

**HERENCIA DE LA TOLERANCIA A BAJO FOSFORO EN
LINEAS ENDOGAMICAS DE MAIZ DEL CIMMYT
TOLERANTES A SUELO ACIDO**

FREDY ANTONIO SALAZAR VILLAREAL
Codigo 9001008

Trabajo de grado para optar al título de:
Doctor en Ciencias Agropecuarias, Área Agraria: Mejoramiento Genético, Agronomía y
Producción de Semillas de Cultivos Tropicales

Directores:

FRANCO ALIRIO VALLEJO CABRERA., Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira

LUIS ALBERTO NARRO LEON, Ph. D.
CIMMYT, Colombia

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
ESCUELAS DE POSTGRADOS
SEDE PALMIRA
Diciembre de 2007**

HERENCIA DE LA TOLERANCIA A BAJO FOSFORO EN LINEAS ENDOGAMICAS DE MAIZ DEL CIMMYT TOLERANTES A SUELO ACIDO

INHERITANCE OF THE TOLERANCE TO LOW PHOSPHORUS IN INBREEDS MAIZE TOLERANT TO ACID SOIL OF CIMMYT

Resumen

La fertilidad de los suelos es el problema más importante en los trópicos, siendo altos niveles de aluminio y bajo fósforo (P) los factores más limitantes de la producción. Se inicio la evaluación de la variabilidad genética para la tolerancia a bajo P utilizando 457 líneas del CIMMYT. Se encontró variabilidad genética para la tolerancia y se seleccionaron 78 líneas con diferente respuesta. Con 12 líneas contrastantes se hizo un dialélico y se evaluó en 2 ambientes con bajo (4 ppm) y alto (15 ppm) P. Habilidad combinatoria general (ACG) y específica (ACE) fueron altamente significativas en los dos ambientes, siendo ACE 3 veces más grande, lo que sugirió que en la tolerancia a bajo fósforo son más importantes los efectos genéticos no aditivos. La tolerancia mostró ser un carácter poligénico. Con 6 líneas contrastantes de hizo un análisis de medias generacionales y se evaluó en alto y bajo P en un diseño de bloques completos al azar con 3 repeticiones. La eficiencia en la toma y uso de P, y la tolerancia genética se ajustan a un modelo aditivo dominante en donde los efectos genéticos aditivos y no aditivos son importantes, siendo los últimos los de mayor importancia relativa. La epistásis no mostró ser significativa en la tolerancia a bajo P. La tolerancia es poligénica e involucra de siete y 26 genes, dependiendo del estrés. La heredabilidad en sentido estrecho está entre 13.3 y 29.7%.

Abstrat

Soil fertility is important for low maize production in the tropics being aluminum toxicity and phosphorus (P) deficiency the most important limiting factors. Four hundred and fifty seven CIMMYT's maize inbreds were evaluated in a low P (4 ppm) soil using a lattice design and 78 inbreds were selected. From these, 12 inbreds contrasting for their reaction for P uptake and use efficiency were selected and a diallel was generated. The diallel was evaluated in low (4 ppm) and high (15 ppm) P environments I a diallel design. General (GCA) and specific (SCA) combining abilities were significant in both environments, being the SCA sum of squares (SS) 3 fold the GCA SS; which suggest that non-additive gene effects were more important than the additive. A set of the most contrasting inbreds was selected for a generation mean analysis study that was evaluated on low (4ppm) and high (15 ppm) P environments. P uptake and P use efficiency was explained by an additive-dominant model, being the additive effects more important. This trait is polygenic and includes from 7 to 26 genes depending upon the P stress. Narrow sense heritability varied from 13.3 to 29.7%.

Palabras claves: ACG, ACE, Dialélico, AMG, Heredabilidad

Key Words: ACG, ACE, Diallell, GMA, Heretability

Firma del director:

Hausleón

Autor: Fredy Antonio Salazar Villareal, M.Sc
Palmira, Octubre 20 de 1965

**HERENCIA DE LA TOLERANCIA A BAJO FOSFORO EN
LINEAS ENDOGAMICAS DE MAIZ DEL CIMMYT
TOLERANTES A SUELO ACIDO**

**Fredy Antonio Salazar Villareal
Código 9001008**

Tesis de grado para optar al título de:
Doctor en Ciencias Agropecuarias, Área Agraria: Mejoramiento Genético, Agronomía y
Producción de Semillas de Cultivos Tropicales

Directores:

FRANCO ALIRIO VALLEJO CABRERA., Ph. D.
Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira

LUIS ALBERTO NARRO LEON, Ph. D.
CIMMYT, Colombia

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE PALMIRA
Diciembre de 2007**



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE PALMIRA

ESCUELA DE POSGRADO

ACTA DE JURADO DE TESIS

DOCTORADO EN CIENCIAS AGROPECUARIAS
ÉNFASIS: MEJORAMIENTO GENETICO VEGETAL Y SISTEMAS
DE PRODUCCIÓN DE CULTIVOS TROPICALES

En Palmira a los 20 días del mes de Diciembre de 2007, se reunió en esta Sede el Jurado Calificador de Tesis, integrado por los doctores: JUAN CARLOS PEREZ V., CREUCI MARIA CAETANO y CARLOS GERMAN MUÑOZ P.

Para calificar la Tesis de Grado de:

FREDDY ANTONIO SALAZAR VILLAREAL

Titulada:

“HERENCIA DE LA TOLERANCIA A BAJO FÓSFORO EN LÍNEAS ENDOGAMICAS DE MAÍZ DEL CIMMYT TOLERANTES A SUELO ACIDO” bajo la dirección de los doctores Franco Alirio Vallejo Cabrera y Luís Alberto Narro León.

Después de oír el informe del jurado evaluador compuesto por los Doctores JUAN CARLOS PEREZ V., CREUCI MARIA CAETANO y CARLOS GERMAN MUÑOZ P., y de haber cumplido con el proceso de evaluación, la tesis fue calificada como:

APROBADA

REPROBADA



JUAN CARLOS PEREZ V.



CARLOS GERMAN MUÑOZ P.



CREUCI MARIA CAETANO

DEDICATORIA

A la fuerza infinita y sabia que nos induce todos los días a ser mejores, Dios.

A Luís Antonio Salazar

A mis padres, Luís Antonio y María Aurelia

A mi esposa Giomara Vásquez

A mis hijos Fredy Antonio y Antonio José

A mis hermanos: Aracelly, Myriam, Jimmy, Wilther, Marilyn.

A nuestra F2: Jana, Marcela, Eyder, Angela, Alejandra, Luís y Juan Andrés

A nuestra F3: Laura María

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis sinceros agradecimientos a:

Dr. Luís Alberto Narro León, por las enseñanzas impartidas en mi formación profesional.

Dr. Franco Alirio Vallejo, por su orientación en la dirección de esta investigación y por su apoyo incondicional siempre.

Dr. Hernán Ceballos, por compartirme sus conocimientos.

Dr. Juan Carlos Pérez, por su amistad y compañerismo.

Dra. Myriam Cristina Duque, por sus valiosas enseñanzas.

Dr. Henry Vanegas (Fenalce, Valle), por su amistad y compañerismo.

CIMMYT, Colombia, por brindarme la oportunidad de cualificarme a nivel de doctorado.

CIAT, por brindarme la oportunidad de cualificarme a nivel de doctorado.

Mis compañeros y amigos de trabajo: Luz Karime Gómez, Néstor Romero, Claudio Romero, Joel Bolaños, José Upegui, por hacer más fácil mi trabajo diario.

La Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira, por la formación recibida.

Tabla de contenido

TABLA DE CONTENIDO	I
HERENCIA DE LA TOLERANCIA A BAJO FOSFORO EN LINEAS ENDOGAMICAS DE MAIZ DEL CIMMYT TOLERANTES A SUELO ACIDO.....	1
PRÓLOGO.....	1
1.1 LOS SUELOS ÁCIDOS EN COLOMBIA Y EL MUNDO.....	1
1.2 FÓSFORO	3
1.3 FACTORES QUE AFECTAN LA DISPONIBILIDAD DEL P EN EL SUELO:.....	4
1.3.1 Ácidos orgánicos.....	4
1.3.2 Contenido de agua.....	4
1.3.3 pH del suelo.....	5
1.4 TOMA Y USO DEL P POR LAS PLANTAS.....	5
1.4.1 La importancia de la arquitectura de las raíces en la toma eficiente de P.....	5
1.4.2 Prácticas de manejo para mejorar el uso eficiente de P.....	6
1.5 EFECTO DE LA DEFICIENCIA DE P EN LA ÁREA FOLIAR Y EL DESARROLLO DE LAS RAÍCES	7
1.6 BASES MOLECULARES DE LA TOLERANCIA A BAJO P Y HERENCIA	7
2. JUSTIFICACIÓN.....	9
3. OBJETIVOS	10
3.1 OBJETIVO GENERAL	10
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	10
4. BIBLIOGRAFÍA	11
CAPITULO 1.....	15
EXPLORACION DE LA VARIABILIDAD GENETICA EN MAIZ PARA LA ABSORCION Y RESPUESTA A LA APLICACIÓN DE FOSFORO EN SUELOS DEFICIENTES: SELECCIÓN DE LINEAS	16
RESUMEN.....	16
SUMMARY.....	17
1. INTRODUCCIÓN.....	18
1.1 DISTRIBUCIÓN DE LOS SUELOS ÁCIDOS EN EL MUNDO	18
1.2 CARACTERÍSTICAS DE LOS SUELOS ÁCIDOS TROPICALES DEFICIENTES A P.....	20
1.3 EFECTOS DE LA DEFICIENCIA DE P EN LA PLANTA	22
1.4 FISIOLÓGÍA DE LA TOLERANCIA AL ALUMINIO.....	25
1.5 INTERACCIÓN AL – P.....	27
1.6 MECANISMOS FISIOLÓGICOS INVOLUCRADOS EN LA TOLERANCIA A BAJO P	28
1.6.1 Mecanismos que mejoran la toma de P	29
1.6.2 Mecanismos que mejoran la utilización de P.....	30
2. JUSTIFICACIÓN.....	32
3. OBJETIVOS	33
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	33
4.1 MATERIAL GENÉTICO.....	33
4.2 MANEJO AGRONÓMICO Y SELECCIÓN TRANSVERSAL PARA LOS DOS EXPERIMENTOS	35
4.2.1 Criterio de selección y concepto de eficiencia en toma y uso de P.....	35
4.3 SITIOS DE EVALUACIÓN	36
4.4 MANEJO AGRONÓMICO	37

4.5 CARACTERES EVALUADOS	38
4.5.1 Parámetros tempranos de selección	38
4.5.1.1 Masa o volumen radical	38
4.5.1.2 El área foliar	38
4.5.1.3 Contenido de P en la hoja de la mazorca	39
4.5.2 Variables agronómicas, rendimiento y sus componentes	39
4.5.2.1 Rendimiento de grano seco (t/ha)	39
4.5.2.2 Características relacionadas con la precocidad de la planta	39
<i>Humedad del grano (%): se evaluó al momento de la cosecha y se medió con un</i> <i>determinador de humedad a una muestra representativa de todas las mazorcas de la</i> <i>parcela.</i>	40
4.5.2.3 Características relacionadas con el crecimiento de la planta	40
4.5.2.4 Características relacionadas con el aspecto de la planta y la mazorca	40
4.5.2.5 Características relacionadas con la sanidad de planta y mazorca	41
4.6 DISEÑO EXPERIMENTAL Y PARÁMETROS A EVALUAR	41
4.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	42
4.7.1 Análisis de varianza	42
4.7.2 Comparación de medias	43
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	44
5.1 EXPERIMENTO 1	44
5.1.1 Análisis de varianza	44
5.1.1.1 Modelo de bloques aumentados	44
5.1.1.2 Modelo espacial	45
5.1.2 Análisis de medias	52
5.1.3 Análisis de correlaciones	57
5.2 EXPERIMENTO 2	61
6. CONCLUSIONES	64
7. BIBLIOGRAFÍA	66
CAPITULO 2	70
HABILIDAD COMBINATORIA GENERAL, ESPECÍFICA Y HETEROSIS DE LA TOLERANCIA A BAJO P DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS DE MAÍZ EN SUELOS ÁCIDOS DE LOS LLANOS ORIENTALES DE COLOMBIA	70
HABILIDAD COMBINATORIA GENERAL, ESPECÍFICA Y HETEROSIS DE LA TOLERANCIA A BAJO P DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS DE MAÍZ EN SUELOS ÁCIDOS DE LOS LLANOS ORIENTALES DE COLOMBIA	71
RESUMEN	71
ABSTRACT	71
1. INTRODUCCIÓN	73
1.1 IMPORTANCIA DEL MAÍZ	75
1.2 CARACTERÍSTICAS DE LOS SUELOS TROPICALES DEFICIENTES A P	77
1.3 PROBLEMAS CAUSADOS POR LA ACIDEZ Y BAJO P	77
1.4 HIBRIDACIÓN EN MAÍZ	78
1.5 HABILIDAD COMBINATORIA GENERAL Y ESPECÍFICA	79
1.6 HETEROSIS Y SU IMPORTANCIA	80
1.7 HERENCIA DE LA TOLERANCIA A SUELOS ÁCIDOS	82
1.8 GENÉTICA DE LA ADAPTACIÓN A BAJO P	83
2. OBJETIVOS	85
3. MATERIALES Y MÉTODOS	85
3.1 LOCALIZACIÓN	85

3.2 MATERIAL GENÉTICO	86
3.3 MANEJO AGRONÓMICO	87
3.4 CARACTERES EVALUADOS	90
3.4.1 Fisiológicos.....	90
3.4.1.1 Conductividad eléctrica	90
3.4.1.2 El área foliar.....	91
3.4.1.3 Contenido de P total	92
3.4.1.4 Contenido de clorofila.....	92
3.4.2 Variables agronómicas, rendimiento y sus componentes.....	93
3.4.2.1 Rendimiento de grano seco (t/ha) (YLD)	93
3.4.2.2 Características relacionadas con el crecimiento de la planta.....	94
3.4.2.3 Características relacionadas con el aspecto de la planta y la mazorca.....	94
3.4.2.4 Características relacionadas con la sanidad de planta y mazorca.....	95
3.5 DISEÑO EXPERIMENTAL	95
3.5.1 Análisis de las cruzas F1s y los padres.....	95
3.5.2 Análisis estadístico.....	95
3.5.3 Comparación de medias.....	96
3.5.4 Análisis genético	96
3.5.5 Estimación de heterosis	99
4.1 ANÁLISIS DE VARIANZA POR LOCALIDAD	101
4.1.1 Rendimiento de grano (t/ha)	101
4.1.2 Contenido de P total en tejido (%)	105
4.1.3 Área foliar (cm ²).....	107
4.1.4 Conductancia eléctrica	108
4.1.5 Contenido de clorofila (SPAD).....	109
4.1.6 Aspecto de planta.....	110
4.1.7 Aspecto de mazorca	111
4.1.8 Altura de mazorca	113
4.2 ANÁLISIS COMBINADO DE VARIANZA	116
4.2.1 Rendimiento de grano	116
4.2.2 Altura de mazorca.....	117
4.2.3 Aspecto de planta.....	118
4.2.4 Aspecto de mazorca	118
4.3 ANÁLISIS DE MEDIAS	120
4.3.1 Rendimiento de grano.....	120
4.3.2 Contenido de P total (%)	121
4.3.3 Variables Fisiológicas	124
4.3.3.1 Área foliar (cm ²).....	124
4.3.3.2 Conductancia eléctrica (nF).....	125
4.3.3.3 Contenido de clorofila (Spad).....	125
4.3.4 Aspecto de planta.....	128
4.3.5 Aspecto de mazorca	128
4.3.6 Altura de mazorca.....	129
4.4 ANÁLISIS DE HABILIDAD COMBINATORIA GENERAL Y ESPECÍFICA.....	130
4.4.1 Análisis de habilidad combinatoria general (ACG).....	130
4.4.1.1 Análisis por localidad.....	130
4.4.2 Análisis combinado de habilidad combinatoria general.....	134
4.4.2.1 Análisis en bajo P.....	134
4.4.2.2 Análisis en alto P.....	135
4.4.2.3 Análisis de covarianza (YLD BP Cov AP).....	136
4.4.2.4 Contraste de rendimiento de grano en MNBP vs MNAP.....	137
4.4.2.5 Análisis de rendimiento de grano “perse” en suelos sin estrés	137
4.5 HABILIDAD COMBINATORIA ESPECÍFICA Y HETEROSIS	138
4.5.1 Habilidad combinatoria específica (ACE).....	138
4.5.1.1 Evaluación en alto P	138
4.5.1.2 Evaluación a través de tres ambientes con bajo P	139
4.5.1.3 Evaluación del rendimiento de grano en MNBP usando el análisis de covarianza MNAP	146
4.5.1.4 Evaluación en bajo P usando el índice de rendimiento relativo BP/AP	149
4.5.2 Heterosis relativa media (HM) y heterosis sobre el mejor padre (HMP).....	152

4.5.2.1 Evaluación de MNAP (respuesta al uso de P).....	152
4.5.2.1.1 Heterosis relativa media	152
4.5.2.1.2 Heterosis sobre el mejor progenitor (heterobeltiosis) (HMP)	152
4.5.2.2 Evaluación de MNBP (eficiencia en la toma de P).....	153
4.5.2.2.1 Heterosis relativa media (HM)	153
4.5.2.2.2 Heterosis sobre el mejor progenitor (heterobeltiosis, HMP).....	153
4.5.2.3 Análisis de covarianza de MNBP y MNAP (respuesta genética de la tolerancia)	154
4.5.2.3.1 Heterosis relativa media (HM)	154
4.5.2.3.2 Heterosis sobre el mejor progenitor (heterobeltiosis) (HMP)	154
5. CONCLUSIONES	155
6. BIBLIOGRAFÍA	157
CAPITULO 3.....	162
CONTRIBUCIÓN DE LOS COMPONENTES ADITIVOS, NO ADITIVOS Y DE INTERACCIÓN EN LA TOLERANCIA A BAJO P	162
CONTRIBUCIÓN DE LOS COMPONENTES ADITIVOS, NO ADITIVOS Y DE INTERACCIÓN EN LA TOLERANCIA A BAJO P	163
RESUMEN	163
SUMMARY.....	164
1. INTRODUCCIÓN.....	165
1.2 HERENCIA DE LA TOLERANCIA A SUELO ÁCIDO.....	168
1.3 ANÁLISIS DE MEDIAS GENERACIONALES	170
1.4 METODOLOGÍA DE ANÁLISIS.....	170
1.4.1 Padres P_1 y P_2	171
1.4.2 Generación F_1	171
1.4.3 Generación F_2 y RC.....	172
2. OBJETIVOS	174
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	174
3.1 LOCALIZACIÓN.....	174
3.2 AMBIENTES DE EVALUACIÓN	174
3.3 MATERIAL GENÉTICO.....	175
3.3.1 Parentales	175
3.3.2 Cruzamientos y obtención de las generaciones	177
3.4 MANEJO AGRONÓMICO	179
3.5 CARACTERES EVALUADOS	180
3.5.1 Fisiológicos.....	180
3.5.1.1 Conductividad eléctrica	180
3.5.1.2 El área foliar.....	181
3.5.1.3 Contenido de P total.	182
3.5.1.4 Contenido de clorofila.....	182
3.5.2 Variables agronómicas, rendimiento y sus componentes.....	183
3.5.2.1 Rendimiento de grano seco ($t \cdot \text{año}^{-1}$).....	183
3.5.2.2 Características relacionadas con el crecimiento de la planta.....	184
3.5.2.3 Características relacionadas con el aspecto de la planta y la mazorca.....	184
3.5.2.4 Características relacionadas con la sanidad de planta y mazorca	185
3.6 DISEÑO EXPERIMENTAL	185
3.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	185
3.7.1 Análisis de varianza.....	185
3.7.2 Comparación de medias.....	186
3.8 PRUEBA DE HOMOGENEIDAD DE VARIANZAS	187
3.9 MODELO GENÉTICO Y ESTIMACIÓN DE LOS EFECTOS GENÉTICOS	187
3.9.1 Padres P_1 y P_2	187

3.9.2 Generación F_1	188
3.9.3 Generación F_2 y RC.....	189
3.10 PARÁMETROS GENÉTICOS DE LOS CARACTERES ESTUDIADOS	193
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	194
4.1 ANÁLISIS DE VARIANZA POR LOCALIDAD.....	194
4.1.1 Ambiente de bajo P.....	194
4.1.1.1 Peso de grano planta (eficiencia en la toma de P).....	194
4.1.1.2 Contenido de P total (%).....	194
4.1.1.3 Contenido de clorofila.....	195
4.1.1.4 Conductividad eléctrica (nF).....	195
4.1.1.5 Área foliar (cm ²).....	195
4.1.2 Ambiente de alto P (respuesta a P).....	195
4.1.2.1 Peso de grano por planta.....	195
4.1.2.2 Contenido de P total (%).....	196
4.1.2.3 Contenido de clorofila (Spad).....	196
4.1.2.4 Conductividad eléctrica (nF).....	197
4.1.2.5 Área foliar (cm ²).....	197
4.1.3 Análisis de covarianza bajo y alto P (tolerancia a bajo P)	198
4.1.3.1 Peso de grano por planta.....	198
4.1.3.2 Contenido de P total (%).....	198
4.1.3.3 Contenido de clorofila (Spad).....	198
4.1.3.4 Conductividad eléctrica (nF).....	199
4.1.3.5 Área foliar (cm ²).....	199
4.2 ANÁLISIS DE MEDIAS	199
4.2.1 Rendimiento de grano.....	200
4.2.1.1 Familia 1 (CLA301 x CLA312).....	200
4.2.1.2 Familia 2 (CLA304xCLA307).....	201
4.2.1.3 Familia 3 (CLA303xCLA309).....	202
4.2.2 Contenido de P total (%)	203
4.2.2.1 Familia 1 (CLA301 x CLA312).....	204
4.2.2.2 Familia 2 (CLA304xCLA307).....	204
4.2.2.3 Familia 3 (CLA303xCLA309).....	205
4.3 ANÁLISIS DE MEDIAS GENERACIONALES.....	207
4.3.1 Rendimiento de grano por planta	207
4.3.1.1 Ambiente de bajo P.....	207
4.3.1.1.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)	207
4.3.1.1.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)	214
4.3.1.1.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)	214
4.3.1.2 Ambiente de alto P (eficiencia en el uso de P).....	215
4.3.1.2.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)	215
4.3.1.2.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)	216
4.3.1.2.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)	216
4.3.1.3 Análisis de covarianza del ambiente de bajo y alto P (tolerancia a estrés de P).....	217
4.3.1.3.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)	217
4.3.1.3.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)	217
4.3.1.3.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)	218
4.3.2 Contenido de P Total (%)	223
4.3.2.1 Ambiente de bajo P.....	223
4.3.2.1.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)	223
4.3.2.1.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)	223
4.3.2.1.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)	224
4.3.2.2 Ambiente de alto P.....	224
4.3.2.2.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)	224
4.3.2.2.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)	225
4.3.2.2.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)	225
4.3.2.3 Ambiente de bajo P ajustado Cov alto P.....	226
4.3.2.3.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)	226
4.3.2.3.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)	227
4.3.2.3.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)	227

4.4 ANÁLISIS DE VARIANZAS GENERACIONALES	228
4.4.1 Rendimiento de grano	228
4.4.1.1 Bajo P (eficiencia en la toma de P).....	228
4.4.1.2 Alto P (eficiencia en el uso de P)	233
4.4.2 Contenido de P total (%)	234
4.4.2.1 Bajo P (eficiencia en la toma de P).....	234
4.4.2.2 Alto P (eficiencia en el uso de P).....	234
5 CONCLUSIONES	236
6 BIBLIOGRAFÍA	238

