Morfín VA, Vidal MVA, Vallejo DHL, et al. Patrón heterótico de maíz amarillo para la región centro-occidente de México. *Rev Fitotec Mex* 2004;(27):1-17.
8. De la Cruz L, Ron PL, Ramírez DJL, Sánchez GJJ, Morales RMM, Chuela BM, Hurtado de la PSA, et al. Heterosis y aptitud combinatoria entre híbridos comerciales y germoplasma exótico de maíz en Jalisco, México. *Rev Fitotec Mex* 2003;(26):1-10.
9. De la Rosa LA, de León CH, Rincón SF, Martínez ZG. Efectos genéticos, heterosis y diversidad genética entre híbridos comerciales de maíz adaptados a El Bajío Mexicano. *Rev Fitotec Mex* 2006;(29):247-254.
10. Moreno-Gonzalez J, Martínez I, Brichette I, López A, Castro P. Breeding potential of European Flint and U.S. Corn Belt dent maize populations for forage use. *Crop Sci* 2000;(40):1588-1595.

11. Bertoia L, López C, Burak R. Biplot analysis of forage combining ability in maize landraces. *Crop Sci* 2006;(46):1346-1353.
12. Dhillon BS, Chr Paul, Zimmer E, Gurrath PA, Klein D, Pollmer WG. Variation and covariation in stover digestibility traits in diallel crosses of maize. *Crop Sci* 1990;(30):931-936.
13. Gurrath PA, Dhillon BS, Pollmer WG, Klein D, Zimmer E. Utility of inbred line evaluation in hybrid breeding for yield and stover digestibility in forage maize. *Maydica* 1991(36):65-68.
14. Argillier O, Méchin V, Barriere Y. Inbred line evaluation and breeding for digestibility-related traits in forage maize. *Crop Sci* 2000;(40):1596-1600.
15. Bertoia LM, Burak R, Torrecillas M. Identifying inbred lines capable of improving ear and stover yield and quality of superior silage hybrids. *Crop Sci* 2002;(42):365-372.
16. Latourneire L, Rodríguez S, de León H, Padrón E. Heterosis y aptitud combinatoria para rendimiento y calidad forrajera en poblaciones de maíz. *Agronomía Mesoamericana* 1996;(7):93-97.
17. Gutiérrez del RE, Espinoza BA, Palomo GA, Lozano GJJ, Antuna GO. Aptitud combinatoria de híbridos de maíz para la Comarca Lagunera. *Rev Fitotec Mex* 2004;27(1):7-11.
18. Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *J Dairy Sci* 1991;(74):3583-3597.
19. Tilley JMA, Terry RA. A two-stage technique for the *in vitro* digestion of forages. *J Brit. Grassland Soc* 1963;(18):104-111.
20. Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust J Biol Sci* 1956;(9):463-493.
21. Castañón-Nájera G, Latournerie-Moreno L, Mendoza-Elos M. Macro de SAS-IML para analizar los diseños II y IV de Griffing. www.ujat.mx/publicaciones/uciencia 2005. (21):27-35.
22. SAS Institute. SAS/IML Software: Usage and reference. Version 6. 1st. Ed. SAS Institute Inc., Cary, NC. 1990.
23. Gardner CO, Eberhart SA. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 1966;(22):439-452.
24. De la Cruz LE, Rodríguez HSA, Palomo GA, López BA, Robledo TV, Gómez VA, Osorio OR. Aptitud combinatoria de líneas de maíz de alta calidad de proteína para características forrajeras. www.ujat.mx/publicaciones/uciencia. 2007;(23):57-68.
25. Peña RA, Núñez HG, González CF. Potencial forrajero de poblaciones de maíz y relación entre atributos agronómicos con la calidad. *Téc Pecu Méx* 2002;(40):215-228.
26. Lauer JG, Coors JG, Flannery PJ. Forage yield and quality of corn cultivars developed in different eras. *Crop Sci* 2001;(41):1449-1455.
27. Peña RA, González CF, Núñez HG, Jiménez GCA. Aptitud combinatoria de líneas de maíz de alta calidad forrajera. *Rev Fitotec Mex* 2004;27(1):1-6.
28. Coors JG, Albrecht KA, Bures EJ. Ear-fill effects on yield and quality of silage corn. *Crop Sci* 1997;(37):243-247.
29. Goncalves Ch L, Vieira MG, Vagno de SL, Pereira GO, Silva OJ. Parental commercial maize selection for silage production. *Rev. Brasileira de Milho e Sorgo*, 2008;7(2):183-194.
30. Frey TJ, Coors JG, Shaver RD, Lauer JG, Eilert DT, Flannery PJ. Selection for silage quality in the Wisconsin quality synthetic and related maize population. *Crop Sci* 2004;(44):1200-1208.