Tabla de cuadros

Cuadro 1.1. Distribución de oxisoles y ultisoles en América del Sur.....	19
Cuadro 1.2. Distribución de oxisoles y ultisoles por país en América Central y el Caribe	20
Cuadro 1.3. Niveles críticos de porcentajes de saturación de aluminio que afectan el desarrollo normal de algunos cultivares de importancia agronómica	22
Cuadro 1.4. Proyección de la demanda del maíz 1995-2020 (Millones de toneladas).....	32
Cuadro 1.5. Características químicas de un lote típico de la altillanura Colombiana.	34
Cuadro 1.6. Genotipos, resistencia y origen de 457 líneas avanzadas de maíz tropical del CIMMYT	34
Cuadro 1.7. Características edáficas de la estación experimental Menegua. Puerto López (Meta)	37
Cuadro 1.8. Análisis de varianza para el modelo de bloques aumentados.....	43
Cuadro 1.9. Análisis de varianza para el modelo de bloques incompleto (alpha latice 0,1)	44
Cuadro 1.10. Cuadrados medios para rendimiento (t/ha), días a floración (días), ASI, (días), altura de planta (cm), masa radical (nano faradios, nF), contenido de P total (%) y área foliar (cm), evaluados en dos ambientes con 4 y 15 ppm de P	45
Cuadro 1.11. Análisis de varianza para el carácter rendimiento, evaluado en un suelo con 4 ppm de P, usando la metodología ASREML	46
Cuadro 1.12. Análisis de varianza para el carácter rendimiento, evaluado en un suelo con 15 ppm de P, usando la metodología ASREML	49
Cuadro 1.13. Valores máximos, mínimos, medias, desviación estándar para 6 caracteres evaluados a través de dos niveles de P.....	53
Cuadro 1.14. Líneas seleccionadas con base en la absorción y uso de P, evaluado bajo dos niveles de P. 55	
Cuadro 1.15. Media del rendimiento de los cuatro grupos seleccionados bajo dos niveles de P.....	58
Cuadro 1.16. Media del contenido total de P, para los cuatro grupos seleccionados bajo dos niveles de P. 58	
Cuadro 1.17. Media del rendimiento, contenido total de P, masa radical y área foliar de los cuatro grupos seleccionados en bajo P	59
Cuadro 1.18. Correlaciones simples y parciales para ocho caracteres evaluados en bajo P	61
Cuadro 1.19. Cuadrados medios para rendimiento (t*ha ⁻¹), días a floración (días), ASI, (días), altura de planta (cm), masa radical (nano faradios, nF), contenido de P total (%) y área foliar (cm), evaluados bajo dos ambientes con 4 y 15 ppm de P. 2003A	62
Cuadro 1.20. Media para rendimiento (t*ha ⁻¹), aspecto de planta (cm), masa radical (nano faradios, nF), contenido de P total (%) y área foliar (cm), evaluados bajo dos ambientes con 4 y 15 ppm de P. 2003A.....	63
Cuadro 1.21. Media del rendimiento, contenido total de P, conductividad eléctrica, área foliar, altura de planta y aspecto de mazorca de 4 grupos seleccionados en bajo P. 2003A	64
Cuadro 2.1. Propiedades químicas de un suelo típico de la altillanura Colombiana	74
Cuadro 2.2. Proyección de la demanda del maíz 1995-2020 (millones de toneladas).....	75
Cuadro 2.3. Genotipos, resistencia y origen de 457 líneas avanzadas de maíz tropical del CIMMYT	86

Cuadro 2.4. Características químicas de los lotes de evaluación y selección de fenotipos tolerantes a bajo P	89
Cuadro 2.5. Características climáticas de los sitios de evaluación y selección de líneas y F1s tolerantes a bajo P.....	90
Cuadro 2.6. Líneas susceptibles y tolerantes a bajo P, seleccionadas e incluidas en el diseño dialélico.....	90
Cuadro 2.7. Análisis de varianza para el modelo de bloques incompleto (alpha latice 0,1).....	96
Cuadro 2.8. Análisis dialélico propuesto por Hallauer y Miranda, (1981) para una sola localidad.	98
Cuadro 2.9. Análisis dialélico y prueba de F, propuesto por Hallauer y Miranda, (1988) a través de ambientes, cuando se asume efectos fijos para entradas y efectos aleatorios para localidades.....	101
Cuadro 2.10. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter rendimiento de grano (t/ha), evaluado en 3 localidades de bajo P y una de alto P de Villavicencio y Puerto López.	106
Cuadro 2.11. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter contenido de P total (%), evaluado en 3 localidades de bajo P y una de alto P de Villavicencio y Puerto López.	107
Cuadro 2.12. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter área foliar (cm ²), conductancia (nF) y contenido de clorofila (SPAD), evaluado en 2 localidades con bajo y alto P de Puerto López.	110
Cuadro 2.13. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter aspecto de la planta, evaluado en 3 localidades con bajo y una con alto P. Villavicencio y Puerto López.	112
Cuadro 2.14. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter aspecto de mazorca, evaluado en 4 localidades con bajo y alto P de Villavicencio y Puerto López.	114
Cuadro 2.15. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter altura de mazorca, evaluado en 4 localidades con bajo y alto P de Villavicencio y Puerto López.	115
Cuadro 2.16. Análisis combinado de varianza a través de tres localidades con bajo P, evaluado en Villavicencio y Puerto López, Meta.....	120
Cuadro 2.17. Medias de rendimiento de grano (t/ha) para tres localidades con bajo P y una con alto P. ...	122
Cuadro 2.18. Medias para el contenido de P total (%), evaluado en tres localidades con bajo P y una con alto P. Puerto López, Meta.	123
Cuadro 2.19. Medias de área foliar, conductancia, contenido de clorofila y porcentaje de pérdida en dos ambientes con diferentes niveles de P. Menegua, Puerto López.	126
Cuadro 2.20. Medias de aspecto de planta (1-5) y porcentaje de pérdida en tres ambientes de bajo P y uno con alto P. Menegua, Puerto López.	128
Cuadro 2.21. Medias de aspecto de mazorca (1-5) y porcentaje de pérdida en tres ambientes de bajo P y uno con alto P. Menegua, Puerto López.....	130
Cuadro 2.22. Medias de altura de mazorca (cm) y porcentaje de pérdida en tres ambientes de bajo P y uno con alto P. Menegua, Puerto López.	132
Cuadro 2.23. Medias de rendimiento de grano (t/ha), P total (%), efectos y varianza de habilidad combinatoria general.	139
Cuadro 2.24. Media de rendimiento de grano (t/ha), contenido de P total (%), efectos y varianzas de habilidad combinatoria general, evaluado en alto y bajo P.....	142
Cuadro 2.25. Media, efectos de habilidad combinatoria específica, heterosis media y heterosis sobre el mejor progenitor de rendimiento de grano, evaluado en tres ambientes de bajo P y uno de alto P.....	147

Cuadro 2.26. Media, efectos de habilidad combinatoria específica, heterosis media y heterosis sobre el mejor progenitor de rendimiento de grano, evaluado en tres ambientes de bajo P y uno de alto P.....	151
Cuadro 2.27. Heterosis media y heterosis sobre el mejor padre dentro de cruzamientos, evaluado a través de tres ambientes con bajo P y uno con alto P.....	155
Cuadro 3.1 Características climáticas de los sitios de evaluación y selección de líneas y F1s tolerantes a bajo P.....	174
Cuadro 3.2 Características químicas de los lotes de evaluación y selección de fenotipos tolerantes a bajo P	175
Cuadro 3.3 Líneas susceptibles y tolerantes a bajo P, seleccionas e incluidas en el diseño dialélico	176
Cuadro 3.4 Caracteres agronómicos de seis líneas susceptibles y tolerantes a bajo P, evaluados a través de tres ambientes con suelo ácido y normal.....	178
Cuadro 3.5. Número de plantas evaluadas en el análisis de medias generacionales de tres cruzamientos.	180
Cuadro 3.6 Análisis de varianza para el modelo de parcelas divididas	186
Cuadro 3.7 Matriz de coeficientes de los parámetros genéticos utilizados en el estudio de medias generacionales.	191
Cuadro 3.8 Análisis de varianza para Peso de grano por planta (gr), clorofila (Spad), conductividad eléctrica (nF), área foliar (cm ²) y contenido de P total (%), evaluado en condiciones de bajo P en la Finca lagos e Menegua, 2005A. (Plantas individuales).....	196
Cuadro 3.9 Análisis de varianza para Peso de grano por planta (gr), clorofila (Spad), conductividad eléctrica (nF), área foliar (cm ²) y contenido de P total (%), evaluado en condiciones de Alto P en la Finca Lagos de Menegua, 2005A. (Plantas individuales)	197
Cuadro 3.10 Análisis de varianza para peso de grano por planta (gr), clorofila (Spad), conductividad eléctrica (nF), área foliar (cm ²) y contenido de P total (%), evaluado en condiciones de bajo P ajustado por alto P, en la Finca Menegua, 2005A. (Plantas individuales).....	200
Cuadro 3.11 Rendimiento de grano (t ha ⁻¹) y contenido de P total (%), para tres familias de maíz tolerante a suelo ácido, evaluado bajo dos ambientes de P. Menegua, Puerto López, Meta.	207
Cuadro 3.12 Suma de cuadrados del modelo sin corregir, suma de cuadrados residual, secuencial, coeficiente de determinación y Chi cuadrado (x ²), por familia, evaluada en bajo P.....	219
Cuadro 3.13 Suma de cuadrados del modelo sin corregir, suma de cuadrados residual, secuencial, coeficiente de determinación y Chi cuadrado (x ²), por familia, evaluada en Alto P	220
Cuadro 3.14. Suma de cuadrados del modelo sin corregir, suma de cuadrados residual,secuencial, coeficiente de determinación y Chi cuadrado (x ²), por familia, evaluada en bajo P cov alto P	221
Cuadro 3.15. Suma de cuadrados, % de la suma de cuadrado total, coeficiente de determinación (R ²) y prueba de falta de ajuste.....	222
Cuadro 3.16. Suma de cuadrados del modelo sin corregir, residual, secuencial, coeficiente de determinación (R ²) y Chi cuadrado (x ²), para el contenido de P total (%) en la familia 1, evaluada en bajo P.	229
Cuadro 3.17. Suma de cuadrados del modelo sin corregir, residual, secuencial, coeficiente de determinación (R ²) y Chi cuadrado (x ²), para el contenido de P total (%) por familia, evaluada en Alto P.	230

Cuadro 3.18. Suma de cuadrados del modelo sin corregir, residual, secuencial, coeficiente de determinación (R^2) y Chi cuadrado (χ^2), para el contenido de P total (%) por familia, evaluada en Bajo P cov alto P.....	231
Cuadro 3.19. Suma de cuadrados, % de la suma de cuadrado total, coeficiente de determinación (R^2) y prueba de falta de ajuste.....	232
Cuadro 3.20. Parámetros genéticos para la toma y uso de P, evaluado en dos ambientes de bajo y alto P.	235

Tabla de Figuras

Figura 1.1. Distribución de los suelos ácidos en el mundo	19
Figura 1.2. Síntomas de la toxicidad de Al en maíz en suelos de la Altillanura Colombiana (CIMMYT, Colombia)	23
Figura 1.3. Síntomas foliares causados por la deficiencia de P	24
Figura 1.4. Efecto de toxicidad de aluminio y bajo P sobre una planta susceptible (izquierda) y una tolerante (derecha) 25	
Figura 1.5. Efecto de P y Al sobre el desarrollo de la raíz en las variedades de maíz BR206 (tolerante) y Lixis (susceptible), (tomado de: Collet, 2001)	27
Figura 1.6. Mecanismos que mejoran la adaptación genética de plantas a bajo P	29
Figura 1.7. Clasificación de genotipos con base a la respuesta en toma y uso de fósforo.	36
Figura 1.8. Distribución de rendimiento (t/ha) ajustado, evaluado en bajo P (4 ppm), usando un modelo de bloques aumentados.....	47
Figura 1.9. Distribución de rendimiento (t/ha) ajustado, evaluado en bajo P (4 ppm), usando un modelo espacial (ASREML).....	47
Figura 1.10. Distribución de los residuos de bloque y columnas, evaluados en bajo P por la metodología de ASREML	48
Figura 1.11. Variograma de residuales para bloques y columna, evaluado en bajo P por la metodología de ASREML	48
Figura 1.12. Distribución de rendimiento (t/ha) ajustado, evaluado en alto P (15 ppm), usando un modelo de bloques aumentados.....	50
Figura 1.13. Distribución de rendimiento (t/ha) ajustado, evaluado en alto P (15 ppm), usando un modelo espacial (ASREML).....	50
Figura 1.14. Distribución de los residuos de bloque y columnas, evaluados en alto P por la metodología de ASREML	51
Figura 1.15. Variograma de residuales para bloques y columna, evaluado en alto P por la metodología de ASREML	51
Figura 1.16. Dispersión de la variabilidad a bajo P vs alto P, con base en rendimiento ($t \cdot ha^{-1}$), evaluado en dos ambientes con diferentes niveles de P.....	54
Figura 1.17. Dispersión de la variabilidad a bajo P vs alto P, con base en rendimiento en bajo P vs el rendimiento relativo (Alto P/Bajo P), evaluado en dos ambientes contrastantes.	54
Figura 1.18. Dispersión de la variabilidad para la absorción y uso de P de las 91 líneas seleccionadas con base en rendimiento en ambientes contrastantes.....	56
Figura 1.19. Dispersión de la variabilidad para la absorción y uso de P de las 91 líneas seleccionadas, con base en el P total (%) y rendimiento de grano, evaluado en bajo P	57
Figura 1.20. Dispersión de la variabilidad para la absorción y uso de P de 36 líneas seleccionadas con base en rendimiento en ambientes contrastantes.....	63
Figura 1.21. Dispersión de la variabilidad para la absorción y uso de P de 36 líneas seleccionadas con base en rendimiento en un ambiente de bajo P y % Total de P en tejidos	63
Figura 2.1. Esquema de cruzamientos dialélicos para la obtención de los cruzamientos F1s (Elaboró: L.K. Gómez, CIMMYT, Colombia).....	88
Figura 2.2. Procedimiento de autofecundación para la obtención de los padres. (Elaboró: L.K. Gómez, CIMMYT, Colombia).....	88
Figura 2.3. Capacitómetro BK PRECISION 810C y forma de uso en maíz	91
Figura 2.4. Estimación del área foliar en maíz.....	92
Figura 2.5. Clorofilómetro SPAD Minolta y su uso	92
Figura 2.6. Media y porcentaje de ganancia sobre los padres, evaluado a través de tres localidades con bajo P y una localidad con alto P.....	123
Figura 2.7. Medias y porcentaje de ganancia sobre los padres, evaluado en tres localidades con bajo P y una localidad con alto P. Puerto López, Meta.....	124
Figura 2.8. Área foliar y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López. 126	
Figura 2.9. Conductancia eléctrica y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López.....	127
Figura 2.10. Contenido de clorofila y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López.	127
Figura 2.11. Aspecto de Planta y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López.....	129
Figura 2.12. Aspecto de mazorca y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López.....	131

Figura 2.13. Altura de mazorca y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López.....	132
Figura 2.14. Efectos de habilidad combinatoria general vs rendimiento de grano, evaluado en tres localidades con bajo P.....	140
Figura 2.15. Contenido de P total (%) vs rendimiento de grano, evaluado en tres localidades con bajo P.	141
Figura 2.16. Efectos de habilidad combinatoria general y rendimiento de grano evaluados en alto y bajo P. 143	
Figura 2.17. Efectos de habilidad combinatoria general y rendimiento de grano evaluados en ambientes de alto y bajo P.	144
Figura 3.1 Capacitómetro BK PRECISION 810C y forma de uso en maíz	181
Figura 3.2 Estimación del área foliar en maíz.....	182
Figura 3.3 Clorofilometro SPAD Minolta y su uso	182
Figura 3.4. Rendimiento promedio por familia, evaluado a través de 2 ambientes con diferentes niveles de P y con control del efecto de P	206
Figura 3.5. Contenido de P total por familia, evaluado a través de 2 ambientes con diferentes niveles de P y con control del efecto de P.....	208
Figura 3.6 Rendimiento de grano ($t \cdot ha^{-1}$) de tres familias evaluadas a través de diferentes ambientes de P. 209	
Figura 3.7 Distribución de rendimiento de grano por planta por familia, en un ambiente de bajo P	210
Figura 3.8 Distribución de rendimiento de grano por planta por familia en un ambiente de Alto P	211
Figura 3.9 Rendimiento de grano ($t \cdot ha^{-1}$) por familia, evaluado en un ambiente de alto P Vs Bajo P	212
Figura 3.10 Contenido de P total (%) por familia, evaluado en dos ambientes de bajo y alto P.....	213

HERENCIA DE LA TOLERANCIA A BAJO FOSFORO EN LINEAS ENDOGAMICAS DE MAIZ DEL CIMMYT TOLERANTES A SUELO ACIDO

Por: Fredy Antonio Salazar Villareal

Prólogo

1.1 Los suelos ácidos en Colombia y el mundo

Después del trigo y el arroz, el maíz es el tercer cultivo más importante del mundo tanto en área como en producción. En los países en desarrollo, se siembran 82 millones de hectáreas, con una producción de 183 millones de toneladas. El maíz proporciona el 15% de los requerimientos de proteína en el mundo y 19% de las calorías, siendo el alimento básico de cientos de millones de personas en América Latina, Asia y África.

Los suelos ácidos cubren aproximadamente 3950 millones de hectáreas, que corresponden al 30% del área terrestre libre de hielo. Se distribuyen sobre el todo el globo terrestre, especialmente en el área tropical y subtropical. Representan el 41% del área de las América, 26% en Asia, 17% en África, 10% en Europa y 6% en Australia y Nueva Zelanda, (Von Uexkull and Mutert, 1995). En los trópicos más de 8 millones de hectáreas con suelos ácidos están sembrados con maíz, que no tolera altas saturaciones de aluminio. En condiciones de los trópicos tolera hasta un 30% de saturación de aluminio, obteniéndose muy bajos rendimientos por unidad de área (Pandey and Gardner, 1992).

Los suelos ácidos se caracterizan por tener un bajo pH, tienen baja saturación de bases catiónicas (Ca, Mg, K, y Na), o porque estos elementos han sido removidos del suelo ya sea por lixiviación o por la siembra intensiva de cultivos (Granados et al., 1993). Por lo tanto los suelos ácido tienen bajo pH, contienen altos niveles de Al y Mn y son deficientes en bases intercambiables como Ca, Mg, K, y son deficientes en P y en algunos elementos menores como Mo y Zn. Todas estas características limitan la fertilidad de los suelos ácidos e inhiben el desarrollo del sistema radical, inhibiendo la toma de agua y nutrientes y por lo tanto disminuyen el rendimiento de grano por unidad de área (Duque-Vargas et al. 1994).

Para corregir la acidez del suelo y habilitar nuevas áreas de producción agrícola que presentan suelos ácidos, se han abordado diferentes enfoques los cuales van desde la corrección química y física de los suelos hasta el mejoramiento genético. Entre las prácticas agronómicas propuestas están el uso de residuos orgánicos para subir el pH del suelo, reduciéndose las cantidades de cal a aplicar (Mokolobate and Haynes, 2002). Se han propuesto varios mecanismos para explicar como la adición de materia orgánica incrementa el pH del suelo, entre estos están: 1. Consumo de protones por grupos funcionales asociados con los materiales orgánicos, 2. Consumo de protones durante la decarboxilación de los aniones de los ácidos orgánicos que normalmente ocurren durante la descomposición de la materia orgánica, 3. Adsorción específica de moléculas orgánicas y liberación de iones OH. Otro factor importante en la desintoxicación del Al es la formación de complejos de materia orgánica-Al en la solución del suelo, disminuyendo la concentración de formas monoméricas de Al (Haynes and Mokolobate 2001).

La tolerancia del maíz a suelos ácidos ha sido reportada por diferentes autores, entre los cuales se encuentran aquellos que sugieren que la herencia de la tolerancia a suelo ácido es cualitativa (Rhue et al., 1978; Miranda Filho et al., 1984), hasta los que sugieren que la herencia es de tipo poligénica en donde está controlada por un complejo número de genes con efectos pleiotrópicos y aditivos (Lima et al., 1992; Duque-Vargas et al., 1994; Pandey et al., 1994; Borrero et al., 1995; Salazar et al., 1997)

El efecto del estrés de Al sobre el desarrollo del sistema radical ha sido reportado por varios autores. Entre los parámetros asociados a la raíz que se ven afectados directamente está la longitud de la raíz seminal, cuando esta es evaluada en estadios tempranos de 4 hojas (Welcker, 1998). Este es un método fisiológico destructivo, y no permite hacer ganancias en tiempo que permitan ser más eficientes a los programas de mejoramiento. Por lo tanto se hace necesario encontrar métodos no destructivos que permitan hacer evaluaciones de un gran número de genotipos en campo y ganar tiempo en el proceso de selección. Entre los métodos no destructivos se han propuesto métodos a nivel de fitotrones (Lorenz, 2000) y la medida de la capacitancia eléctrica al momento de la floración es un buen predictor del volumen de la raíz (Chloupeck, 1972, Citado por Welcker, 2000). La capacitancia eléctrica medida al momento de la floración, mostró ser afectada drásticamente por la acidez del suelo. Este método no destructivo, nos permite observar diferencias entre genotipos contrastantes para la tolerancia a suelo ácido, donde el valor que se toma con un capacitómetro da una medida del volumen de la raíz y por consiguiente la capacidad teórica de un genotipo de tener mayor capacidad de absorción de nutrientes en suelo con estrés. Otro parámetro que puede ser tenido en cuenta en la selección

de genotipos tolerantes a suelo ácido es la formación de carbohidratos como la callosa que se forma en la punta de la raíz cuando son sometidas a estrés por Al (Horst et al., 1997, Collet et al., 2000, Collet and Horst, 2001).

1.2 Fósforo

Sierra et al. (2003) y Bonhomme et al. (2004), mostraron que la combinación de toxicidad por Al y estrés por bajo P, tienen un efecto muy severo en el sistema fotosintético, reduciendo el área foliar, retrasando la aparición y desarrollo de las hojas, con un consecuente retraso de la floración masculina.

La deficiencia de P afecta el rendimiento de los cultivos en los suelos tropicales y subtropicales. Suelos con alta capacidad de fijar P requieren de altas cantidades de fertilizantes para alcanzar un rendimiento óptimo, incrementándose los costos de producción. Por eso se hace necesario el uso de cultivos de rotación y la adición de fosfatos reactivos. La matriz orgánica del P es muy importante en el mantenimiento del poder de buffer en el suelo. Los exudados radiculares, descomposición de las raíces y la agregación de residuos vegetales en la superficie del suelo no labrados, incrementan el contenido de C y la masa microbiana en el perfil del suelo. Bajo esta condición, el P inorgánico es parcialmente transformado a P orgánico en la masa microbiana, lo que contribuye a disminuir la adsorción del P y contribuye a que esté disponible en las capas superficiales del suelo. La baja capacidad de adsorción, sumado a una baja y gradual mineralización de los residuos orgánicos, conduce a la formación de formas orgánicas de P menos susceptibles de adsorción a los coloides del suelo (Olibone y Rosolem, 2006).

La rotación de cultivos durante largo tiempo altera el contenido total de P en el suelo. Las diferentes cantidades de P total encontradas en el suelo resultaron del efecto neto de la fertilización, remoción por los cultivos y la eficiencia en el uso de P por parte de los cultivos. La rotación de monocultivos, mostraron la acumulación de P, mientras que la rotación constante de cultivos entre cereales y leguminosas tiende a disminuir el contenido de P. La clave para mejorar la eficiencia en el uso de P es combinar la aplicación de fertilizantes fosforados a cultivos bajo varios sistemas de rotación. La selección de cultivos eficientes en la absorción del P del suelo, pueden ayudar a e incrementar el uso de fertilizante fosforados (Tang et al. 2006).

La respuesta de los cultivos a la fertilización fosfatada depende del nivel de P disponible en suelo, pero también es afectada por factores del suelo, del cultivo y de manejo del fertilizante. Entre los factores del suelo se destacan la textura, la temperatura, el contenido de materia

orgánica y el pH, mientras que entre los del cultivo deben mencionarse los requerimientos y el nivel de rendimiento.

1.3 Factores que afectan la disponibilidad del P en el suelo:

1.3.1 Ácidos orgánicos

Los ácidos orgánicos juegan un papel importante en la disponibilidad del P en suelos tropicales húmedos. Los ácidos orgánicos pueden ser adsorbidos por las arcillas minerales del suelo con gran energía, reduciendo la adsorción del P y por lo tanto aumentando la disponibilidad de este elemento para las plantas. El conocimiento de la dinámica de los ácidos orgánicos en los suelos y su capacidad para aumentar la difusión de P, es importante para entender cómo afectan los ácidos orgánicos su disponibilidad en los suelos tropicales. La aplicación de los ácidos orgánicos aumenta el contenido de materia seca y de P en la parte aérea y en las raíces. Su efectividad para aumentar la toma del P e incrementar el contenido de materia seca depende mucho de la naturaleza del ácido orgánico usado, presentándose una gradación de mayor a menor cuando se usan ácidos húmicos, ácido cítrico y ácido acético (Andrade, et al. 2006).

1.3.2 Contenido de agua

Las variaciones hidrológicas del suelo afectan principalmente las propiedades del suelo incluyendo la estructura, aeración, actividad química y biológica. Ellos pueden afectar un número de procesos del suelo incluyendo la movilización y la lixiviación del P, que es un factor importante en la eutroficación de las aguas superficiales. Hay muchas causas de las perturbaciones hidrológicas del suelo, entre las cuales están:

1. Procesos y propiedades físicas del suelo. Entre las propiedades físicas del suelo que pueden ser afectados por períodos de humedad y sequía están la estructura, estabilidad y la agregación del suelo, ellas pueden influir en la movilización de coloides asociados con P, además el transporte y la erosión del P del suelo.

2. Procesos y propiedades biogeoquímicos del suelo. Estos incluyen el potencial redox, la capacidad aeróbica y el pH. Ellas tienen muchos efectos complejos en las formas del P. En particular están asociadas con la precipitación o disolución del complejo del P con Fe, Ca, y Al, así como en la mineralización del P.

3. Procesos y propiedades biofísicas del suelo. Entre estos están la deshidratación y la osmosis. La deshidratación de las células tiene como resultado la mortalidad y la lisis con la consecuencia de la liberación del P orgánico e inorgánico. Las condiciones extremas en el contenido del agua en el suelo como son los puntos de anegamientos y la marchites permanente están asociado con

la disponibilidad y uso del P por parte de la planta, ocasionándose una disminución del potencial redox en el caso del encharcamiento y un alto redox en el caso de punto de marchites, ya que ambos pueden ocasionar una condición anaeróbica en donde la planta no responde a la fertilización (Blackwell et al. 2006).

1.3.3 pH del suelo

Entre los factores que controlan la disponibilidad del P para las plantas, la rizosfera es uno de los más importantes. Dependiendo del contenido de protones, el pH del suelo depende de la cantidad de H^+ adicionados o perdidos de la solución del suelo y de la intensidad búfer del suelo (Arshad, et al. 2006).

1.4 Toma y uso del P por las plantas

1.4.1 La importancia de la arquitectura de las raíces en la toma eficiente de P

Varias de las características de las raíces están involucradas en la eficiencia en la toma de P en las plantas. Entre estas están la arquitectura de la raíz, o la configuración espacial del sistema de raíces en el suelo. El P y otros recursos del suelo varían espacial y temporalmente, lo que hace que la eficiencia en la toma de P sea esencial para las plantas para poder competir por estos recursos en condiciones de estrés. La arquitectura de la raíz, determina la distribución en el suelo y por lo tanto puede determinar la acequibilidad de los nutrientes al sistema de raíces. La arquitectura de las raíces puede ser un limitante crítico en la toma de los nutrientes dispersos en la solución del suelo como es el caso de P y puede afectar la productividad en agroecosistemas de baja fertilidad. Plantas con una arquitectura superficial tienen mejor configuración espacial en la capa arable que es rica en P y por lo tanto tienen una gran toma de P tanto en condiciones de alto y bajo P.

El análisis genético de RILs en maíz, indica que la arquitectura de la planta es un carácter cuantitativo y por lo tanto es controlado por un loci para un carácter cuantitativo (QTL). Sistemas radicales superficiales y bastante ramificados en la capa superior del suelo pueden ser bastante ventajosos en la toma de P y puede ser incluida como una característica a ser mejorada a través de procesos de mejoramiento (Liu et al. 2006).

La disponibilidad de nutrientes abarca un rango de procesos que conllevan como consecuencia final a la absorción. En el caso de P es bastante claro que la absorción no es el paso limitante. Procesos importantes son la difusión y reabastecimiento de la solución del suelo perdida y la elongación de las raíces. La arquitectura de la raíz y los pelos radicales son los que finalmente

determinan la superficie actual de absorción. La micorriza arbuscular es otra característica importante que ayuda a las plantas a incrementar la superficie de absorción. Dependiendo del coeficiente de difusión de P en el suelo, el área de pérdida que se espera se desarrolla alrededor de las raíces como una consecuencia de la absorción, pudiéndose extender como un mililitro o más. Esto significa que únicamente una menor proporción de la mezcla de P contenida en el suelo es asequible por las raíces. Los pelos absorbentes de las raíces contribuyen a incrementar el volumen de la zona de disminución de P. Las hifas de las micorrizas también contribuyen a incrementar significativamente la superficie de absorción de P de las células hospedadas. Mientras que los pelos absorbentes solo se extienden unos pocos milímetros, las hifas se extienden varios centímetros y por esta razón se tendrá mayor área de exposición de iones P a mayores distancias de la superficie radical, en donde en condiciones normales el P no sería asequible para las plantas. Muchas de las especies vegetales responden a la deficiencia de P con aumento en la liberación de protones, encontrándose que esta fue una característica para diferenciar genotipos eficientes y no eficientes en la toma de P. Las plantas también exudan compuestos ácidos orgánicos como una respuesta al estrés ya sea de aluminio y P, que dan como resultado un incremento en la disponibilidad de P en la rizosfera.

La identificación de los canales aniónicos implica que la exudación de ácidos orgánicos como citrato y malato son nuevos objetivos a ser trabajados por los mejoradores para incrementar la eficiencia de la toma de P. Además el conocimiento de la forma de trabajar de la fosfatasa puede ser otra de las áreas a ser trabajadas con miras a mejorar la toma de ácido orgánico de la rizosfera (Hinsinger, et al. 2006).

La toma de nutrientes es influenciada por el suelo, clima y por otros factores de la planta. Además el rendimiento de grano es un factor importante que está asociado con la acumulación de nutrientes. Esto permite tener una idea de la pérdida de la fertilidad y ayuda a hacer un uso adecuado de los recursos del suelo. El mejor momento para hacer una estimación de la acumulación de nutrientes de la planta es durante la floración a la cosecha y es el estado fonológico ideal en donde se deben hacer los muestreos para la estimación de cantidad de nutrientes translocados y predicciones de rendimiento de grano. En especies anuales se deben tener en cuenta además del rendimiento, la toma y uso eficiente del P. El uso eficiente del P fue mayor en los cereales que en las leguminosas, lo cual está asociado con los altos rendimientos de los primeros.

1.4.2 Prácticas de manejo para mejorar el uso eficiente de P

La agricultura moderna requiere la implementación de prácticas eficientes, sostenibles y ambientalmente limpias. La fertilización es una práctica requerida para obtener el máximo

rendimiento de los cultivares. La fertilización es una de las prácticas más costosas en la producción agrícola y si se usa de manera inadecuada puede contribuir al deterioro del ambiente y a disminuir el rendimiento. El manejo integrado de los nutrientes puede ser usado para mejorar la disponibilidad y uso eficiente por parte de las plantas. Prácticas de manejo para mejorar el uso eficiente de P incluyen el manejo del pH, fuente de cal correcta, método y forma de aplicación, manejo de aguas y plagas y el uso de cultivares mejorados o de alto potencial de rendimiento. En los suelos ácidos, el uso adecuado de las cantidades de cal es el más importante de los factores para mejorar la eficiencia en la fertilización de las plantas. La cal no solamente suministra Ca y Mg, también neutraliza el Al, mejora el pH del suelo y la saturación de bases, solo es necesario hacer un mejoramiento a las propiedades químicas y biológicas del suelo para maximizar el potencial de rendimiento. (Fagaria et al. 2006)

1.5 Efecto de la deficiencia de P en la área foliar y el desarrollo de las raíces

El P tiene un efecto directo sobre la elongación de las hojas. La deficiencia de P disminuye rápida y drásticamente el área foliar. El contenido de P en la parte aérea y en las raíces disminuyó cuando el P fue reducido en la solución nutritiva, siendo esta disminución más baja en las raíces. Algunos estudios han mostrado que a partir de la hoja 6, la expansión individual de las hojas disminuye drásticamente, reduciendo su crecimiento exponencial a un crecimiento casi lineal en los tratamientos sin P. Como consecuencia una reducción final de la hoja. El contenido de azúcar en las zonas meristemáticas fue ligeramente superior en las hojas sin P al igual que disminuyó el contenido de almidones. El contenido de P en las zonas meristemáticas fue drásticamente reducido en los tratamientos con bajo P. Se observó una estrecha relación entre la velocidad de elongación de la hoja y el contenido de P (Mollier y Pellerin, 2006).

Sánchez-Calderón et al. (2006), en trabajos realizados en *Arabidopsis thaliana*, encontraron que el estrés de P afecta el desarrollo de la raíz, siendo los principales cambios en el desarrollo de los pelos absorbentes o raíces laterales y cambios en la raíz principal. Estos últimos involucran cambios en la división celular, elongación y la diferenciación prematura de células que salen en los meristemas de las raíces.

1.6 Bases moleculares de la tolerancia a bajo P y herencia

En arroz la tolerancia a bajo P es de herencia cuantitativa con efectos genéticos aditivos y dominantes y se ha encontrado QTLs asociados a la tolerancia. Se identificaron 4 QTLs, el mayor ubicado en el cromosoma 12, que controla más del 70% de la variación observada en la tolerancia a bajo P. Este QTL mayor incrementa notoriamente la toma de P en suelos bajo estrés de P, sin ningún efecto aparente cuando se tienen suelos sin estrés de P. Líneas con la

introgresión del QTL *Pup1* mostraron un aumento del crecimiento de las raíces en suelos con estrés de P (Wissuwa et al., 1998 y Wissuwa et al., 2002).

El QTL *Pup1*, se estimó está conformado por 34 genes, basados en secuenciación genómica. Fue mapeado como una pequeña región del cromosoma 12. Se encontraron por lo menos dos genes mayores como los responsables de la tolerancia a bajo P, además estos son responsables de algunas de las rutas metabólicas asociadas en la tolerancia. (Ismail et al. 2006).

Estudios moleculares en microarreglos en *Arabidopsis thaliana* (Hammond et al., 2003) y *Brasica oleracea* (Hammond et al., 2005), encontraron que algunos genes se activaran cuando se inducía el estrés de P y paraban su acción una vez se haya terminado el estrés. Hammond et al. (2006), trabajando con microarreglos en papa, monitoreó cambios en la expresión de los genes cuando se inducía un estrés de P y los cambios a su posterior aplicación de P. Los cambios transcripcionales ocurren en las tres especies que se han estudiado, así como en otras especies durante el estrés de P. Con la detección de estos genes de respuesta se tiene una potente herramienta para detectar de manera fisiológica cuales cultivares presentan o no tolerancia a estrés de P. Encontraron también que el estrés de P afecta la expresión de algunos genes que codifican proteínas de importancia en rutas metabólicas primarios y secundarias. La expresión de estos genes codifican para subunidades del fotosistema y pequeñas subunidades de rubisco.

2. Justificación

La importancia de los cereales en la nutrición de millones de personas de todo el mundo es ampliamente reconocida. No se les puede considerar sólo una fuente de energía, sino que además suministran cantidades notables de proteínas. El contenido de hidratos de carbono y proteínas de los granos de maíz depende del endospermo y del germen. El maíz aporta aproximadamente el 10% de proteína, con una variación entre el 5% y 14%, y aproximadamente el 72% de carbohidratos con una variación entre (66 y 76%).

El maíz, junto con el trigo y el arroz son los cereales más importantes del mundo. Suministra elementos nutritivos a los seres humanos, a los animales y es una materia prima básica de la industria de transformación, con la que se producen almidón, aceite, proteínas, bebidas alcohólicas, edulcorantes alimenticios y desde hace poco, combustible (FAO, 1993).

En Colombia, en los últimos 10 años la población se ha incrementado en un 20% (Dane, 2004), al igual que el consumo nacional de maíz, siendo en la actualidad de 3.2 millones de ton/año, de las cuales se están importando 2 millones de toneladas (FAO, 2004).

La demanda de maíz para el año 2020 en los países en desarrollo será mayor que la demanda de arroz y trigo. Se estima en 867 millones de toneladas, lo que representa un incremento del 50% tomando como referencia el año 1995. Para América Latina el incremento en la demanda pasará de 76 a 123 millones de toneladas, para el mismo periodo, lo que representa un incremento del 62% (CIMMYT, 1999 y 2000)

La forma de satisfacer esta demanda es mediante el incremento del rendimiento por unidad de superficie o incorporando nuevas áreas a la producción del maíz. Esta última opción es posible, ya que se dispone de nuevas áreas cultivables donde la baja fertilidad de los suelos es el problema más importante. Las causas de la baja fertilidad de estos suelos es principalmente la acidez del suelo, siendo la toxicidad del Al y la deficiencia de P los factores más importantes y limitantes. Actualmente se siembran entre ocho y 20 millones de hectáreas de maíz en suelos ácidos con pH bajo, altas saturaciones de aluminio y deficientes en fósforo.

Estas limitaciones económicas y ecológicas obligan a la búsqueda de alternativas complementarias a la aplicación de fertilizantes para satisfacer las deficiencias de P en el suelo. A través del mejoramiento genético se espera lograr nuevos cultivares que no solamente toleren altas saturaciones de aluminio, sino que sean además eficientes en la toma y uso de los elementos que se encuentran en pocas cantidades en el suelo o que en muchos casos

presentan altos niveles de fijación como es el caso del fósforo. Por este motivo el CIMMYT ha iniciado un proyecto de investigación encaminado a evaluar el germoplasma tolerante a suelo ácido con respecto a la toma y uso eficiente del fósforo y conocer los mecanismos involucrados en la herencia para hacer un uso más eficiente de las metodologías de mejoramiento con miras a generar germoplasma eficiente en la toma y el uso del fósforo.

3. Objetivos

3.1 Objetivo general

Conocer la variabilidad genética existente en el banco de germoplasma de maíz del CIMMYT, Cali, Colombia; y el tipo de herencia que controla la tolerancia a bajo P en líneas endogámicas del CIMMYT tolerantes a suelo ácido.

3.2 Objetivos específicos

1. Evaluar la variabilidad genética de la tolerancia a bajo P en poblaciones tolerantes a suelo ácido.
2. Seleccionar líneas endocriadas tolerantes a bajo P y eficientes en su uso
3. Conocer la habilidad combinatoria general y específica, y heterosis involucrada en la tolerancia a bajo P
4. Conocer los componentes de la variación genética que controla la tolerancia a bajo P

4. Bibliografía

Andrade F., A. Cirilo, S. Uhart y M. Otegui. 1996. Ecofisiología del cultivo de maíz. Editorial La Barrosa-Dekalb Press

Arshad, M., E. Le Candre, P. Hinsinger, B. Jaillard. 2006. Interaction between soil pH buffer capacity and phosphorus bioavailability. In: Proceedings of 3rd International Symposium Phosphorus Dynamics in Soil-Plant continuum. Uberlandia, Minas Gerais, Brazil, 14-19 May, 2006.

Bahia Filho A.F.C., Magnavaca R., Schaffer R.E., Alves V.M., 1997. Identification, utilization, and economic impact of maize germplasm tolerant to low levels of phosphorus and toxic levels of exchangeable aluminium in Brazilian soils, in Plant-Soil Interactions at low pH. Brazilian Soil Science Society, pp 59-70.

Blackwell, M. S. A., P.C. Brookes, P. M. Hayharth, P. J. Murray, K. Snars, J. Stamp, and A. Swaim. 2006. A conceptual model describing the effects of soil wetting and drying on phosphorus biogeochemistry. In: Proceedings of 3rd International Symposium Phosphorus Dynamics in Soil-Plant continuum. Uberlandia, Minas Gerais, Brazil, 14-19 May, 2006

Bonhomme, R., M. Al Rifai, J. Sierra, J. Félicité, and C. Welcker. 2004. The size and the dynamic of the maize leaf system are profoundly modified in acid soils. p. 369–370. In S.E. Jacobsen et al. (ed.) Proceedings of the VII European Society of Agronomy Congress, European Agriculture in Global Context, Denmark

Borrero, J.C., S. Pandey, H. Ceballos, R. Magnavaca, and A.F.C. Bahia Filho. 1995. Genetic Variances for tolerance to soil acidity in a tropical maize population. *Maydica* 40:283–288

Collet, L., De Leon, C., Horst, W.J. 2000. Screening maize for adaptation to acid aluminium toxic soils of Colombia. Proceedings, Deutscher Tropentag 2000, University of Hohenheim, Session III, WG 3.

Collet, L, Horst, W.J. (2001): Characterisation of maize cultivars in their adaptation to acid soils on the single plant level. In Horst, W.J. et al (eds) Plant Nutrition - Food security and sustainability of agro-ecosystems. pp 86-87. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, ISBN.

CIMMYT 1999/2000. 2000. World maize facts and trends: Meeting world maize needs: Technology opportunities and priorities for the public sector. 59p

Dane, 2004 http://www.dane.gov.co/inf_est/censo_demografia.htm

Duque-Vargas, J., S. Pandey, G. Granados, H. Ceballos, and E.Knapp. 1994. Inheritance to tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sc.* 34:50-54.

Fagaria, N. K., V. C. Baligar, Y. li. 2006. Enhancing phosphorus use efficiency in crops plant grown on Brazilian oxisols. In: Proceedings of 3rd International Symposium Phosphorus Dynamics in Soil-Plant continuum. Uberlandia, Minas Gerais, Brazil, 14-19 May, 2006

FAO, 1993. El maíz en la nutrición humana. Colección FAO: Alimentación y nutrición, N° 25. Roma. http://www.fao.org/documents/show_cdr.asp?url_file=/docrep/T0395S/T0395S07.html

FAO, 2004. Importaciones <http://www.fao.org/es/ess/toptrade/trade.asp>

FAO, 2004. Exportaciones. <http://www.fao.org/es/ess/top/country.jsp?lang=ES&country=44>

Granados, G., S. Pandey, and H. Ceballos. 1993. Response to selection for tolerance to acid soils in tropical maize population. *Crop Sc.* 33:936-940.

Hammond, J. P., M. J. Bennett, H. C. Bowen, M. R. Broadley, D. C. Eastwood, S. T. May, C. Rahn, R. Swarup, K. E. Woolaway, and P. J. White. 2003. Changes in Gene Expression in Arabidopsis Shoots during Phosphate Starvation and the Potential for Developing Smart Plants. *Plant Physiol.* 132:578-596.

Hammond, J. P., M. R. Broadley, D. J. Craigon, J. Higgins, Z. Emmerson, H. Townsed, P. J. White, S. T. May. 2005. Using genomic DNA-based probe-selection to improve the sensitivity of high-density oligonucleotide arrays when applied to heterologous species. *Plant methods* 1:10 , DOI:10.1186/1746-4811-1-10. <http://www.plantmethods.com/content/1/1/10>

Hammond, J. P., Broadley, M. R., and P. J. White. 2006. Diagnosing phosphorus deficiency in crop plants by monitoring changes in gene expression. In: Proceedings of 3rd International Symposium Phosphorus Dynamics in Soil-Plant continuum. Uberlandia, Minas Gerais, Brazil, 14-19 May, 2006

Haynes, R.J., M. S. Mokolobate. (2001) Amelioration of Al toxicity and P deficiency in acid soils by additions of organic residues: a critical review of the phenomenon and the mechanisms involved. *Nutr Cycl Agroecosyst* 59:47-63

Hinsinger, P., B. Jaillard, E. Le Cendre-Barthélémy, C. Plassard., J.J. Drevon. 2006. The roots of phosphorus acquisition efficiency in crops. In: Proceedings of 3rd International Symposium Phosphorus Dynamics in Soil-Plant continuum. Uberlandia, Minas Gerais, Brazil, 14-19 May, 2006

Horst W.J., A.-K. Püschel, N. Schmohl, 1997: Induction of callose formation is a sensitive marker for genotypic aluminium sensitivity in maize; *Plant and Soil* 192: 23-30

Ismail, A.M., K. A. Gatdula, S. Heurer, X. Lu, and M. Wissuwa. 2006. Phosphorus deficiency tolerance in rice: genetic and molecular bases and implications for breeding. In: Proceedings of 3rd International Symposium Phosphorus Dynamics in Soil-Plant continuum. Uberlandia, Minas Gerais, Brazil, 14-19 May, 2006

Lima, M., P. R. Furlani, and J. B. Miranda Filho. 1992. Divergent selection for aluminium tolerance in a maize (*Zea mays* L.) population. *Maydica* 37:123-132

Liu, Y., J. Ao, H. Liao, X. Yan. 2006. The crucial role of root architecture in phosphorus uptake efficiency of soybean. In: Proceedings of 3rd International Symposium Phosphorus Dynamics in Soil-Plant continuum. Uberlandia, Minas Gerais, Brazil, 14-19 May, 2006

Lorenz Claudia, 2000: Field and laboratory screening of maize cultivars for adaptation to and acid-Al-toxic soil in Guadeloupe, University of Dresden, University of Hannover and INRA – Guadeloupe : avril – septembre 1999 (diploma thesis: 71 pp)

Miranda Filho, L. T., P. R. Fularni, L. E. C. Miranda Filho, and E. Sawasaki. 1984. Genetics of environmental resistance and super-genes: Latent aluminium tolerance. *Maize genet. Coop. Newslet.* 58:46-48

Mokolobate, M. S., and R. J. Haynes. 2002. Comparative liming effect to four organic residues applied to an acid soil. *Biol. Fertil Soils* 35:79-85

Mollier, A. and S. Pellerin. 2006. Area leaf and root expansion rates under P deficiency controlled by P or C content in meristematic zones?. In: Proceedings of 3rd International Symposium

Phosphorus Dynamics in Soil-Plant continuum. Uberlandia, Minas Gerais, Brazil, 14-19 May, 2006

Olibone, D. and C. A. Rosolem, 2006. Phosphorus pools in soil prolife as affected by rates of different phosphates. In: Procciding of 3rd International Symposium Phosphorus Dynamics in Soil-Plant continuum. Uberlandia, Minas Gerais, Brazil, 14-19 May, 2006

Pandey, S., and C. O. Gardner. 1992. Recurrent selection for population, variety and hybrid improvement in tropical maize. *Adv. Agron.* 48:1-87.

Pandey, S., H. Ceballos, R. Magnavaca, A. F. C. Bahia Filho, J. Duque-Vargas, and L. E. Vinasco. 1994. Genetics of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sc.* 34:1511-1514

Pandey, S., L. A. Narro, D. K. Friesen, and S. R. Waddington. 2007. Breeding Maize for Tolerance to Soil Acidity. *Plant Breeding Reviews.* 28: 59-100.

Rhue, R. D., C.O. Grogan, E. W. Stockmeyer, and H. L. Evereth. 1978. Genetic control of aluminium tolerance in corn. *Crop Sc.* 18:1063-1067

Sanchez-Calderón, L., M. Cachón –López, A. Pérez-Torres, V. Limones-Briones, V. González-Mendoza, G. Aguado, A. Cruz-Ramírez, and L. Herrera-Estrella. 2006. Physiology and gentic of the arabidopsis root system responses to phosphate availability. In: Procciding of 3rd International Symposium Phosphorus Dynamics in Soil-Plant continuum. Uberlandia, Minas Gerais, Brazil, 14-19 May, 2006

Salazar, F.S., S. Pandey, L. Narro, J.C. Perez, H. Ceballos, S.N. Parentoni, and A.F.C. Bahia Filho. 1997. Diallel analysis of acid-soil tolerant and intolerant tropical maize populations. *Crop Sci.* 37: 1457–1462

Sierra, J., C. Noel, L. Dufour, H. Ozier-Lafontaine, L. Desfontaine, and C. Welcker. 2003. Mineral nutrition and growth of tropical maize as affected by soil acidity. *Plant Soil* 252:215–226

Tang, C., L. Dart, C. Rogers, D. T. vu, R. D. Armstrong. 2006. Phosphorus fractions in a Vertisol under 88 year crop rotations. In: Procciding of 3rd International Symposium Phosphorus Dynamics in Soil-Plant continuum. Uberlandia, Minas Gerais, Brazil, 14-19 May, 2006

Von Uexkull, H. R., and E. Mutert. 1995. Global extent, development and economic impact of acid soils. P.5-19. In: R. A. Date et al.(ed) *Plant-soil interaction at lo pH: Principles and management.* Kluwer Academics publisher, Dordrecht, the Netherlands.

Welcker C., 1998. Fitting maize into cropping systems on acid soils of the tropics, in 2nd Scientific Progress Report INCO-DC-ERBIC 18CT9600063: 8p

Welcker, C. 2000. "Fitting maize into cropping system on acid soil of the tropics" Final progress report 01.10.1996-30.09-200. Contract No ERBIC18CT960063. INCO-DC: International Cooperation with Developing countries (1996-2000).

Welcker, C., C. The, B. Asdréau, C. De León, S. N. Parentoni, J. Bernal, J. Félicie, C. Zonkeng, F. Salazar, L. Narro, A. Charcosset, and W. J. Horst. 2005. Heterosis and Combining ability for maize adaptation to tropical acid soils: Implications for future Breeding strategies. *Crop Sc.* 45:2405-2413.

Wissuwa M., M. Yano, N. Ae. 1998. Mapping of QTLs for phosphorus-deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Geneti.* 97:777-783.

Wissuwa M., J. Wegner, N. Ae, and M. Yano. 2002. Substitution mapping of Pup1: a major QTL increasing phosphorus uptake of rice from phosphorus-deficient soil. *Theor. Appl. Genet.* 105:890-897

Capítulo 1

Exploración de la variabilidad genética en maíz para la absorción y respuesta a la aplicación de fósforo en suelos deficientes: selección de líneas

EXPLORACION DE LA VARIABILIDAD GENETICA EN MAIZ PARA LA ABSORCION Y RESPUESTA A LA APLICACIÓN DE FOSFORO EN SUELOS DEFICIENTES: SELECCIÓN DE LINEAS

Por: Fredy Antonio Salazar Villareal

Resumen

La baja fertilidad de los suelos es el problema más importante en la reducción del rendimiento del maíz en los trópicos, siendo los altos niveles de aluminio y el déficit de fósforo las principales causas. Actualmente se siembran entre ocho y 20 millones de hectáreas de maíz en suelos ácidos con pH bajo, altas saturaciones de aluminio y deficientes en fósforo, calcio y magnesio. El CIMMYT inició la evaluación de la variabilidad genética para la absorción y uso de P en suelos con bajo P, con el objeto de hacer una selección de genotipos contrastantes que permitan conocer sobre la genética y mecanismos fisiológicos involucrados en la eficiencia en la toma y uso de P, para llevar germoplasma mejorado y nuevas tecnologías a zonas agrícolas con suelos marginales. La evaluación del germoplasma se realizó en dos experimentos conducidos en los ciclos 2002A y 2003A en la estación Menegua y la finca el Tomate que presentan suelos típicos de la altillanura Colombiana, con altos niveles de aluminio y bajos niveles de P. El primer experimento fue sembrado en un diseño de bloques aumentados con una parcela útil de 1 surco de 2.5m. El segundo experimento fue sembrado en un diseño de alpha lattice con tres repeticiones y una parcela útil de 5 m. Se seleccionaron 36 líneas con diferente respuesta en cuanto a la toma y uso de P. El déficit de P ocasiona un descontrol de la planta, disminuyendo su crecimiento, alargando el ciclo de floración, asincronización de las floraciones masculina y femenina, disminuye el área foliar y la masa radical, ocasionando una reducción significativa en el rendimiento de grano superior al 45%.

Palabras claves: Fósforo, Absorción, Aluminio, Maíz

Summary

Low soil fertility is the most important problem causing reductions in maize yields in the tropics. The main causes of this low fertility are the high levels of aluminum and the deficit of phosphorus in these soils. From 8 to 20 million hectares of maize are currently planted in acid soils that present low pH, high Al saturation, and deficient P, Ca, and Mg. To better understand the genetics and physiological mechanisms involved in low P efficiency, CIMMYT has begun to evaluate the genetic variability of genotypes for efficiency of absorption in soils with low P. Contrasting genotypes will be selected regarding their response with a view to disseminate new germplasm and technologies in agricultural areas with marginal soils. Germplasm was evaluated in two experiments carried out in cycles 2002A and 2003A at the Menegua experiment station and at El Tomate farm, both presenting typical soils of the Colombian Altillanura (high Al levels and low P). The first experiment was planted using an augmented block design and a useful plot area consisting of one 2.5-m furrow. The second experiment was planted using a alpha lattice design with three replicates and a useful plot area of 5 m. A total of 36 contrasting lines were selected for P-use efficiency and response to phosphate fertilization. The deficit of P affected maize plants, reducing their growth, prolonging the flowering stage, de-synchronizing the flowering of male and female plants, decreasing leaf area and root mass, and causing a loss in grain yield.

Key words : Phosphorus, Absorption, Aluminum, Maize

1. Introducción

El fósforo como fosfato es una componente integral de un número bastante importante de compuestos presentes en las células, como son las azúcares fosfatadas usadas en la respiración y en la fotosíntesis, los fosfolípidos que hacen parte de la membrana celular, de los nucleótidos usados en el metabolismo energético de la planta y de las moléculas de ADN y ARN. Los requerimientos de P para un crecimiento óptimo están en el rango de 3 a 5 mg por gramo de materia seca durante la etapa vegetativa de crecimiento. La deficiencia de P resulta en la reducción del crecimiento de la planta, en un retardo de la madurez y por consiguiente en una reducción en el rendimiento. (Gaume, 2000, Gaume et al, 2001).

Se ha estimado que el 43% del área terrestre en los trópicos, aproximadamente 2050 millones de has esta ocupada por Oxisoles, Ultisoles o Inceptisoles, los cuales se caracterizan por ser de naturaleza ácida y deficientes en P (Rao *et al*, 1999). En la América tropical, estos ordenes edáficos ocupan 1476 millones de has (72.6% del área) y los suelos están caracterizados generalmente por una acidez extrema, deficientes en P y bajos niveles de nutrientes disponibles (CIMMYT, 1996; Howeler, 1990). En América del sur se tienen 808.2 millones de hectáreas con problemas de acidez y bajo fósforo y en Colombia se tiene el 57% del área total (67.5 millones de ha) con problemas de suelos ácidos, con niveles que pasan el 90% de saturación de aluminio, (Salinas y Castillas, 1990; León, 1990).

La baja fertilidad de los suelos es el problema más importante en la reducción de los rendimientos del maíz en los trópicos, y la acidez de los suelos causada por aluminio es la principal causante de la baja fertilidad. Actualmente se siembran entre ocho y 20 millones de hectáreas de maíz en suelos ácidos con pH bajo, altas saturaciones de aluminio y deficientes en fósforo, Calcio y magnesio.

1.1 Distribución de los suelos ácidos en el mundo

Se estima que en el mundo hay aproximadamente 3950 millones de hectáreas, de las cuales El continente Americano tiene aproximadamente 1616 millones (41%), Asia 1044 millones (26%), África 659 millones (17%), Europa 392 millones (10%) y Australia 239 millones de hectáreas (6%) (Figura 1.1). Se ha estimado que el 43% del área terrestre en los trópicos, aproximadamente 2050 millones de has está ocupada por Oxisoles, Ultisoles o Inceptisoles, los cuales se caracterizan por ser de naturaleza ácida y deficientes en P (Rao *et al*, 1999). En la América tropical, estos ordenes edáficos ocupan 1476 millones de has (72.6% del área) y los suelos están caracterizados generalmente por una acidez extrema, deficientes en P y bajos niveles de nutrientes disponibles (CIMMYT, 1996; Howeler, 1990). En América del Sur se

tienen 808.2 millones de hectáreas y en Colombia el 57% del área total (67.5 millones de has) tienen problemas de suelos ácidos, con niveles que pasan el 90% de aluminio, (Cuadro 1.1) (Salinas y Castillas, 1990; León, 1990). En la América Latina se tiene un área menor ubicada en aéreas demográficamente importantes que pertenecen a los órdenes de los Andisoles y Spodosoles (2% del área tropical) que presenta deficiencias de P (Rao et al, 1999).

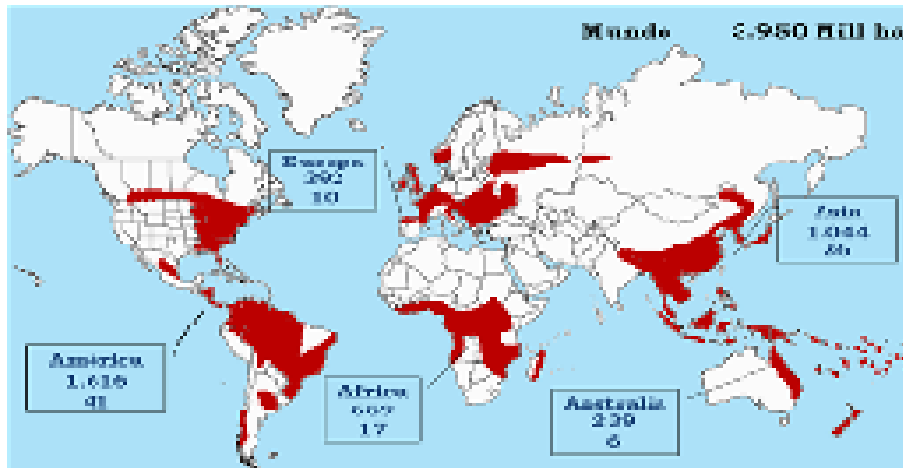


Figura 1.1. Distribución de los suelos ácidos en el mundo

Cuadro 1.1. Distribución de oxisoles y ultisoles en América del Sur

Pais	Area ocupada millones ha	Proporcion del pais (%)	Importancia¹
Brasil	572.7	68.0	+++
Colombia	67.5	57.0	+++
Bolivia	39.5	57.0	+++
Venezuela	51.6	58.0	+++
Peru	56.0	44.0	++
Paraguay	9.6	24.0	+
Ecuador	8.6	23.0	+
Chile	1.4	2.0	
Argentina	1.3	0.4	
Uruguay	0.0	0.0	
Total	808.2		

1/+++ : Mas del 50% del pais

++ : Mas del 25% del pais

+ : Mas del 10% del pais

En América Central se tienen aproximadamente 49.53 millones de hectáreas con problemas de suelos ácidos, de las cuales La Guayana Francesa (94%), Trinidad (84%), Surinam (62%),

Panamá (62%) y Guayana (63%) tienen más del 50% de su territorio con suelos ácidos (Cuadro 1.2).

Cuadro 1.2. Distribución de oxisoles y ultisoles por país en América Central y el Caribe

País	Area ocupada (millones ha)	Proporcion del pais (%)	Importancia
Guayana Francesa	8.61	94.0	+++
Trinidad	0.42	84.0	+++
Surinam	11.43	62.0	+++
Panamá	12.25	62.0	+++
Guayana	3.59	63.0	+++
Jamaica	0.45	41.0	++
Nicaragua	3.92	30.0	++
Honduras	3.25	29.0	++
Cuba	2.42	21.0	+
Belice	0.40	18.0	+
Haití	0.52	18.0	+
Puerto Rico	0.16	18.0	+
Costa Rica	0.70	14.0	+
Guatemala	0.98	9.0	
Republica Dominicana	0.43	9.0	
El Salvador	0.00	0.0	
Total	49.53		

1/+++: Mas del 50% del pais

++: Mas del 25% del pais

+: Mas del 10% del pais

En América tropical, la mayoría de los oxisoles está confinada tanto en las regiones intertropicales y en superficies geológicas antiguas y estables, identificadas por los escudos continentales de Guyana y Brasil, como en la mitad del valle del Amazonas, formado a partir de sedimentos fuertemente interperizados provenientes de la erosión de los escudos continentales. A su vez los ultisoles predominan en el amplio valle sedimentario que ocupa la mitad occidental de la cuenca del Amazonas, formados a partir de sedimentos finos provenientes de la erosión de las elevaciones andinas; por consiguiente, ocupan superficies más recientes que los oxisoles. También ocupan extensiones grandes en las partes más quebradas del escudo Brasileño, que han sido afectas por la erosión, y en algunas áreas de la cuenca del Orinoco. (Salinas y Castilla, 1990).

1.2 Características de los suelos ácidos tropicales deficientes a P

La distribución global de suelos muestra que los suelos pobres dominan regiones localizadas en latitudes tropicales, mientras que las zonas más productivas se encuentran en ciertas áreas de la

zona templada. La inherente infertilidad de muchos de los suelos tropicales es una consecuencia de su formación geológica, ya que provienen de materiales parentales muy bajos de elementos minerales, acompañados por lo general de procesos muy activos de intemperización bajo condiciones húmedas de las regiones tropicales. Bajo estas condiciones se aceleran los procesos químicos y biológicos, los cuales acompañados de altas precipitaciones dan como resultado una pérdida de los nutrientes por un lavado continuo, ocasionando en la mayoría de los casos la formación de suelos de tipo ácido en donde predominan minerales de tipo caolinitico, óxidos e hidruros ácidos de hierro y aluminio (Rao et al, 1999)

La toxicidad por aluminio, rara vez es el único factor responsable del bajo rendimiento del maíz en suelos ácidos, ya que está asociado con otras toxicidades y deficiencias causadas por varios elementos, interacciones entre ellos e interacciones de éstos con la materia orgánica, lo cual se constituye en el complejo que reducen el rendimiento del maíz en suelos ácidos. (Duque-Vargas et al. 1990; Pandey, 1991; Duque, 1992; Duque-Vargas et al. 1994).

La acidez del suelo afecta negativamente el crecimiento de la planta en muchas partes del mundo, es causada por el incremento de la concentración de iones de hidrógeno (H^+), con un incremento en la concentración de Manganeseo (Mn) e hierro (Fe), y un decrecimiento en la concentración de macronutrientes como Calcio (Ca), Magnesio (Mg) y Potasio (K); y una disminución de la cantidad de Fósforo (P) disponible en la solución del suelo y de algunos microelementos como el Molibdeno (Mo). Esto hace que se produzca una acumulación del Aluminio (Al) ocasionando una inhibición del crecimiento de la raíz y por ende de la toma de agua (Rao, 2001).

En suelos ácidos, con pH menor de 5.6, el bajo rendimiento del maíz se encuentra asociado con la toxicidad de Al y Mn, y/o deficiencias de Ca, Mg, P, Mo y Zn... Esto ocasiona la inhibición del desarrollo radical del maíz, reduciendo la toma de agua y nutrientes, (Pandey, 1991). Adicionalmente los cultivares de importancia agronómica presentan diferentes respuesta genéticas en cuanto a la tolerancia a suelo ácido, específicamente el maíz no crece bien en suelos con más del 30% de saturación de aluminio (Cuadro 1.3).

La baja disponibilidad del fósforo es la mayor limitante en la producción en los trópicos. Los suelos de los ordenes oxisoles y ultisoles, están caracterizados por su bajo contenido de minerales intercambiables y un alto contenido de arcillas de baja actividad y óxidos de hierro (Fe) y aluminio (Al), con estos minerales empiezan a aparecer productos que intercambian con el P en forma de minerales de fosfato de calcio el cual al ser hidrolizado adquiere capacidad de moverse a través de la solución del suelo hacia varias formas en donde es adsorbido, precipitado

y orgánicamente inmovilizado. Los resultados de los procesos de interperización también ocasionan la pérdida de bases cationicas, en la desilización de las arcillas y en la generación de hidruros ácidos de Fe y Al ocasionando que el P en forma de fosfato sea inmovilizado o precipitado. Estos órdenes también presentan una alta capacidad de fijación de P, en donde se considera que para la obtención de 0.1 mg P/L de la solución del suelo en equilibrio se necesitan entre 110 a 450 mg P/kg de suelo. (Rao et al. 1999; Le Mare, 1982). En condiciones de sabana nativas en Latinoamérica la concentración de P es menor a 7 ppm (Bray II), lo cual hace necesario la aplicación de P en forma de fertilizante. (Rao, 2001)

Cuadro 1.3. Niveles críticos de porcentajes de saturación de aluminio que afectan el desarrollo normal de algunos cultivares de importancia agronómica

Especie	Nombre Científico	% Saturación Al crítico
Arroz	<i>Oriza sativa</i> L	> 45
Maiz	<i>Zea mays</i> L	30
Trigo	<i>Triticum aestivum</i>	30
Cebada	<i>Hordeum vulgare</i> L	30
Frijol	<i>Phaseolus vulgaris</i> L	20
Soya	<i>Glycine max</i> L	20
Avena	<i>Avena sativa</i> L	15
Alfalfa	<i>Medicago sativa</i> L	15
Algodón	<i>Gossypium hirsutum</i> L	10

Tomado de: Fegaria y otros, 1988.

Las plantas toman P de la solución del suelo en la forma de iones orthofosfato (P_i), el cual está en un equilibrio dinámico en la solución del suelo con las formas de P_i adsorbidas a las capas de las arcillas.

1.3 Efectos de la deficiencia de P en la planta

En suelos deficientes en P el crecimiento de la planta y la producción de los cultivos disminuye, ya que el P es un nutriente esencial para la planta y está involucrado en un amplio rango de procesos que van desde la división celular hasta la fructificación y maduración de las cosechas. El P es requerido principalmente por tejidos jóvenes con alta velocidad de división, donde participa en reacciones relacionadas con el crecimiento celular, desarrollo, fotosíntesis y en la utilización de los carbohidratos. (Clarkson and Hanson, 1980; Rao, 1996). El P es un constituyente de la Difosfato Adenosina (ADP) y del Trifosfato de Adenosina (ATP), que son dos de las más importantes moléculas que intervienen en el proceso de la vida. Las deficiencias de P tienen un efecto directo sobre la expresión de algunos genes que están involucrados en la tolerancia a bajo P, entre estos están los genes que codifican proteínas de tipo fosfatasas, RNAsas, (Schaffert et al, 1999). Es tan importante el fósforo en el desarrollo y producción de la

planta que es considerado uno de los elementos mayores y debe ser suministrado en forma de fertilizantes fosforados en suelos que presentan deficiencias del elemento.



Figura 1.2. Síntomas de la toxicidad de Al en maíz en suelos de la Altillanura Colombiana (CIMMYT, Colombia).

Los requerimientos de P para un óptimo desarrollo de la planta están en el rango de 0.3 – 0.5% de materia seca durante el estado de crecimiento vegetativo. Los contenidos de materia seca en exceso por encima de 1% pueden ser tóxicos para la mayoría de los cultivos, sin embargo muchos cultivos de tipo hortalizas son tolerantes a excesos de P. La eficiencia productiva parcial de P para granos o semillas es superior en estados tempranos de crecimiento que en estados tardíos, porque el P es necesario para llenado. Si la planta absorbe suficiente P en estados tempranos de crecimiento, este puede ser distribuido a otros órganos de crecimiento. (Bell et al, 1990).

El más fuerte efecto causado por la deficiencia de P es la reducción en la expansión de la hoja y el área de la superficie de la hoja, así como el número total de hojas. La reducción en la expansión de la hoja en bajo P está fuertemente relacionada a la extensión de las células epidermales de la hoja que puede ser atribuido a su bajo contenido de P (Figura 1.3). La reducción de la expansión de la hoja puede estar relacionada a un decrecimiento de la conductividad hidráulica en la raíz. También afecta el crecimiento y por lo tanto reduce el área foliar y el área fotosintética y la utilización de los carbohidratos. También se retarda la formación de cloroplastos y clorofila. Con bajas cantidades de P se incrementa la solubilidad de las proteínas y el contenido de clorofila por unidad de área, dando como resultado hojas pequeñas y de un color verde oscuro. Por lo tanto el no suministro de cantidades adecuadas de P_i resulta en

una disminución de la velocidad de la fotosíntesis y finalmente influye en el desarrollo de la maquinaria fotosintética y del metabolismo. (Rao, 1996; Marschner, 1995).



Figura 1.3. Síntomas foliares causados por la deficiencia de P

A corto plazo, la deficiencia de P restringe la foto fosforilación lo cual puede ocasionar un desbalance y un incremento en la energía al nivel de la membrana del tilacoide, disminuyendo el flujo de electrones con una inhibición asociada de la fotosíntesis. En contraste, una deficiencia de P a largo plazo disminuye la velocidad de la fotosíntesis debido a una limitación de la capacidad de regeneración de la ribulosa 1.5 bifosfato en el ciclo fotosintético de reducción del carbono. A este nivel los daños causados por la deficiencia de P son irreversibles. (Rao and Terry, 1995).

Con mucha frecuencia los síntomas ocasionados por las deficiencias de P no son fácilmente reconocibles, en muchos casos las plantas no muestran síntomas visibles y en otros casos los síntomas tienden a ser confundidos con los síntomas causados por la deficiencia de otros elementos. Entre los efectos más comunes por la deficiencia a P en las plantas están el achaparramiento de la planta, disminución de la división o bifurcación de las ramas, hojas más

cortas y erectas y floraciones tardías, las hojas viejas pueden tornarse de un color verde oscuro o púrpura rojizo en el caso de deficiencias extremas (Figura 1.3).



Figura 1.4. Efecto de toxicidad de aluminio y bajo P sobre una planta susceptible (izquierda) y una tolerante (derecha)

El crecimiento de la raíz en plantas susceptibles, relativamente es menos inhibido que el crecimiento de la parte aérea, lo cual puede ser reflejado por el incremento de la proporción entre masa de la raíz y el peso seco de biomasa. Además de todos los efectos mencionados el bajo suministro de P en muchas especies forman proteoides de raíz que son importantes en la formación de las raíces laterales, también puede limitar la formación de estructuras reproductivas, senescencia prematura de las hojas y un retraso bien marcado de la floración, un decrecimiento en el número de flores y una restricción bien marcada en la formación de la semilla, lo cual es una de las causas de la disminución del rendimiento en muchas de las especies vegetales. (Rossiter, 1978; Barry and Miller, 1989; Rao, 2001), (Figura 1.4).

1.4 Fisiología de la tolerancia al aluminio

No todas las especies responden de igual forma al estrés por Al, además se ha demostrado la tolerancia diferencial entre cultivares susceptibles (Cuadro 1.3). Los síntomas de daño de aluminio en plantas no son siempre fácilmente identificables. En algunas plantas los síntomas foliares se asemejan a deficiencia de P con total detención del crecimiento, hojas pequeñas, verdes oscuras; maduración tardía; color púrpura en los tallos, hojas y venas de las hojas; amarillamiento y necrosis en puntas de las hojas. En otras, la toxicidad por el Al se manifiesta como inducción de deficiencia de Ca o reducción de su transporte con encrespamiento de las hojas jóvenes y colapso de puntos de crecimiento (Figura 1.2).

La toxicidad del aluminio afecta principalmente las raíces, reduciendo el desarrollo del sistema radical y de la planta en general como efecto secundario. Tales raíces son ineficientes para la absorción de nutrientes y agua. En general, las plantas jóvenes son más susceptibles a Al que las plantas más viejas (Foy et al. 1978; Pandey et al. 1991; Urrea et al. 1994). Interfiere con la división celular, con la síntesis de ADN (Roy et al. 1988). Aumenta la rigidez de las paredes celulares e interfiere con las enzimas que controlan la fosforilación del azúcar y la acumulación de polisacáridos en las paredes celulares.

Al nivel de las células, la desorganización de la membrana plasmática es uno de los primeros signos de toxicidad por Al. En general, las células de los extremos de las raíces llegan a vacuolarse y muestran interrupción de la función de golgi y del desarrollo de plastidios, alteración de la estructura nuclear, pérdida y desintegración del citoplasma (Bennet y Breen, 1991).

Según Taylor (1988) hay dos mecanismos de tolerancia a Al, basados en los conceptos de desintoxicación o inmovilización, o en la adaptación al estrés, o en el comportamiento del apoplasto (exclusión externa) o en el simplasma (interno). En el Mecanismos de exclusión, el Al es inmovilizado en la interface raíz-suelo, sin esta inmovilización, es poco probable que las plantas puedan tolerar el Al. En la inmovilización del Al, la pared juega un papel importante en la entrada del Al, la permeabilidad selectiva de la membrana plasmática, funcionando como barrera selectiva; barreras inducidas por el pH en la interface raíz-suelo, limitando la entrada del Aluminio al simplasma; la exudación de quelatos, que actúan a nivel de la rizosfera formando complejos estables con el Al, entre estos los más comunes son la liberación de ácidos orgánicos como es el ácido cítrico (Pellet et al. 1995).

Entre los mecanismos internos de tolerancia se tienen la quelatación del Al en el citosol en donde el Al monomérico es reducido. La compartimentación en la vacuola, en donde el Al es aislado. Las proteínas de unión al aluminio, similares a las proteínas de choque, las cuales aparecen cuando se induce el estrés y bloquean al Aluminio. Otros proponen la evolución de enzimas tolerantes al aluminio, ya que se han encontrado plantas con altos niveles de aluminio en el citosol, lo cual podría estar conllevando a la coevolución de enzimas tolerantes (Taylor 1991).

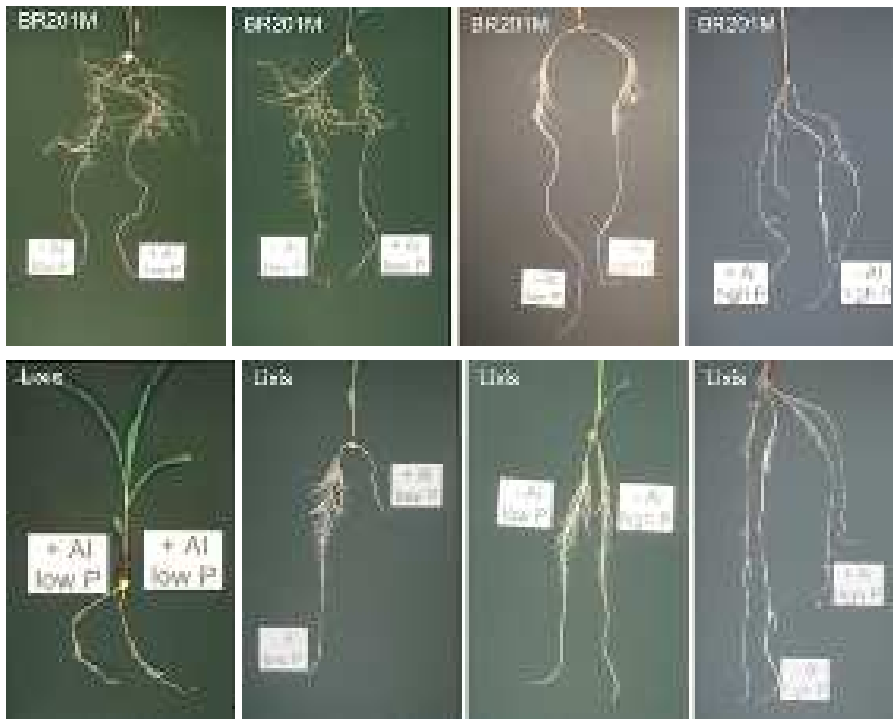


Figura 1.5. Efecto de P y Al sobre el desarrollo de la raíz en las variedades de maíz BR206 (tolerante) y Lixis (susceptible), (tomado de: Collet, 2001)

1.5 Interacción Al – P

Collet, (2001), trabajando en plántulas de maíz a nivel de invernadero, desarrollo una serie de experimentos para evaluar el efecto del aluminio y la exposición al fósforo en solución nutritiva, encontró que en general la dosis de bajo P inducía a una elongación, crecimiento de las raíces y acumulación de materia seca en ellas, así como a un decrecimiento en el contenido de P en los meristemos de las raíces. Los niveles de aluminio condujeron a un decrecimiento en la elongación de las raíces y por ende a una disminución de la materia seca de las raíces. Se detectaron diferencias estadísticamente significativas para la elongación de la raíz, bajo los tratamientos con aluminio y fósforo, aunque la interacción entre aluminio y fósforo no mostró diferencias significativas para el carácter bajo estudio. El efecto del fósforo sobre la elongación fue mayor en los tratamientos sin aluminio, siendo más fuerte el efecto cuando se tiene un nivel de bajo fósforo (Figura 1.2). Tampoco se observaron diferencias en las raíces de la misma planta cuando fueron colocadas bajo diferentes niveles de fósforo aunque su elongación fue más notoria y uniforme cuando se le suministro el nivel más alto, lo cual hace pensar que la elongación de la raíz es controlada por el estado de la raíz más que por el suministro del fósforo en la solución.

La elongación de la raíz principal fue inhibida por la aplicación de aluminio y que esta inhibición del crecimiento es independiente de la cantidad de fósforo se le aplique al medio de cultivo, sin embargo cuando las plantas fueron sembradas bajo una dosis uniforme de aluminio y los dos niveles de fósforo el efecto sobre el crecimiento fue más drástico en los niveles de bajo fósforo.

El efecto de los tratamiento con aluminio y fósforo no solamente fue estadísticamente significativo sobre la raíz principal, también se encontró que estos afectaban las raíces secundarias de las plantas. La aplicación de aluminio redujo la producción de materia seca en las raíces en ambos cultivares, pero en el nivel de bajo fósforo la reducción mas fue más drástica en el cultivar Lixis que en la variedad BR201M, lo cual nos está indicando que este carácter el más importante criterio de selección entre cultivares tolerantes y susceptible.

1.6 Mecanismos fisiológicos involucrados en la tolerancia a bajo P

Los requerimientos de P en las plantas están definidos por sus requerimientos internos y externos para crecimiento y rendimiento; por lo tanto dependen de la base genética que ellos tengan para adaptarse a condiciones de bajo P. Generalmente los requerimientos internos están asociados con la mínima cantidad de P tomada por una planta para obtener un rendimiento específico el cual ocurre cerca del máximo de crecimiento. En términos de concentración es conocida como la concentración crítica donde se alcanza el óptimo de crecimiento o de rendimiento. Los requerimientos externos por lo tanto están asociados a la concentración de P (en forma de ion fosfato) disponible en la solución del suelo que está asociada con una adecuada nutrición o crecimiento, estos requerimientos son diferentes en la mayoría de los cultivares (Rao et al. 1999).

El potencial genético del cultivar y el ambiente juegan un papel importante en el crecimiento y su productividad. La adaptación de cultivares a suelos con bajo P que le permitan incrementar su rendimiento puede deberse a dos mecanismos. El primer mecanismo contribuye a la habilidad para tomar el P en condiciones de bajo P y el segundo contribuye al uso eficiente de P en su estructura interna. En la Figura 1.6, se muestran estos dos mecanismos y las características que están involucradas en él. En la adaptación de cultivares tropicales a suelos con bajo P son importantes los mecanismos genéticos relacionados con la absorción, translocación, distribución y acumulados de P en órganos de la planta (Rao et al. 1999; Rao, 2001). El conocimiento de estos mecanismos será importante en la identificación, mejoramiento y selección de germoplasma adaptado a suelos de bajo P (Caradus, 1990).

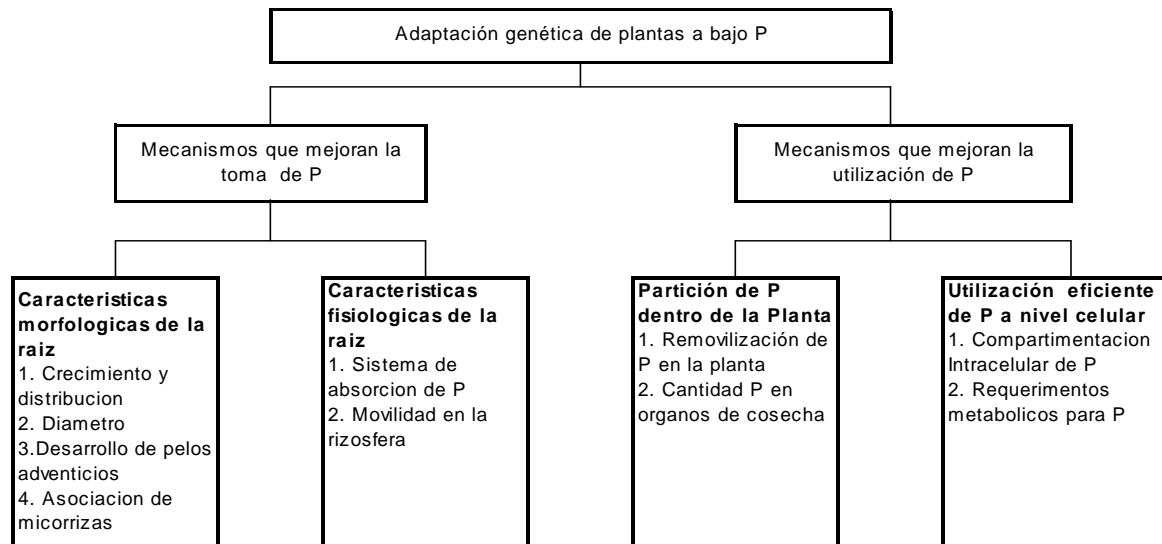


Figura 1.6. Mecanismos que mejoran la adaptación genética de plantas a bajo P

1.6.1 Mecanismos que mejoran la toma de P

La eficiencia en la absorción de P, se refiere a la habilidad que tienen las plantas en tomar gran cantidad de P por unidad de longitud de raíz (Rao, 2001), o la habilidad que tienen los genotipos eficientes de tomar P cuando se han sembrado en condiciones de bajo P (Schaffert et al. 2001; Alves et al. 2002).

Las plantas toman el P por mecanismos que dependen de características morfológicas y fisiológicas de la raíz. La relativa inmovilidad del fósforo en la solución del suelo, hacen que la toma dependa directamente de la exploración que hace la raíz en el suelo en el tiempo y en el espacio (Marschner, 1991). Los cultivos que están adaptados genéticamente a suelos tropicales con bajo P se caracterizan por necesitar un bajo requerimiento de P en su metabolismo o por ser eficientes en la absorción del elemento para ser usado en su crecimiento, aun cuando los suelos presenten deficiencias de P (Randall, 1995).

Los mecanismos relacionados con la toma de P, depende de características morfológicas de la raíz, como son la longitud, diámetro número, longitud y duración de los pelos radicales, así como las asociaciones que puedan formar con las micorrizas, son importantes para determinar la capacidad de absorción de P en suelos que son deficientes (Rao et al. 1999; Alves et al. 2002).

El crecimiento y distribución de la raíz, el diámetro de la raíz y el desarrollo de pelos radicales en el perfil del suelo, juegan un papel importante en la eficiencia de absorción de P. Estas características están influenciadas por el genotipo de la especie, propiedades químicas y físicas del suelo y sistemas de labranza. El diámetro de la raíz define el volumen máximo de suelo que

puede ser explotado para la acumulación de nutrientes y su translocación para la producción de fotosintatos y los pelos radicales ayudan a incrementar el área de absorción. En general estas son variables para ser tenidas en cuenta como criterios de selección.

La asociación con micorrizas, generalmente está en el sistema radical de la planta, sirve como un enlace entre la planta y el suelo. Este tipo de enlaces ayuda a incrementar la eficiencia en la absorción de P.

Entre las características fisiológicas de la raíz, se tiene el sistema de absorción de P, en donde están involucradas proteínas transportadoras a nivel de la membrana plasmática y está generalmente asociada a una alta afinidad del transportador al P cuando se tienen bajas concentraciones o a una baja afinidad cuando se tiene una alta concentración de P. Esta alta afinidad es considerada uno de los primeros mecanismos en la toma de P en condiciones naturales de bajo P (Schaffert et al., 1999). En la toma de P_i a través de la membrana plasmática de una célula vegetal, el P_i ingresa a la célula ayudado por un cotransporte de $2H^+/H_2PO_4$ dado por un gradiente electroquímico de protones. El mecanismo de toma de P por la planta es muy similar entre diferentes especies. Bajo condiciones de deficiencia de P, se puede inducir una toma mejorada de P, la cual hace una rápida acumulación de P en las hojas en donde está disponible en forma de P_i para ser aprovechado por las raíces (Rao y Terry, 1995).

Otra característica fisiológica de la raíz es la movilización de P en la rizosfera. En suelos con bajo P, la raíz induce cambios en el pH de la rizosfera lo que puede jugar un papel importante en la absorción de P; entre estos está la producción de ácidos orgánicos (málico, citrato, oxálico). Los ácidos orgánicos difieren en su capacidad para atrapar Fe y Al y por lo tanto solubilizar el P que está acoplado a estos iones (Pellet et al. 1995; Horst et al. 1997; Gaume, 2000; Tanaka et al. 1995)

1.6.2 Mecanismos que mejoran la utilización de P

La eficiencia en el uso de P se refiere a la habilidad de la planta para dar un buen rendimiento (o producción de biomasa) por unidad de P tomado de la solución del suelo (Rao, 2001; Alves et al. 2002). La eficiencia está controlada directa o indirectamente por características de la planta, por mecanismos relacionados con el metabolismo, por patrones de partición y redistribución del P entre los diferentes órganos y tejidos, en la capacidad que tienen las plantas para acumular materia seca y el uso posterior del P en los procesos metabólicos. La eficiencia del uso de P también puede ser definido con base a una respuesta, (por ejemplo materia seca) cuando se da un incremento en el contenido de P en un tiempo dado (Rao, 1996).

La Distribución de P dentro de la planta, es uno de los mecanismos que mejoran la utilización de P, dentro de este mecanismo esta la translocación de P dentro de la planta, la acumulación de P en los órganos de cosecha, el uso.

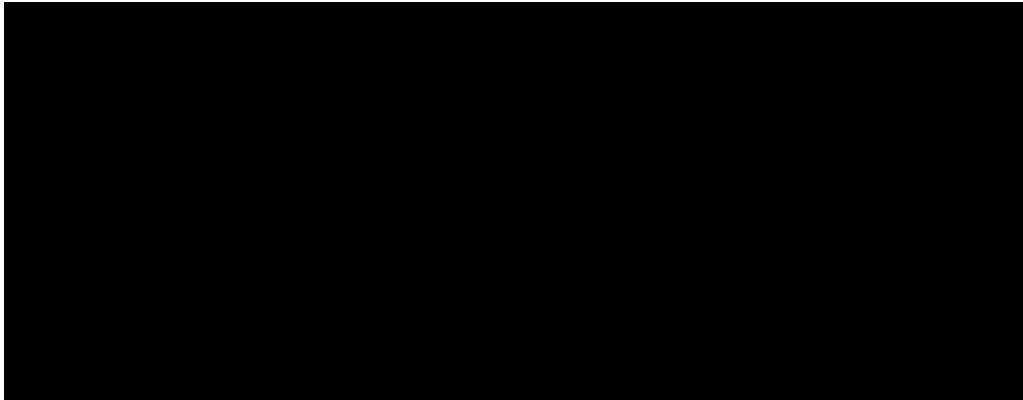
El uso eficiente de P a nivel celular, es el segundo mecanismo que está asociado a mejorar la utilización de P por parte de la planta, dentro de estos mecanismos tenemos la compartimentación intracelular de P a nivel de la vacuola, la cual puede ser tomada como un reservorio de P para ser utilizado de manera lenta. Otro de los mecanismos está relacionado con los requerimientos metabólicos de P y consiste en la utilización de fracciones de P foliar (P soluble y residuos de P). Especies con bajo P_i foliar, pueden ser hábiles para mantener una alta actividad metabólica a un bajo suministro de P_i externo y por lo tanto adaptarse a suelos con bajo P (Rao, 1996)

2. Justificación

Después del trigo y el arroz, el maíz es el tercer cultivo más importante del mundo tanto en área como en producción. En los países en desarrollo, se siembran 82 millones de hectáreas, con una productividad máxima de 183 millones de toneladas. El maíz proporciona el 15% de los requerimientos de proteína en el mundo y 19% de las calorías siendo el alimento básico de varios cientos de millones de personas en América Latina, Asia y África.

Un cambio en la demanda global de cereales se espera que ocurra para el año 2020. La demanda en maíz para el año 2020 en los países en desarrollo llegará a pasar la demanda de arroz y trigo. Este cambio puede ser un incremento del 50% en la demanda global del maíz desde 1995 con un nivel de 558 millones de ton a 837 millones de ton para el año 2020. (Cuadro 1.4; CIMMYT, 1999/2000).

Cuadro 1.4. Proyección de la demanda del maíz 1995-2020 (Millones de toneladas)



Los suelos ácidos cubren una parte significativa de 48 países desarrollados e involucra 1660 millones de ha. Aproximadamente el 64 % de la superficie de América tropical, 32 % de Asia tropical y 10% de América central, el Caribe y México son considerados como suelos ácidos. (CIMMYT, 1996).

Lo anterior hace necesario la búsqueda a través del mejoramiento genético de nuevos cultivares que no solamente toleren altas saturaciones de aluminio, sino que sean además eficientes en la toma y uso de los elementos que se encuentran en pocas cantidades en el suelo o que en muchos casos presentan altos niveles de fijación como es el caso del fósforo. Por este motivo el CIMMYT, ha iniciado un proyecto de investigación encaminado a evaluar el germoplasma tolerante a suelo ácido con respecto a la toma y uso eficiente del fósforo y conocer los

mecanismos involucrados en la herencia para hacer un uso más eficiente de las metodologías de mejoramiento con miras generar germoplasma muy eficiente en la toma y el uso del fósforo.

3. Objetivos

En esta parte de la investigación se plantearon los siguientes objetivos específicos:

1. Evaluar la variabilidad genética existente para la eficiencia en la absorción y uso del fósforo, en una población de líneas de maíz tolerantes a suelo ácido con diferentes grados de endogamia, generadas por el programa de maíz del CIMMYT para Suramérica.
2. Seleccionar líneas contrastantes para la absorción y respuesta bajo dos niveles de fósforo en suelos ácidos de la altillanura Colombiana, y
3. Evaluar el efecto del estrés de P en el desarrollo de la planta y de las características relacionadas con el rendimiento de grano bajo condiciones de suelo ácido.

4. Materiales y métodos

Esta fase de la investigación se desarrollo en dos etapas (experimentos) durante los ciclos 2002A y 2003A en los lotes experimentales del CIMMYT, en la Finca Lagos de Menegua, en cercanías a Puerto López, en el departamento del Meta. En ambos casos se tomaron suelos vírgenes, representativos de la altillanura colombiana (Cuadro 1.5), los cuales fueron corregidos a un nivel de saturación del 55% de Al, con dos niveles de P (4 y 16 ppm).

4.1 Material genético

El primer experimento se inició con la evaluación en campo de una población de 457 líneas endogámicas a un nivel de S_4 y S_5 . Estas líneas fueron seleccionadas bajo condiciones de altas saturaciones de aluminio (55% y 65%), en Villavicencio y Puerto López (Meta); y por la respuesta a diferentes estreses bióticos como la tolerancia a cogollero y phaeosphaeria en Granada (Meta, con suelo ácido) y Caicedonia (Valle del Cauca, suelo normal). En el cuadro 1.6, se muestran los orígenes y respuesta a caracteres de selección de las 457 líneas a evaluadas.

Cuadro 1.5. Características químicas de un lote típico de la altillanura Colombiana.

Propiedad	Cantidad
PH	< 4.5
Materia Organica (%)	< 2.7
Saturación de Al (%)	98
P (ppm)	< 1.65
Ca (meq/100gr suelo)	0.08
Mg (meq/100gr suelo)	0.03
K (meq/100gr suelo)	0.04
Zn (meq/100gr suelo)	0.29
Mn (meq/100gr suelo)	0.81
Fe (meq/100gr suelo)	14.19

De la población inicial (457 líneas) se seleccionaron durante el ciclo 2002A 78 líneas con diferentes respuestas a la absorción y utilización de fósforo. Estas líneas fueron sembradas por segunda vez (segundo experimento), durante el ciclo 2003A, bajo condiciones de estrés de Al y P, en donde finalmente se seleccionaron 36 líneas no emparentadas que presentan una respuesta contrastante a bajo fósforo, teniendo en cuenta los criterios de eficiencia y respuesta en la toma de fósforo. De las 36 líneas seleccionadas, se tomaron seis líneas eficientes y seis ineficientes en la toma y uso de P, para continuar con el segundo objetivo de la investigación.

Cuadro 1.6. Genotipos, resistencia y origen de 457 líneas avanzadas de maíz tropical del CIMMYT

Genotipos	Origen	Carácter	Nivel de Endogamia	# Entradas	Familias S3/S5
Caracteres especiales	Colombia	Al, Acame	S4	22	22
Lin Am Res Insectos	Colombia	Al, Cogollero	S4	6	2
Lineas Sn Am Res Insectos	Mexico	Al, Cogollero	S4	34	14
Pob Phaeosphaeria	Colombia	Al, Phaeosphaeria	S4	49	18
Pob SA SRR-C0	Colombia	Al	S4	12	7
Pob SR Tol a Insectos	Colombia	Al, Cogollero	S4	109	46
Reciclaje (CLA27xCML357)	Colombia	Al, Precocidad	S4	110	42
Spodoptera Grupo A	Argentina	Al, Cogollero	S4	13	6
Caracteres especiales	Colombia	Al	S5	46	46
Pob SA SRR-C0	Colombia	Al	S5	45	27
Reciclaje SSA496A	Colombia	Al	S5	11	3
Total				457	233

Las líneas fueron mantenidas y aumentadas en los campos del CIMMYT, en el CIAT, Cali, (Departamento del Valle del Cauca), donde los suelos no presentan ningún estrés edáfico (Cuadro 1.7). El aumento de las líneas se hizo a través de autofecundaciones de las familias

seleccionadas. De cada una de las familias se sembraron cinco surcos de 5 m, haciéndose selección en contra de las plantas atípicas antes y durante la floración. Las mazorcas fueron seleccionadas con base en el aspecto y la sanidad. El total de mazorcas seleccionadas se desgranó en una mezcla balanceada para representar genéticamente a la línea.

4.2 Manejo agronómico y selección transversal para los dos experimentos

Para los dos experimentos conducidos durante el 2002A y 2003A el manejo agronómico y los criterios de selección fueron similares, los cuales se describen como un manejo transversal para estos dos experimentos.

4.2.1 Criterio de selección y concepto de eficiencia en toma y uso de P

Línea eficiencia: Se considera una línea eficiente, a aquella que presenta una media por encima de la media general en un suelo con bajo fósforo

Línea que responde: se considera que una línea responde a la aplicación de fósforo, cuando presenta una respuesta relativa por encima de la media de las respuestas relativas bajo dos niveles de fósforo. La respuesta relativa de un genotipo estará dada por la relación del rendimiento de grano en bajo y alto fósforo:

$$RY = \frac{Y_{HP}}{Y_{LP}}$$

En donde:

RY = rendimiento relativo de grano

Y_{HP} = rendimiento de grano en alto fósforo

Y_{LP} = rendimiento de grano en bajo fósforo.

De acuerdo a las anteriores definiciones, los genotipos evaluados se clasificaron en cuatro clases de acuerdo a la eficiencia en la toma de fósforo y a la respuesta que estos tengan cuando se hace una aplicación. Las cuatro clases son: (Figura 1.7)

1. Eficientes en la toma de P y responde a aplicaciones de P,
2. Eficientes en la toma de P y no responde a aplicaciones de P,
3. No eficientes en la toma de P y responden a aplicaciones de P, y
4. No eficientes en la toma de P y no responden a aplicaciones de P (Schaffert, et al., 2001).

Rendimiento en bajo P (t/ha) ó RY μ	Eficiente a P No Responde a P	Eficiente P Responde a P
	Ineficiente a P No responde a P	Rendimiento en alto P Ineficiente a P Responde a P μ

Figura 1.7. Clasificación de genotipos con base a la respuesta en toma y uso de fósforo.

4.3 Sitios de evaluación

La estación experimental Menegua está ubicada en las cercanías de Puerto López (Meta). Es una región típica y representativa de la altillanura Colombiana, con niveles de saturación de aluminio del 98% y niveles de P inferiores a 2 ppm, con una altura de 500 msnm y caracterizada por suelos de los ordenes oxisol y ultisol, con una precipitación media por encima de de los 3500 mm/año, distribuidos entre los meses de mayo a octubre, temperatura media de 30 °C y una alta humedad relativa (mayor a 80%).

Tanto el primer como el segundo experimento fueron sembrados en lotes vírgenes y típicos de la altillanura Colombina. Las siembras se realizaron en lotes de investigación del CIMMYT, en la estación experimental Lagos de Menegua (Puerto López, Meta). Para cada uno de los experimentos los suelos fueron corregido a través de una fertilización con cal dolomita hasta llevarlos a un nivel de 55% de saturación de Al. En cada ambiente de evaluación se manejaron dos niveles de P, 4 y 15 ppm de fósforo. El nivel de P fue alcanzado con la adición de superfosfato triple (SFT). En el cuadro 1.7, se muestran el estado inicial de los lotes en donde se plantaron los dos experimentos en la Finca Lagos de Mengua, durante los ciclos 2002A y 2003A, respectivamente. Además se muestran las cantidades de SFT adicionado a cada uno de los lotes para alcanzar los niveles críticos de selección. Estos dos niveles fueron tomados con base en experiencias anteriores en la localidad de Villavicencio, (CIMMYT, 1995), ya que por debajo de 4 ppm, el maíz se ve fuertemente estresado y no desarrolla raíces que le permitan la

absorción y utilización del P. En 15 ppm, se tiene un nivel óptimo para el desarrollo de la planta y permite mostrar la respuesta potencial del genotipo a la fertilización fosforada.

Los lotes de los viveros para aumentar y mantener las líneas se hizo en la estación experimental del CIAT, en Palmira. Esta localidad se caracteriza por no presentar ningún estrés edáfico (Cuadro 1.7). El CIAT, está localizado en Palmira, Valle del Cauca, con una altura de 980 msnm, precipitación anual de 1200 mm y una humedad relativa moderada.

Cuadro 1.7. Características edáficas de la estación experimental Menegua. Puerto López (Meta)



4.4 Manejo agronómico

Una vez encalado el lote, se hizo una preparación convencional, con un pase de cincel vertical se hicieron los surcos espaciados a 80 cm. La siembra se hizo manual, colocando la semilla a 5 cm de profundidad en la parte superior del surco.

La fertilización nitrogenada (N) se hizo con la aplicación de Urea y se colocaron 250 Kg*ha^{-1} tanto el experimento 1 (2002A) y el experimento 2 (2003A). El potasio (K), fue puesto en forma de cloruro de potasio (KCl) y se adicionaron 44 y 22 Kg*ha^{-1} para Mengua 2002A en el lote para alto y bajo P, respectivamente. Durante el 2003A se adicionaron 219 Kg*ha^{-1} de KCl tanto en alto y bajo P. La fertilización fosforada se hizo con la adición de SFT. En el primer experimento se adicionaron 414 y 40 Kg*ha^{-1} al lote de alto y bajo P, respectivamente. Para el segundo experimento se adicionaron 687 y 139 Kg*ha^{-1} de SFT para el lote de alto y bajo P, respectivamente. El zinc (Z), fue puesto en forma de sulfato de zinc (SO_4Zn) y se adicionaron 33 y 38 Kg ha^{-1} para el experimento 1 y 2, respectivamente (Cuadro 1.7). La fertilización con cal dolomita fue realizada entre uno y dos meses antes de la siembra y se adiciono 500 Kg*ha^{-1} para el lote de alto P en el experimento 1 y 1.5 Kg*ha^{-1} para el lote del experimento 2. La forma de aplicación del fertilizante se hizo de acuerdo al plan de fertilización parra todos los ensayos conducidos por el CIMMYT, en la altillanura y consistió en la adición total del SFT, el 50% de KCl, una tercera parte de la urea y todo el sulfato de zinc durante la siembra. A los 35 días después de la siembra se le hizo la segunda aplicación en donde se coloco lo restante de la urea y el 50% del KCl. La primera aplicación del fertilizante se hizo mecánicamente, y la segunda se hizo manual, aplicado el fertilizante en banda y tapado para disminuir las pérdidas por evaporación y lixiviación.

Para el control de malezas de los ensayos se hizo una aplicación de atrazina y dual en preemergencia, en dosis de 1.5 Kg*ha^{-1} y 1.5 l*ha^{-1} , respectivamente. Una vez emergido el cultivo el control se hizo manualmente y se realizaron dos limpiezas durante su desarrollo. En el control de los insectos se utilizó Clorpirifos al momento de la siembra y se hicieron cuatro aplicaciones posteriores entre la emergencia y la floración.

4.5 Caracteres evaluados

4.5.1 Parámetros tempranos de selección

Fueron usados como criterios tempranos de selección parámetros fisiológicos, que fueron evaluados al momento en que cada familia estaba en el 50 % de la floración masculina (Chloupeck, 1972, Citado por Welcker, 2000). Entre los criterios usados están:

4.5.1.1 Masa o volumen radical

La medición se realizó con un capacitómetro, el cual mide el nivel de conductividad eléctrica que circula a través de la raíz, según lo propuesto por Beem et al. (1998). Se espera que plantas que presenten una alta conductancia tengan asociado alta masa de raíces y por ende mayor capacidad de absorción de P y una mejor respuesta a ambientes con alta saturación de aluminio (Welcker, 2000). La medición se hizo en unidades de nano faradios (nF). Las mediciones de masa radical se tomaron en 3 plantas escogidas al azar dentro de cada familia de líneas y posteriormente correlacionadas con el rendimiento y sus componentes.

4.5.1.2 El área foliar

Se tomó según lo propuso Fakorede et al. (1976). Es un método no destructivo, realizado durante la floración masculina, se tomó sobre la hoja de la mazorca, en donde se midió la longitud y ancho máximo y se ajustó por el número de hojas, por un factor de ajuste de área de la hoja de 0.75 y una constante que corresponde al coeficiente de regresión entre el área total de la planta y el área de la hoja de la mazorca. El área foliar de la planta estuvo dada por la ecuación:

$$AF = 9.39 \times 0.75 \times L_{MAX} \times A_{MAX}$$

Donde:

AF = área foliar,

0.75 = Factor de ajuste para el área de la hoja de la mazorca,

9.39 = Coeficiente de regresión entre área total y área de la hoja de la mazorca,

L_{MAX} y A_{MAX} = Longitud y ancho máximo de la hoja de la mazorca

4.5.1.3 Contenido de P en la hoja de la mazorca

La cuantificación de este parámetro se realizó a los 65 días después de la siembra cuando las plantas estaban en el 50% de la floración masculina. Se tomó la hoja de la mazorca de tres plantas por cada una de las generaciones que componen la familia. Las hojas fueron lavadas con agua destilada por dos ocasiones, secadas en un horno a una temperatura de 70 °C durante 72 horas, posteriormente se molieron y envió al laboratorio para estimar el porcentaje de fósforo total por la metodología propuesta por Salinas y García, (1985).

4.5.2 Variables agronómicas, rendimiento y sus componentes

Las variables agronómicas fueron evaluadas entre los 90 y 120 días después de la siembra. Las variables relacionadas con el rendimiento se tomaron al momento de la cosecha.

4.5.2.1 Rendimiento de grano seco (t/ha)

Se tomo al momento de la cosecha y se peso la totalidad de las mazorcas de cada una de las familias evaluadas. En el rendimiento total de la parcela se tomo el peso de todas las mazorcas y se extrapolo a t/ha, usando la siguiente fórmula:

$$(t / ha) = \frac{10Pc * Id}{Area} * \frac{(100 - Hum)}{85},$$

Donde:

t/ha = peso de grano seco al 15 % de Humedad en t/ha

Pc = peso de grano por parcela en Kg.

Id = índice de desgrane por parcela

Hum = porcentaje de humedad en campo

Área = referida a la parcela cosechada.

4.5.2.2 Características relacionadas con la precocidad de la planta

Floración femenina (días): se tomó como el número de días transcurridos desde el momento de la siembra hasta la aparición de los estigmas en el 50% de las plantas que conforman la parcela o unidad de experimental.

Floración masculina (días): se tomó como el número de días transcurridos desde el momento de la siembra hasta que el 50% de las plantas espigadas empieza la emisión del polen.

Humedad del grano (%): se evaluó al momento de la cosecha y se midió con un determinador de humedad a una muestra representativa de todas las mazorcas de la parcela.

ASI (días): se tomó como la diferencia entre los días a floración masculina y femenina.

4.5.2.3 Características relacionadas con el crecimiento de la planta

Estas características fueron tomadas entre los 100 y 110 días después de la siembra.

Altura de la planta (cm): se tomó como la distancia desde la parte basal de la planta hasta el punto de inserción de la espiga.

Altura de la mazorca superior (cm): se tomó como la distancia de la parte basal de la planta hasta el punto de inserción de la mazorca superior.

Acame de tallo (%): se tomó en términos porcentuales la relación entre el número de plantas con acame de tallo con respecto al número total de plantas de la parcela o unidad experimental. El acame de tallo ocurre cuando la planta se quiebra entre la parte basal y la mazorca superior.

Acame de raíz (%): se tomó en términos porcentuales la relación entre el número de plantas con acame de raíz con respecto al número total de plantas de la parcela o unidad experimental. El acame de raíz ocurre cuando la planta muestra una inclinación con respecto al suelo inferior a 30 grados

4.5.2.4 Características relacionadas con el aspecto de la planta y la mazorca

El aspecto de la planta se evaluó a los 110 días después de la siembra y el de la mazorca se tomó durante la cosecha (120 días después de la siembra).

Aspecto de la planta (Escala: 1-5): se tomó como el conjunto de caracteres asociados a la planta como son altura de planta y de mazorcas homogéneas, buen llenado de la mazorca, que no presente ninguna o muy poca enfermedad foliar, buena cobertura, entre otras. Evaluación a los 110 días después de la siembra. Para la calificación se usó una escala de 1 a 5, en donde 1 corresponde a una familia con buen aspecto y buen potencial de rendimiento y 5 fue una familia que no se ve deseable y presenta bajo potencial de rendimiento.

Aspecto de la mazorca (Escala: 1-5): se tomó como el conjunto de caracteres relacionados con el aspecto y la sanidad de la mazorca, entre ellos el número de mazorcas sanas, forma y llenado de la mazorca, homogeneidad en las hileras de granos, número de hileras por mazorca, sanidad del grano, entre otras. La evaluación de este carácter se tomó al momento de la cosecha y se usó una calificación al total de las mazorcas cosechadas de la parcela o unidad experimental.

Cobertura de la mazorca (%): se tomó en porcentaje, el número de mazorcas con punta descubierta sobre el total de plantas de la parcela o unidad experimental. La evaluación se hizo a los 90 días después de la siembra.

Pudrición de la mazorca (%): se tomó como porcentaje, el número de mazorcas con algún grado de pudrición sobre el total de las mazorcas de la familia. La evaluación se hizo al momento de la cosecha.

Textura del grano (escala: 1-5): se tomó la dureza del grano como la moda de la totalidad de las mazorcas, donde 1 corresponde a un grano cristalino y 5 a un grano dentado. La evaluación se hizo al momento de la cosecha.

4.5.2.5 Características relacionadas con la sanidad de planta y mazorca

Enfermedades (escala: 1-5): se evaluó la incidencia y la severidad de las enfermedades prevalentes en la región. La evaluación se hizo a los 90 días después de la siembra. La infección por enfermedades foliares y de la mazorca se registraron en una escala de 1 a 5, donde 1 indica la ausencia de la enfermedad y 5, una infección muy severa. Se registró la calificación en números enteros o con una media unidad.

4.6 Diseño experimental y parámetros a evaluar

Para el primer experimento, la población conformada por las 457 líneas endogámicas y los dos testigos fueron sembrados en un diseño de bloques aumentados (Federer y Raghavarao 1975 y Federer et al. 2001), en dos localidades con 4 y 15 ppm de fósforo, la parcela útil estuvo formada por un surco de 2.5 m lineales y una densidad de 75.000 plantas*ha⁻¹. Los datos fueron analizados por el modelo matemático asociado a un diseño de bloques aumentado y al modelo asociado a un diseño espacial (Gilmour et al. 2001; Bargeño et al. 2000). Para la separación de medias se usó el estadístico de LSD, con una probabilidad del 5%. Se hicieron las correlaciones simples de Person (SAS, 1998) entre las variables rendimiento de grano, componentes de rendimiento y los parámetros tempranos.

En el experimento 2, las 78 líneas seleccionadas en el primer experimento, se colocaron en campo en un diseño de alpha latice (0,1), con 3 repeticiones. La parcela útil fue de un surco de 5 metros y una densidad de 5 plantas por metro lineal para un total de 75 mil plantas ha⁻¹. El experimento fue sembrado en dos ambientes con 4 y 15 ppm de P, uno a continuación del otro. Los datos fueron analizados por el modelo matemático asociado a un diseño de alpha latice y a un diseño espacial (Gilmour et al. 2001; Bargeño et al. 2000). Para la separación de medias se uso el estadístico de LSD, con una probabilidad del 5%. Se hicieron las correlaciones simples de Person (SAS, 1998) entre las variables rendimiento de grano, componentes de rendimiento y los parámetros tempranos.

4.7 Análisis estadístico

4.7.1 Análisis de varianza

Experimento 1.

Se usó un modelo de bloques aumentados y se hizo un análisis de varianza de acuerdo al modelo propuesto por Bargeño y Crossa, (2000) y adicionalmente se analizo a través de un modelo espacial (Cadena et al. 2000).

El modelo matemático utilizado para bloques aumentados fue el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + c + \beta_i + f_j + \varepsilon_{ij}$$

En donde:

- Y_{ij} = promedio del tratamiento i en el bloque j
- μ = media general del experimento
- f_i = efecto del tratamiento i (i= 1,2,3)
- β_j = efecto del bloque j (j = 1,2,3)
- ε_{ij} = error experimental asociado a parcela i dentro del bloque j
- c = efecto del testigo (Bargeño y Crossa, 2000).

El modelo matemático para el análisis espacial fue:

$$Y_{ij} = \mu + f_j + \omega + \psi + \varepsilon_{ij}$$

En donde:

- Y_{ij} = promedio del tratamiento i en el bloque j

- μ = media general del experimento
- f_i = efecto del tratamiento i (i= 1,2,3), con efectos fijos
- ω_j = efecto global o tendencias polinomiales y otros efectos espaciales fijos que ayudan a remover la variación sistemática
- \square_{ij} = error experimental asociado a parcela i dentro del bloque j
- Ψ = efecto del diseño, tiene efectos aleatorios

El análisis de varianza asociado al modelo matemático se muestra a en el Cuadro 1.8.

Cuadro 1.8. Análisis de varianza para el modelo de bloques aumentados

Fuente de variacion	gl	Cuadrados medios	F
Bloques (r)	r-1	CMr	CMr/CME
Familia(Testigos)	(f-1)t	CMg(f)	CMg(f)/CME
Error		CME	

Experimento 2

Se usó un modelo de alpha latice en donde el modelo matemático es:

$$Y_{ijk} = \mu + r_j + \beta_{ij} + \tau_i + e_{ijk}$$

En donde:

- Y_{ij} = promedio del tratamiento i en la repetición j
- μ = media general del experimento
- t_i = efecto del tratamiento o familia i (i= 1,2,3)
- r_j = efecto de la repetición j (j = 1,2,3)
- β_{ij} = efecto del error intrabloque
- e_{ijk} = Error experimental a nivel de una parcela simple.

El análisis de varianza asociado al modelo matemático de bloques incompletos se muestra a en el Cuadro 1.9.

4.7.2 Comparación de medias

En el análisis o comparación de medias, solo se usó aquellas variables en las cuales el análisis de varianza mostró diferencias significativas entre generaciones. Para la comparación de medias

se usó el estadístico de LSD, cuyo comparador se obtuvo mediante el uso de la siguiente fórmula:

$$LSD = t_{(\alpha,0.05)} \sqrt{\frac{2 * CMerror}{r}}$$

Donde:

LSD = diferencia mínima significativa

CMerror = cuadrado medio del error

$t_{(\alpha,0.05)}$ = valor de probabilidad de t, a un nivel de significancia del 5%

r = número de repeticiones o número de datos que dieron origen a la media.

Cuadro 1.9. Análisis de varianza para el modelo de bloques incompleto (alpha latice 0,1)

Fuente de variacion	gl	Cuadrados medios	F	
Repeticiones (r)	r-1	2	CMr	CMr/CME
Error Intrabloque	r(b-1)	15	Cmib	
Familias (f)	f-1	77	CMf	CMf/CME
Error			CME	

5. Resultados y discusión

5.1 Experimento 1

5.1.1 Análisis de varianza

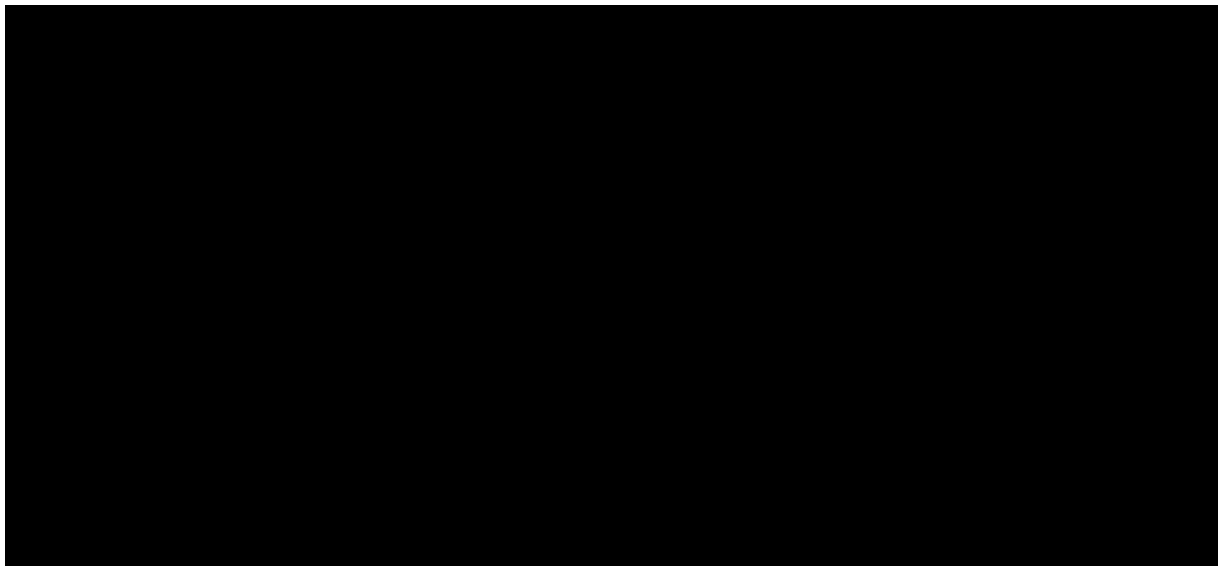
5.1.1.1 Modelo de bloques aumentados

El análisis de varianza por localidad (alto y bajo P) para las variables rendimiento y sus componentes se muestran en el Cuadro 10. Para el ambiente bajo P se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas para la fuente de variación entradas para los caracteres rendimiento, días a floración, ASI, altura de la planta y contenido de P total. Los coeficientes de variación de días a floración, altura de la planta, aspecto de la mazorca y masa radical fueron bajos (2.9, 10.9, 3.3 y 28.5%, respectivamente), mientras que rendimiento, ASI, P total y área foliar, mostraron coeficientes de variación por encima del 30%. En el ambiente de alto P, fue similar al anterior encontrándose diferencias estadísticas altamente significativas para los caracteres días a floración, ASI, aspecto de la mazorca y P total. Los coeficientes de variación

fueron relativamente bajos para todos los caracteres con excepción del la característica ASI. Rendimiento y altura de la planta mostraron diferencias estadísticas significativa, con un coeficiente de variación del 60% para el caso del rendimiento y de 11% par la altura de la planta. La masa radical y área foliar no mostraron diferencias estadísticas significativas. Esta variación observada, está sugiriendo que el ambiente está ejerciendo un papel determinante en la expresión de los genotipos en la toma y el uso del P, lo cual puede ser explicado como la respuesta diferencial de los genotipos al estrés causado por los niveles de P.

A pesar que los coeficientes de variación para el rendimiento, masa radical, contenido de P total y área foliar, fueron muy elevados, además de darnos información sobre la posible variación no controlada a nivel de campo, también puede ser entendida como la variación mostrada por los genotipos bajo evaluación cuando estos son sometidos a estreses fuertes, y por lo tanto dicha variación debe ser entendida como la variación genética existente para la toma y uso de P, encerrada en la población bajo estudio. Para quitar la posible variación asociada a errores sistemáticos en los lotes de evaluación y gradientes de fertilización se realizó un análisis espacial por la metodología del residuo de máxima verosimilitud (ASRML).

Cuadro 1.10. Cuadrados medios para rendimiento (t/ha), días a floración (días), ASI, (días), altura de planta (cm), masa radical (nano faradios, nF), contenido de P total (%) y área foliar (cm), evaluados en dos ambientes con 4 y 15 ppm de P



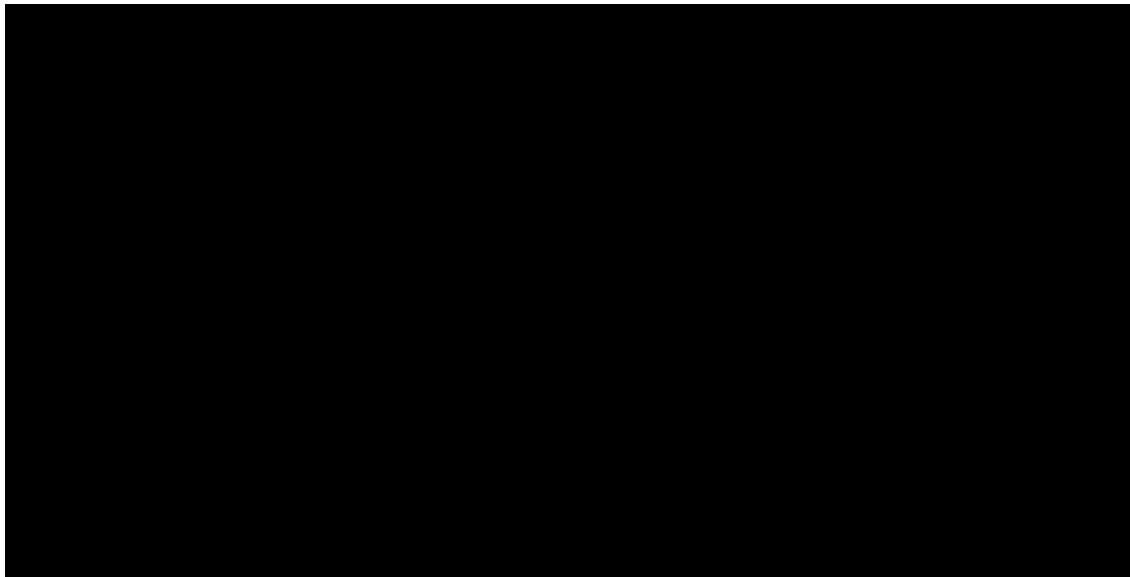
5.1.1.2 Modelo espacial

Las Figuras 1.8 y 1.9, muestran las distribuciones que presentan las medias, dependiendo de la metodología usada para hacer el análisis. El análisis espacial (ASREML) (Cuadro 1.11) mostró

en la evaluación de bajo P, que el modelo de mejor ajuste incluye la componente entradas y efecto de bloque posicional (Figura 1.10), en donde el Log del residuo fue de -226.785 , con una varianza de 0.884 y 449 grados libres. Las diferencias entre las entradas fueron estadísticamente significativas, encontrándose un mayor incremento en la precisión de las medias estimadas. El análisis de bloques aumentados hace una corrección con base en los dos testigos incluidos en el ensayo, pero no tiene en cuentas las variaciones sistemáticas o resultantes de las diferentes prácticas agronómicas como es el caso de la fertilización o la distribución de las aguas de lluvias en el lote, esto da como resultado que el ajuste no siga una distribución casi normal, además debe observarse que en esta distribución hay una fuerte acumulación de genotipos con rendimientos inferiores a una tonelada lo cual puede ser explicado por la fuerte influencia del estrés de bajo P.

En el análisis espacial se ha removido del modelo el efecto de bloques y se le hizo un ajuste de auto regresión por columnas y filas, dando por consiguiente medias que se distribuyen más normalmente (Figura 1.9 y 1.10). El modelo autoregresivo ha eliminado todas las posibles variaciones sistemáticas, las producidas por las diferentes prácticas agronómicas y la fuerte variabilidad del suelo que es inducida por las altas saturaciones de aluminio y bajos niveles de P (Figura 1.11).

Cuadro 1.11. Análisis de varianza para el carácter rendimiento, evaluado en un suelo con 4 ppm de P, usando la metodología ASREML



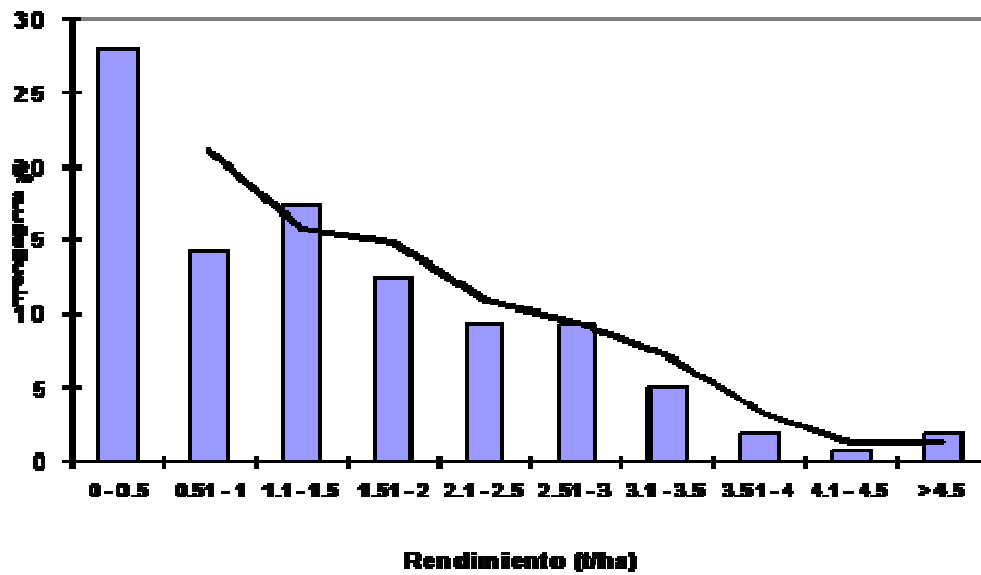


Figura 1.8. Distribución de rendimiento (t/ha) ajustado, evaluado en bajo P (4 ppm), usando un modelo de bloques aumentados

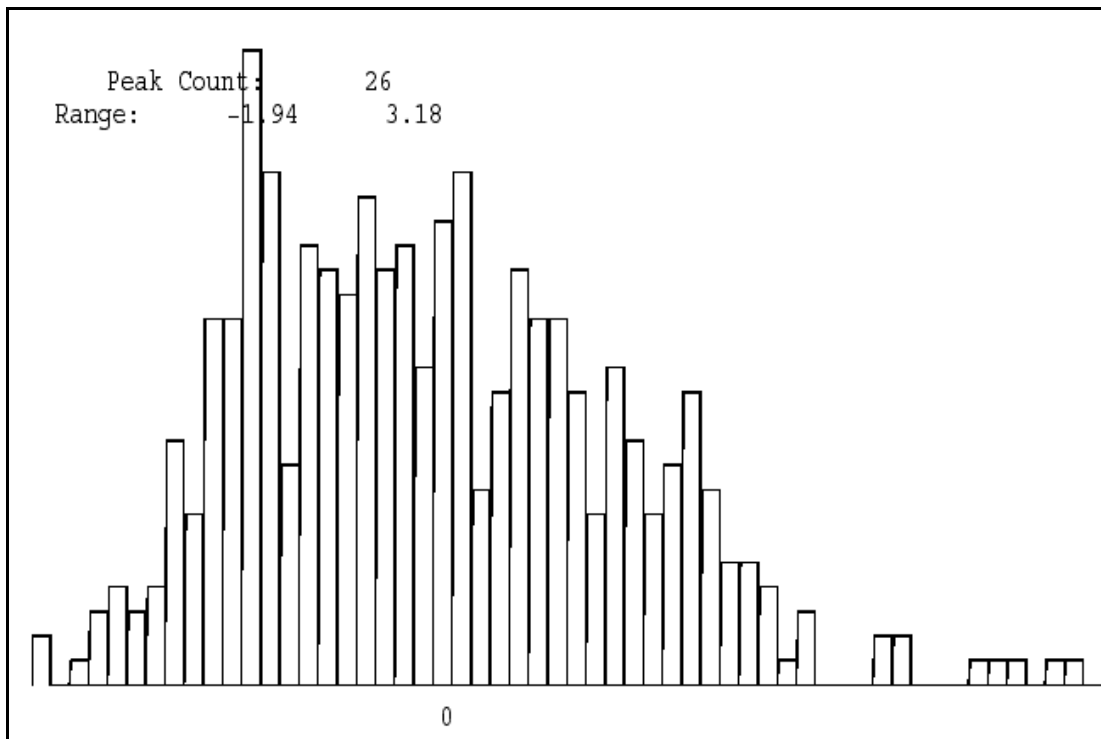


Figura 1.9. Distribución de rendimiento (t/ha) ajustado, evaluado en bajo P (4 ppm), usando un modelo espacial (ASREML)

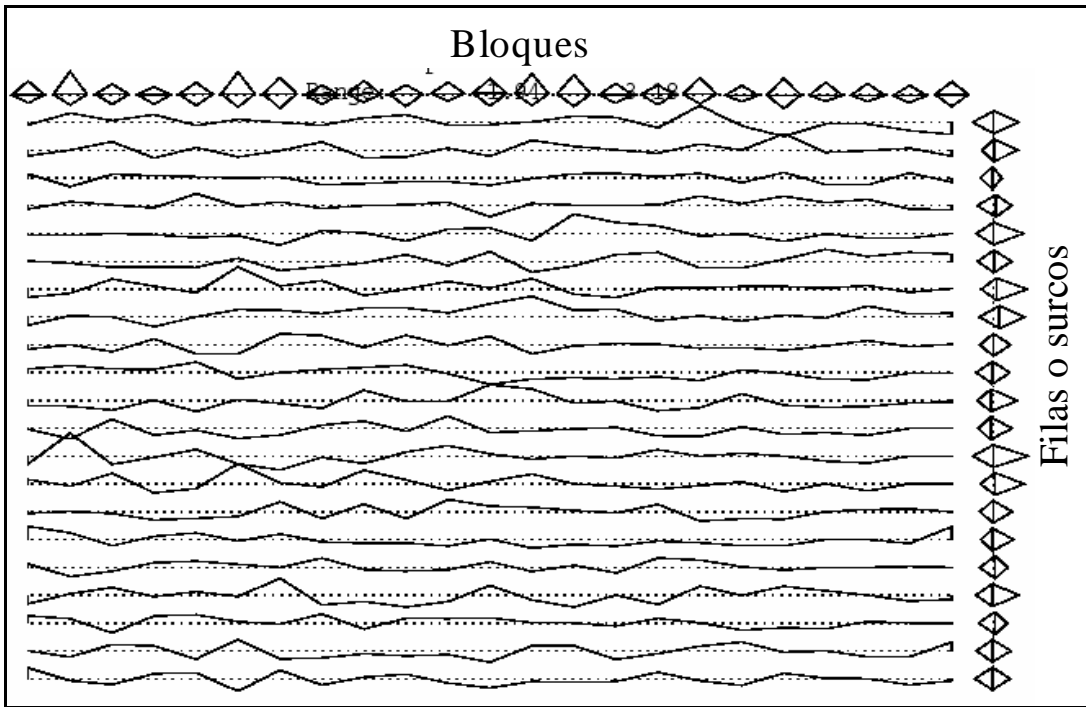


Figura 1.10. Distribución de los residuos de bloque y columnas, evaluados en bajo P por la metodología de ASREML

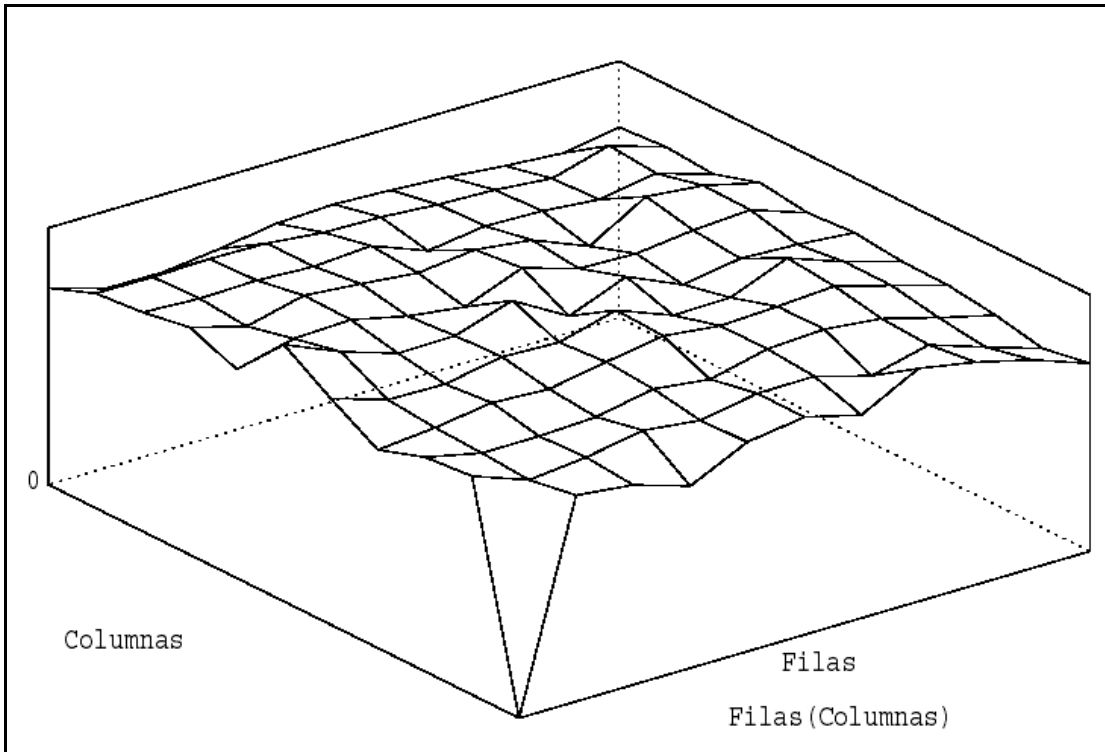
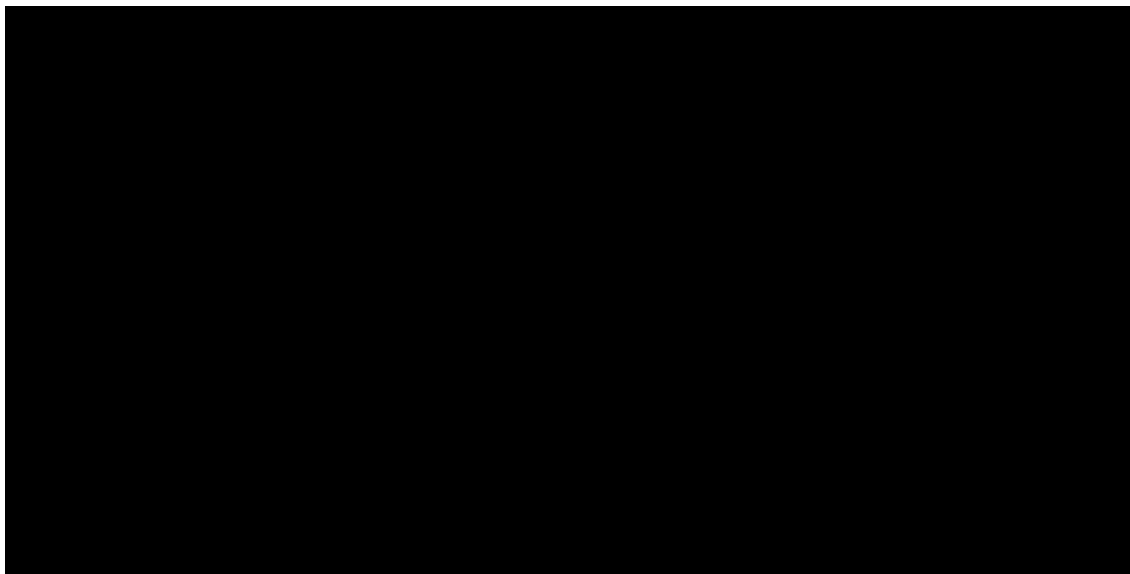


Figura 1.11. Variograma de residuales para bloques y columna, evaluado en bajo P por la metodología de ASREML

Para el ambiente de alto P (Cuadro 1.12), el mejor modelo de ajuste está comprendido por la fuente de variación de entradas, tanto las columnas como las filas no tienen un efecto significativo en la expresión del carácter, aunque las columnas mostraron tener un valor relativo más alto sobre la expresión del genotipo en un ambiente con poco estrés de P. El modelo de mejor ajuste mostró un logaritmo de los residuales de -235.516 con una variación de 1.0. Se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas entre los genotipos y los testigos. En las Figuras 1.12 y 1.13 se observa la distribución de las medias ajustadas para un diseño de bloques aumentadas y para el análisis espacial, se puede observar que en los dos casos muestran una distribución que tiende a ser normal, con una fuerte tendencia de presentar un porcentaje alto de individuos con rendimientos inferiores a 2.5 t/ha, esta distribución puede ser debida que los genotipos posiblemente están menos sometidos a estrés de P y pueden mostrar su respuesta a P.

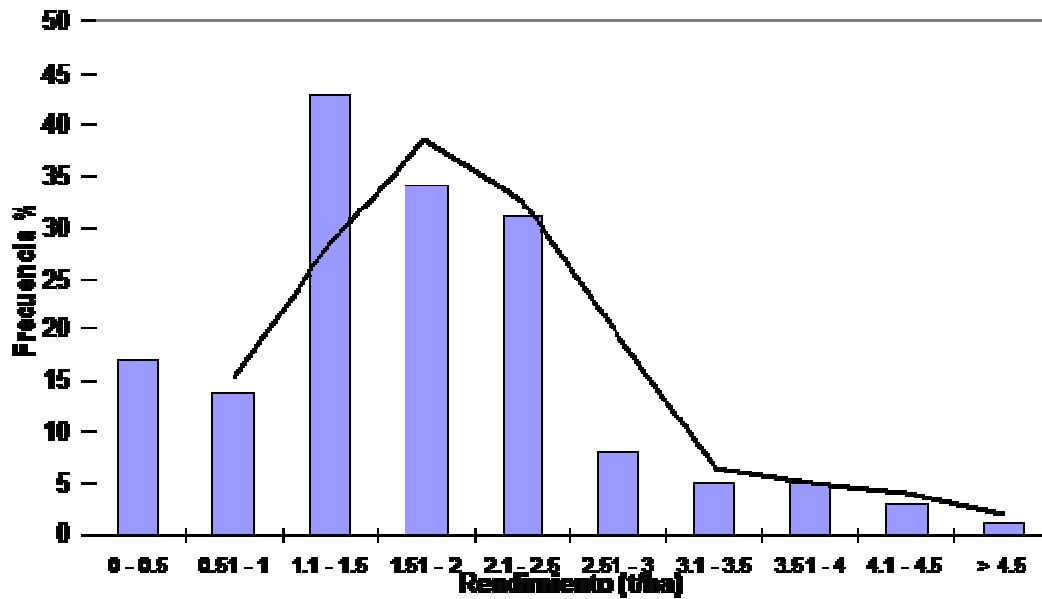
Cuadro 1.12. Análisis de varianza para el carácter rendimiento, evaluado en un suelo con 15 ppm de P, usando la metodología ASREML



La Figura 1.14 muestra la distribución de los residuales tanto en las columnas como en los bloques, se observa que en general los residuales son muy cercanos a cero en casi todos los surcos (distribución vertical), con excepción del surco 1 en donde se presentan algunos picos de variación no estacionaria. En general para todos los surcos o filas se observan picos no pronunciados, los cuales son los testigos que han quedado sobre dicho surco. La variación de los residuales a lo largo de las columnas tiende a ser más uniforme. Esto nos sugiere que las filas o surcos juegan un papel más importante en la variación que las columnas.

En la Figura 1.15 se muestra el variograma de los residuales a través del campo en donde estuvo sembrado el ensayo, se observa nuevamente un efecto marcado de la columna (bloque)

1, debido al efecto ejercidos por los surcos. El resto del variograma muestra que la variación no estacionaria está siendo controlada por el modelo.



Figur

a 1.12. Distribución de rendimiento (t/ha) ajustado, evaluado en alto P (15 ppm), usando un modelo de bloques aumentados

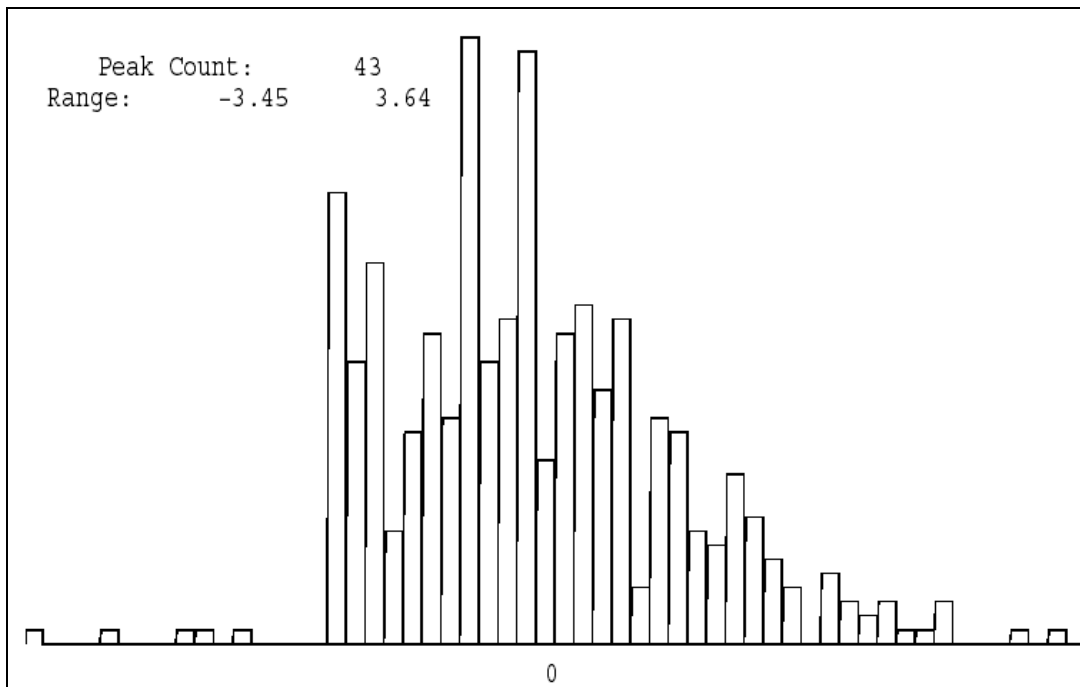


Figura 1.13. Distribución de rendimiento (t/ha) ajustado, evaluado en alto P (15 ppm), usando un modelo espacial (ASREML)

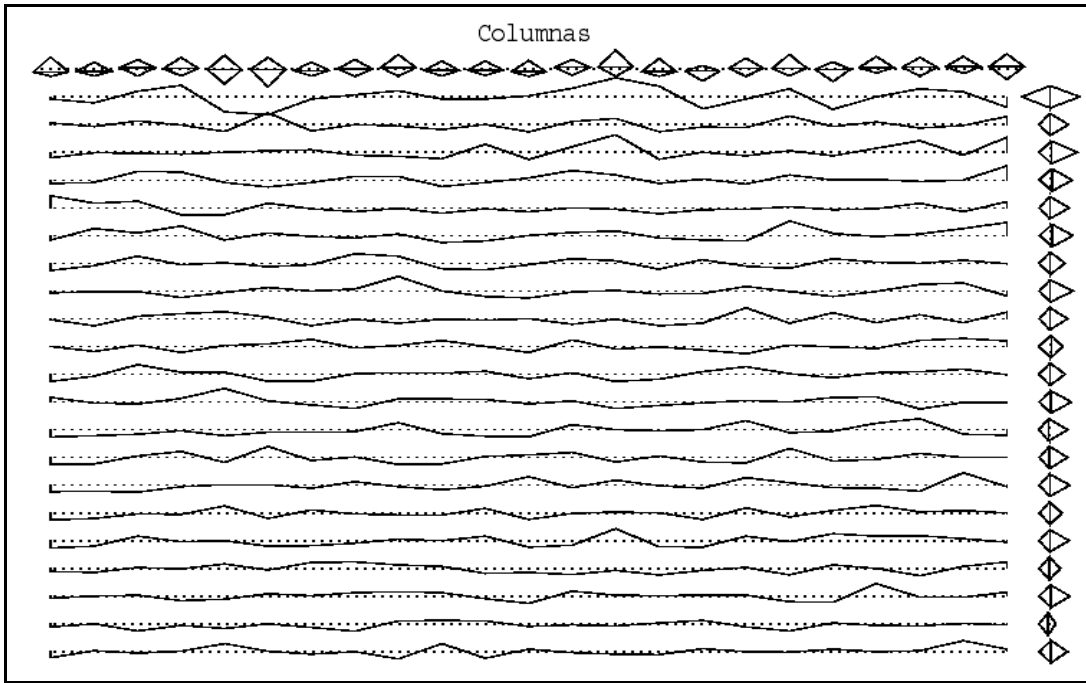


Figura 1.14. Distribución de los residuos de bloque y columnas, evaluados en alto P por la metodología de ASREML

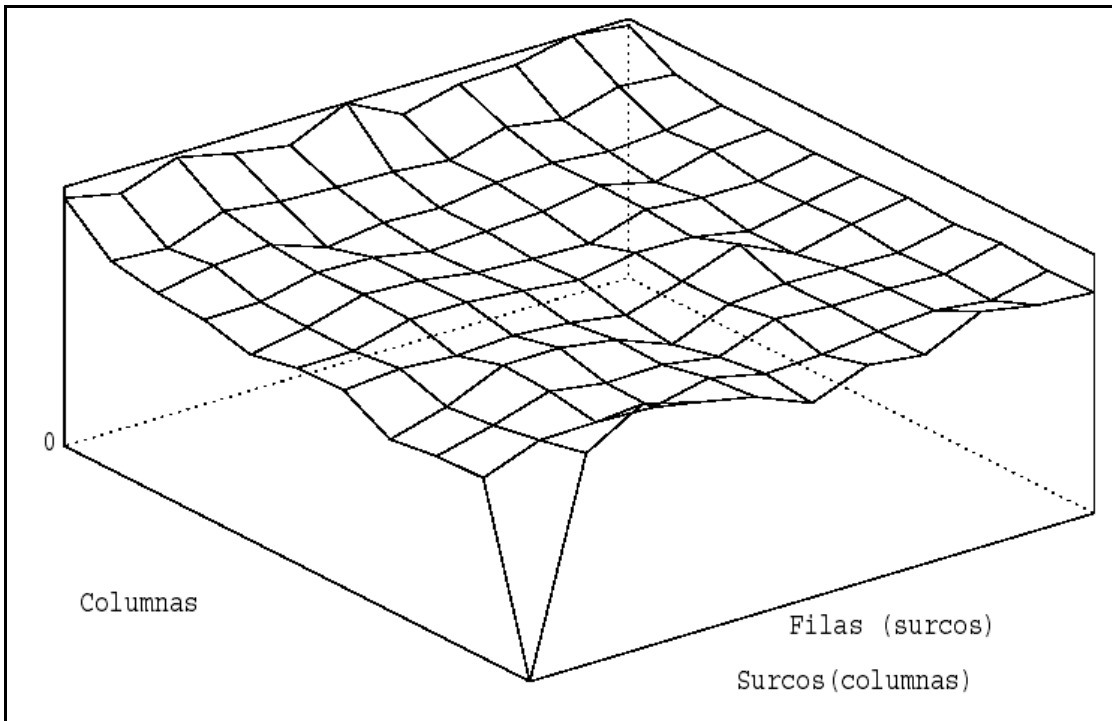


Figura 1.15. Variograma de residuales para bloques y columna, evaluado en alto P por la metodología de ASREML

5.1.2 Análisis de medias

Para el ambiente bajo P, se encontró que los genotipos mostraron una media de 1.42 t*ha^{-1} , con una variación entre 0.05 y 4.98 t*ha^{-1} y un error estándar de 1.12 t*ha^{-1} , mientras en el lote con 15 ppm de P, la variación para el carácter rendimiento mostró un rango entre 0.05 y 4.79 t*ha^{-1} , con una media de 1.69 t*ha^{-1} y un error estándar de 0.90 , lo cual está mostrando que el lote con alto P está siendo menos afectado por el estrés de P.

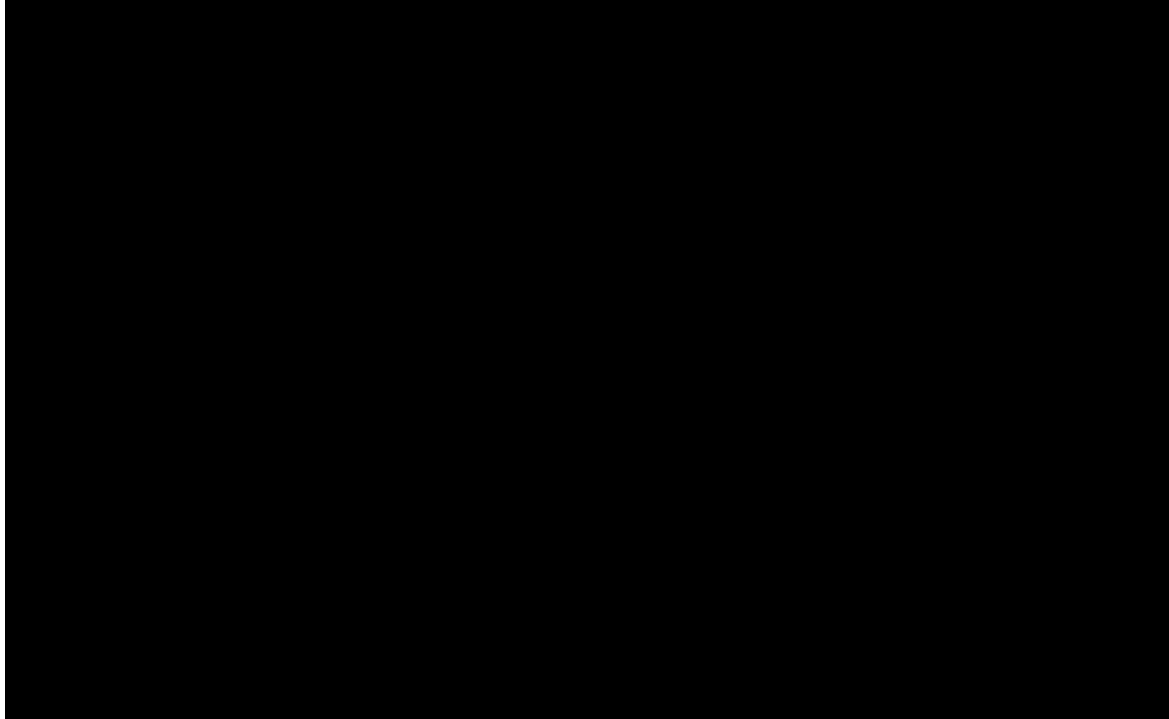
La floración se vio afectada por el estrés de P, la cual se corrió a 62 días contra 59 en el lote de alto P, debido que el P juega un papel importante durante el periodo de floración ocasionando que la planta demore su ciclo y por lo tanto la formación de estructuras reproductivas, estos resultados son similares a los mostrados por la literatura para trabajos realizados en ambientes bajo estrés de Al y P (Salazar et al. 1997; Welcker, 2000; Narro et al. 2000; Welcker et al 2005; Pandey et al. 2007). La variación para el carácter días a floración en bajo P fue de 54 a 74 días y para el lote con alto P de 52 a 69 días (Cuadro 1.10). El carácter ASI también se vio afectado por el estrés de bajo P, mostrando una media de 0.6 días en el lote con alto P y de 1.1 en el lote de bajo P, la variación observada de -2.0 a 5 días en el lote con alto P y de -3.0 a 10 días en el lote con bajo P, Esto está mostrando que el estrés por P causa una fuerte asincronización entre las floraciones masculina y femenina, ocasionando por lo tanto un efecto sobre la polinización y finalmente en la formación de grano y por ende en el rendimiento final de la planta. Resultados similares fueron publicados por Welcker et al. 2005 (Cuadro 1.13).

La altura de la mazorca también se ve afectada por el estrés de P, mostrando una media de 114 cm en bajo P, con un rango entre 55 y 170 cm y 127 cm en alto P con una variación entre 45 y 175 cm. El aspecto de la mazorca fue muy similar en los dos ambientes de evaluación, aunque la media fue ligeramente superior en bajo P con un menor al mostrado en alto P, lo cual puede ser ocasionado por el estrés de P, ya que las mazorcas no logran su desarrollo completo. La masa radical mostró una media de 20.4 nF con un rango de variación entre 3.3 a 50 nF en bajo P y una media de 41.6 nF en alto P, con una variación entre 6 y 79 nF , lo cual hace suponer que las plantas en lotes con no estrés de P pueden alcanzar un mayor desarrollo de la raíz y muy posiblemente tener una mayor capacidad de absorción del P, como puede ser visto para el carácter P total medido en la hoja de la mazorca, el cual alcanzó una de media de 0.27% en condiciones de estrés y de 0.31% en condiciones de no estrés.

El área foliar mostró una media de 2779 cm^2 en bajo P y de 3801 cm^2 en alto P. Esta disminución del área foliar puede ser explicada, ya que el estrés de P finalmente termina afectando de manera general el desarrollo de la planta, disminuyendo su altura y la longitud de

sus hojas, cual ha sido encontrado por otros investigadores como Schaffert et al. (1999); Welcker et al. (2005).

Cuadro 1.13. Valores máximos, mínimos, medias, desviación estándar para 6 caracteres evaluados a través de dos niveles de P.



En la Figura 1.16 y 1.17, se muestran 161 líneas de las 457 líneas evaluadas en los dos ensayos, las cuales fueron las que mostraron un comportamiento más consistente en cuanto a la expresión de los caracteres bajo estudio y que no presentaron problemas de densidad poblacional. En la Figura se han definido los cuatro cuadrantes, observándose que una gran proporción de las líneas se encuentran en los grupos 1 (eficiente en la absorción y responden a la aplicación de P) y 2 (ineficientes en la absorción de P y no responden a la fertilización con P) y una proporción menor en los grupos 3 (eficientes en la absorción pero no responden) y 4 (ineficientes en la absorción y responden a la aplicación de P). De este grupo finalmente se seleccionaron 91 líneas que mostraron ser las más contrastantes. Las 91 líneas seleccionadas son mostradas en el Cuadro 14, en donde son agrupadas con base en su procedencia y grados de endogamia. Del grupo 1 se seleccionaron 31 líneas, del grupo 2 se seleccionaron 30 líneas y de los grupos 3 y 4 se seleccionaron 16 y 14 líneas respectivamente. La selección de estas líneas fue con base en el rendimiento de grano, evaluado en los dos ambientes de alto y bajo P, también se estimó el rendimiento relativo de alto P sobre bajo P, dando resultados muy similares con coeficientes de determinación de 0.36 y 0.41, respectivamente (Figuras 1.18 y 1.19).

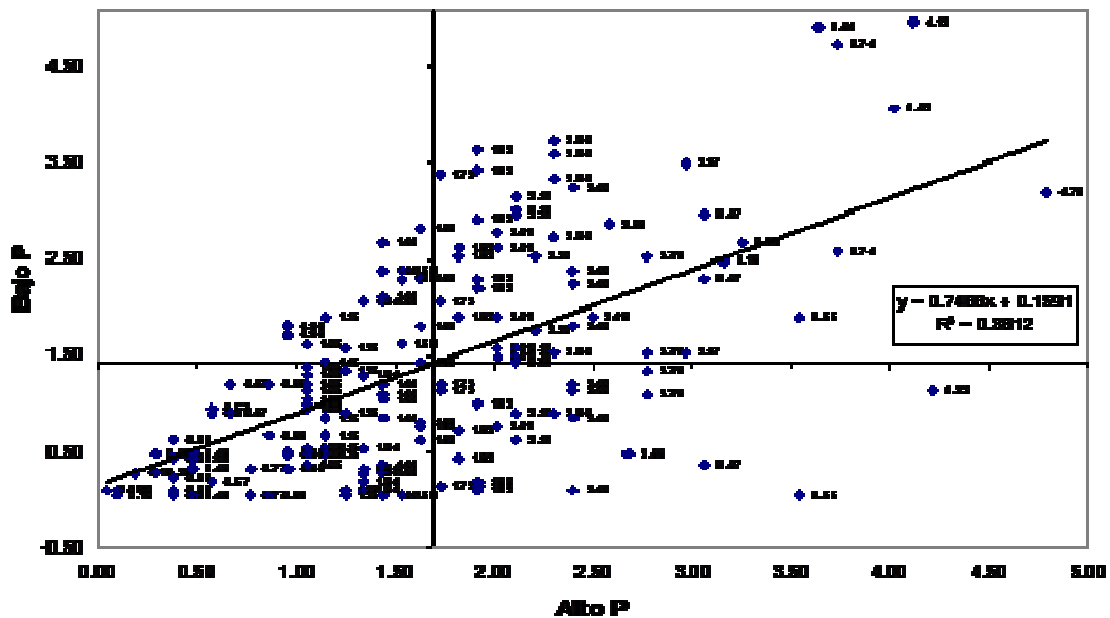


Figura 1.16. Dispersión de la variabilidad a bajo P vs alto P, con base en rendimiento ($t \cdot ha^{-1}$), evaluado en dos ambientes con diferentes niveles de P.

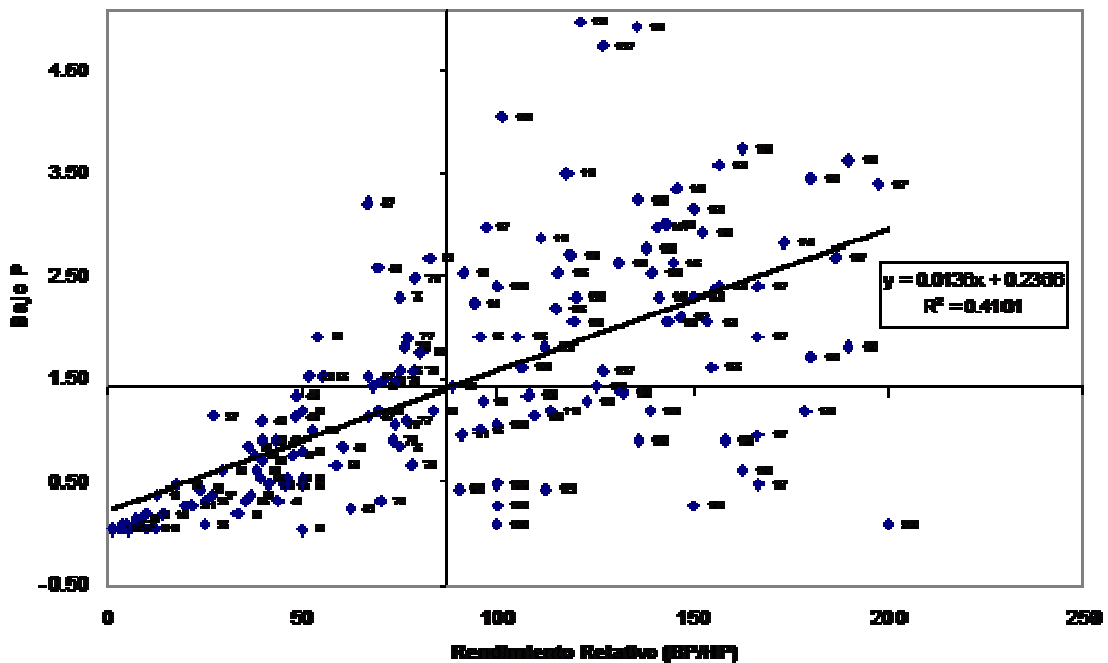


Figura 1.17. Dispersión de la variabilidad a bajo P vs alto P, con base en rendimiento en bajo P vs el rendimiento relativo (Alto P/Bajo P), evaluado en dos ambientes contrastantes.

Cuadro 1.14. Líneas seleccionadas con base en la absorción y uso de P, evaluado bajo dos niveles de P

Genotipos	Carácter	Nivel de Endogamia	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Total
Caracteres especiales	Al, Acame	S4	3	4	2	3	12
Lin Am Res Insectos	Al, Cogolloero	S4	--	--	1	--	1
Lineas Sn Am Res Insectos	Al, Cogolloero	S4	1	2	1	--	4
Pob Phaeosphaeria	Al, Phaeosphaeria	S4	3	4	5	1	13
Pob SA SRR-C0	Al	S4	--	--	--	--	--
Pob SR Tol a Insectos	Al, Cogolloero	S4	7	7	2	4	20
Reciclaje (CLA27xCML357)	Al, Precocidad	S4	11	7	1	5	24
Spodoptera Grupo A	Al, Cogolloero	S4	--	2	--	--	2
Caracteres especiales	Al	S5	--	--	--	--	--
Pob SA SRR-C0	Al	S5	5	2	4	1	12
Reciclaje SSA496A	Al	S5	1	2	--	--	3
Total			31	30	16	14	91

La variabilidad genética para la absorción y uso del P fue estimada principalmente por la respuesta en cuanto a rendimiento de grano seco de las líneas bajo dos ambientes contrastantes de P, en donde el ambiente de bajo P permitió encontrar líneas eficientes en la absorción de P y el ambiente de alto P, mostró las líneas que responden la aplicación de P. Las Figuras 1.18 y 1.19 muestran la variabilidad fenotípica existente bajo este supuesto. En la Figura 1.18, se muestra la variabilidad encontrada para las 91 líneas seleccionadas en el primer ciclo de evaluación y selección, se observó una amplia variación para la respuesta y uso de P.

Con base en el rendimiento de grano seco y el contenido de P total (%) evaluado en bajo P, los genotipos fueron sometidos a un estrés fuerte presentándose una discriminación de los genotipos por su respuesta en la toma y uso del P. Bajo este supuesto se encontraron los mismos cuatro grupos en donde el grupo 1, está conformado por los genotipos que son eficientes en absorber el P del suelo y lo usa eficientemente en la formación de grano, el segundo grupo está conformado por los genotipos que no son eficientes en la absorción de P y por lo tanto no son capaces de rendir, el tercer grupo está conformado por los genotipos que son eficientes en la absorción de P, pero que no son capaces de translocarlo al grano y el cuarto grupo está conformado por los genotipos que son ineficientes en la absorción de P, pero que son muy hábiles para usar el poco P tomado y translocarlo a grano (Figura 1.19).

En la Figura 1.19 se muestra la dispersión de los 91 genotipos seleccionados con base el contenido de P total (%) y el rendimiento de grano en bajo P, se observa que algunos de los genotipos cambian su respuesta en la toma y uso de P mostrados en la Figura 1.18. El grupo 4 ahora es conformado principalmente por genotipos que pertenecían al grupo 1 y 3 de la Figura 1.18, pero aun continúan manteniéndose la variabilidad genética para los cuatro grupos para la expresión del carácter.

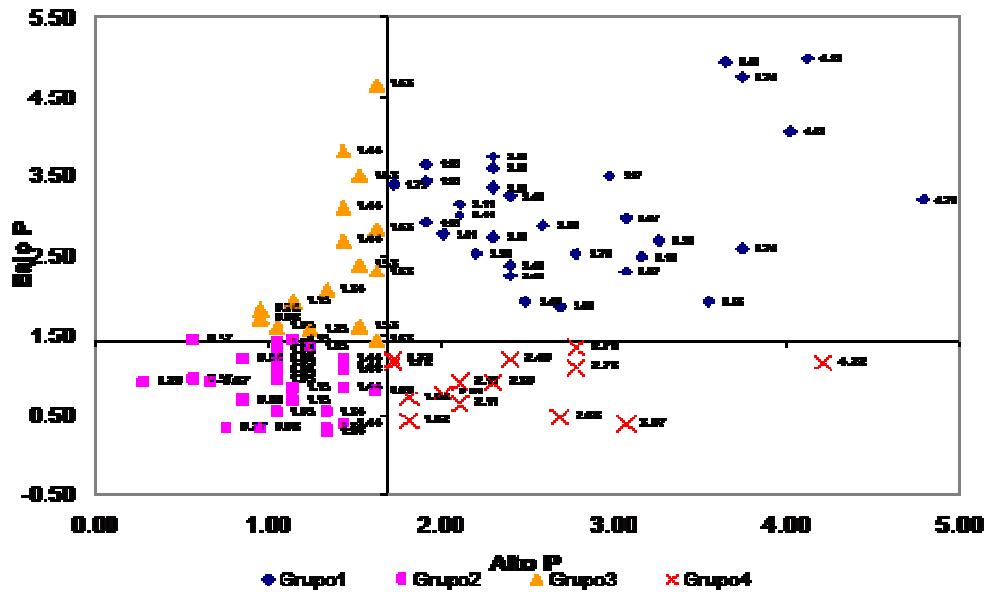


Figura 1.18. Dispersión de la variabilidad para la absorción y uso de P de las 91 líneas seleccionadas con base en rendimiento en ambientes contrastantes.

Las medias del rendimiento y contenido total de P (%) de los 4 grupos seleccionados con base el rendimiento de grano en los dos ambientes de bajo y alto P son mostrados en los Cuadros 1.15 y 1.16, en donde se encontraron diferencias altamente significativas entre los grupos evaluados.

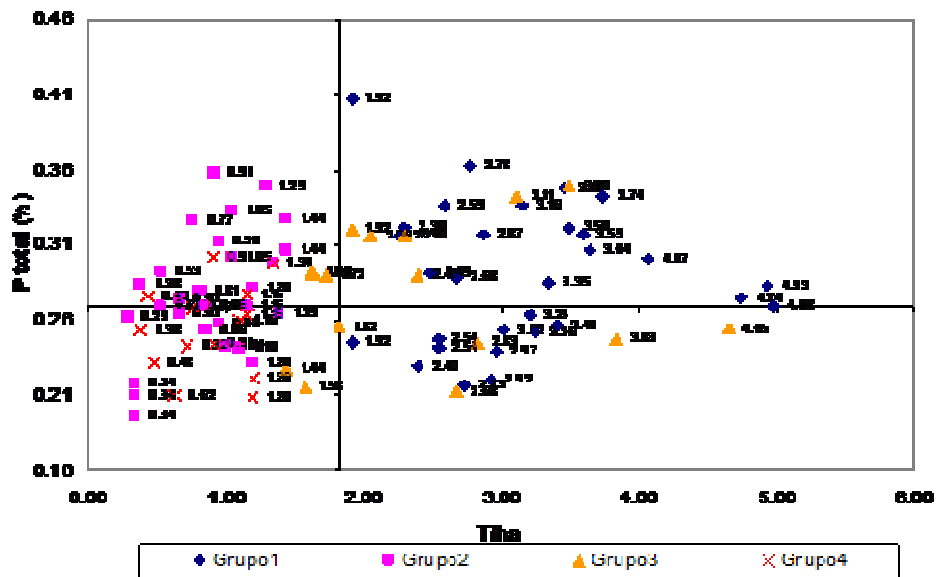


Figura 1.19. Dispersión de la variabilidad para la absorción y uso de P de las 91 líneas seleccionadas, con base en el P total (%) y rendimiento de grano, evaluado en bajo P

Para rendimiento de grano, la media general de las 457 líneas en bajo P fue de 1.42 t*ha^{-1} y 1.69 t*ha^{-1} en alto P. Las medias de las líneas seleccionadas en los cuatro grupos en bajo P fue 1.83 t*ha^{-1} y en alto P 1.93 t*ha^{-1} . El grupo 1 (eficientes y responden) mostró un rendimiento de 3.09 y 2.77 t*ha^{-1} para bajo y alto P, respectivamente. Para el grupo 2 (no eficientes, No responden), el rendimiento fue de 0.90 1.16 t*ha^{-1} , respectivamente para bajo y alto P. El grupo 3 (eficientes, no responden), mostró un rendimiento de 2.44 y 1.38 t*ha^{-1} para bajo y alto P, respectivamente y el grupo 4 (no eficientes, responden), mostró una media de 0.88 y 2.4 t*ha^{-1} para bajo y alto P, respectivamente.

La media para P total (%) fue de 0.27% en bajo P y 0.30% en alto P. Los grupos de bajo P y alto P, mostraron diferencias estadísticas altamente significativas, mas no fue significativa la media del grupo a través de los dos ambientes. Esto se debe que los genotipos en alto P no sufren ningún estrés de P y por tanto no se presenta una respuesta muy clara en la acumulación de P (Cuadro 1.16). Estos resultados están mostrando la existencia de variabilidad genética para la absorción y uso de P, bajo condiciones de estrés.

Los cuatro grupos de líneas formados con base a P total (%) y rendimiento de grano, evaluados en bajo de P (Cuadro 1.17), mostraron una media de 1.83 t*ha^{-1} y un error estándar de 1.12 para el rendimiento de grano y 0.27% para el contenido total de P, con un error estándar de 0.04 . El grupo 1 (eficientes, usan P), mostraron una media de 3.06 t*ha^{-1} y 0.32% de P, el grupo 2 (no eficientes, no usan P), mostró una media de 0.92 t*ha^{-1} y 0.23% de P, el grupo 3 (eficientes, no usan P), mostró una media de 1.05 t*ha^{-1} y 0.30% de P, mientras que el grupo 4 (no eficientes, usan P), mostró una media de 3.04 t*ha^{-1} y 0.23% de P (Cuadro 1.17). La media de la masa radical fue de 20.5 nF y del área foliar de 2857 cm^2 . El grupo 1 mostró una media de 27.4 nF y 3446 cm^2 contra 16.6 nF y 2694 cm^2 del grupo 4. El grupo 3 mostró una media de 19.1 nF y 2426 cm^2 contra 22.3 nF y 3246 cm^2 del grupo 4.

5.1.3 Análisis de correlaciones

Los caracteres bajo estudio en ambientes de alto y bajo P mostraron correlaciones positivas y altamente significativas entre los dos ambientes de evaluación, con excepción de la masa radical que no fue significativa. Las correlaciones para rendimiento (0.60^{**}), días a floración (0.53^{**}), altura de la planta (0.43^{**}) y P total (0.39^{**}) mostraron valores intermedios con tendencia a ser altos, mientras que ASI y área foliar a pesar de ser significativos sus valores son bajos, (0.18^{**} y 0.24^{**} , respectivamente; Cuadro 1.13). Estas correlaciones ayudan a explicar la variación existente para los genotipos entre los ambientes de evaluación y al efecto que está ejerciendo el

estrés de P sobre la expresión de los caracteres. Además es un indicativo que no todos los genotipos evaluados en bajo P van a responder eficientemente cuando sean colocados en condiciones de no estrés, sino que algunos mostraran una mayor o menor eficiencia en la absorción y translocación de P.

Cuadro 1.15. Media del rendimiento de los cuatro grupos seleccionados bajo dos niveles de P

Reaccion	Grupo	Nicel de P		Media
		Bajo	Alto	
Rendimiento (t/ha)				
Eficientes, responden	1	3.09	2.77	2.93
No eficientes, no responden	2	0.90	1.16	1.03
Eficientes, no responden	3	2.44	1.38	1.91
No eficientes, responden	4	0.88	2.40	1.64
Media seleccion		1.83	1.93	
Media general		1.42	1.69	
Prueba t		-2.36 **		

En el ambiente de bajo P, la correlación entre rendimiento y días a floración fue negativa y altamente significativa (-0.58**). Estos resultados en estrés de P, son similares a los mostrados por Welcker et al. (2005), en donde mostró que el estrés de P, produce una asincronización de la floración ocasionando una perdida en el rendimiento de grano, y son diferentes a los mostrados en condiciones de estrés de aluminio (Vargas-Duque et al.1994, Pandey et al., 1994). Esto por lo tanto significa que los genotipos más precoces tienden a rendir más que los genotipos tardíos, debido a que estos últimos por el estrés de P, presentaran una asincronización de las floraciones masculina y femenina y finalmente terminan disminuyendo el rendimiento de grano.

Cuadro 1.16. Media del contenido total de P, para los cuatro grupos seleccionados bajo dos niveles de P

Reaccion	Grupo	Nicel de P		Media
		Bajo	Alto	
P total (%)				
Eficientes, responden	1	0.28	0.30	0.29
No eficientes, no responden	2	0.27	0.30	0.28
Eficientes, no responden	3	0.28	0.30	0.29
No eficientes, responden	4	0.25	0.31	0.28
Media seleccion		0.27	0.30	
Media general		0.27	0.31	
Prueba t		6.04 ***		

Cuadro 1.17. Media del rendimiento, contenido total de P, masa radical y área foliar de los cuatro grupos seleccionados en bajo P

Reaccion	Grupo	Carácter				N
		Rendimiento	P total	Masa radical	Area foliar	
		t/ha	%	nF	cms ²	
Eficientes, responden	1	3.06	0.32	27.4	3446.2	24
No eficientes, no responden	2	0.92	0.23	16.6	2693.9	26
Eficientes, no responden	3	1.05	0.30	19.1	2426.0	24
No eficientes, responden	4	3.04	0.23	22.3	3246.2	17
Media seleccion		1.83	0.27	20.5	2857.1	91
Media general		1.42	0.28	20.4	2778.7	
Prueba t		1.12	0.04	9.2	863.7	

La correlación entre rendimiento y altura de la planta es positiva y altamente significativa (0.60**), el cual es un valor que coincide que lo reportado en la literatura y significa que los genotipos más altos tienden a rendir mas, debido que tienen una mayor capacidad de absorber, acumular y translocar nutrientes que finalmente se convierten en grano, lo cual está siendo explicado por las correlaciones altas y significativa entre altura de planta con la masa radical (mayor absorción), P total (acumulación) y área foliar (acumulación y translocación) (0.55**, 0.17* y 0.57**, respectivamente).

La correlación entre rendimiento de grano y aspecto de la mazorca fue negativa y altamente significativa (-0.73). El signo de la correlación se debe a la escala que es usada para la evaluación del aspecto que es inversa y significa que a mejor aspecto de las mazorcas, se tendrá un mayor rendimiento. El aspecto de la mazorca se puede dar gracias a un buen llenado, a la acumulación de fotosintatos o la no incidencia de enfermedades o plagas. Las dos primeras causas de un buen aspecto de la mazorca están siendo explicadas por las correlaciones negativas y altamente significativas entre el aspecto de la mazorca, P total y área foliar (-0.4**, -0.28** y -0.48**, respectivamente) y por la correlación negativa y altamente significativa entre aspecto de la mazorca y altura de la planta (-0.52**), la cual a su vez esta correlacionada con el área foliar (0.57**), lo cual significa que a mayor altura se tendrá una mayor área para acumular y translocar fotosintatos y terminar en un llenado total de la mazorca. La masa radical, área foliar, P total y rendimiento están correlacionados positiva y altamente significativa (0.44**, 0.27** y 0.61**, respectivamente) (Cuadro 1.18). Estos tres caracteres son evaluados durante la floración, lo cual implica que pueden ser usados con cierta precaución como criterios tempranos para hacer selección en líneas.

Los días a floración esta correlacionado negativa y altamente significativa con masa radical, P total y área foliar (-0.33**, -0.43** y -0.22** respectivamente), lo cual está diciendo que las líneas más precoces son poco eficientes en la absorción y translocación de P. Estas correlaciones están corroborando la inconsistencia encontrada en la correlación entre rendimiento y días a floración. La masa radical esta correlacionada positivamente con el contenido total de P y el área foliar, siendo altamente significativa (0.19* y 0.49**, respectivamente). El área foliar y el contenido de P total no están correlacionados, lo cual implica que estos dos caracteres trabajan de manera independiente en la expresión del rendimiento evaluado en condiciones de estrés.

Con el objeto de establecer una relación más directa y pura entre los caracteres se estimaron las correlaciones parciales entre los ocho caracteres bajo estudio en el ambiente de bajo P, las cuales son mostradas en el cuadro 1.18. El rendimiento esta correlacionado negativamente con días a floración (-0.37**), lo cual esta corroborando que las plantas precoces están escapado al estrés causado por el P. Esta correlación coincide con la correlación negativa y significativa entre días a floración con P total (-0.30**), que sugieren que las plantas precoces tienden tomar y acumular más P en sus tejido, dando un mayor rendimiento de grano. El rendimiento y la altura mostraron (0.20*), rendimiento y área foliar (0.38**) y altura de planta con área foliar (0.22**), una correlación baja positiva y altamente significativa, lo cual implica que la altura de la planta y el área foliar no juega un papel tan marcado en la expresión del rendimiento como lo mostraba la correlación simple, pero que a pesar que la medida de asociación es baja si es importante para condiciones de bajo P.

La correlación entre rendimiento y aspecto de la mazorca mostró una correlación negativa y altamente significativa, pero las correlaciones entre aspecto de la mazorca y masa radical, P total y área foliar son muy cercanas a cero, lo cual significa que estos componentes no están interviniendo en la expresión del rendimiento a través de aspecto de la mazorca, como si lo habían mostrado las correlaciones simples. La correlación entre masa radical y área foliar fue de 0.25**, esto implica que selección de las líneas debe hacerse a través del área foliar y que indirectamente se están seleccionado líneas con buena masa radical, pero no se puede hacer la selección de los genotipos rendidores a través de la masa radial ya que este carácter no está correlacionado con el rendimiento de grano.

Cuadro 1.18. Correlaciones simples y parciales para ocho caracteres evaluados en bajo P

Caracter	Dias a flor d	ASI d	Altura planta cms	Asp mazorca (1-5)	Masa radical nF	P total %	Area Foliar cms
Bajo P							
Correlaciones simples							
Rendimiento	-0.58 **	-0.13 ns	0.60 **	-0.73 **	0.44 **	0.27 **	0.61 **
Dias a flor		0.13 ns	-0.33 **	0.52 **	-0.33 **	-0.43 **	-0.22 **
ASI			-0.11 ns	0.12 ns	-0.09 ns	-0.14 ns	-0.11 ns
Altura planta				-0.52 **	0.55 **	0.17 *	0.57 **
Asp mazorca					-0.40 **	-0.28 **	-0.48 **
Masa radical						0.19 *	0.49 **
P total							0.05 ns
Correlaciones parciales							
Rendimiento	-0.37 **	0.00 ns	0.20 *	-0.45 **	-0.05 ns	0.01 ns	0.38 **
Dias a flor		0.05 ns	0.03 ns	0.14 ns	-0.14 ns	-0.30 **	0.21 **
ASI			-0.02 ns	0.01 ns	0.00 ns	-0.10 ns	-0.06 ns
Altura planta				-0.12 ns	0.32 **	0.01 ns	0.22 **
Asp mazorca					-0.04 ns	-0.07 ns	-0.04 ns
Masa radical						0.07 ns	0.25 **
P total							-0.11 ns

5.2 Experimento 2

El segundo experimento fue sembrado durante el ciclo 2003A. En el cuadro 1.19 se muestra el análisis de varianza y la significancia para la fuente de variación entrada. Se encontraron diferencias altamente significativas para todos los caracteres bajo estudio tanto en el ambiente con bajo y alto P. En el ambiente con alto P se encontraron coeficientes de variación (CV) inferiores al 30% excepto para la masa radical (31.3%). En el ambiente con bajo P se encontraron CVs relativamente bajos, excepto para rendimiento de grano (51.4%), área foliar (40%) y masa radical (30.1%), estos coeficientes altos en condiciones de estrés de P están mostrando la variabilidad genética existente para la expresión del carácter. Los resultados observados en el análisis de varianza durante el segundo experimento fueron coincidentes con los resultados encontrados en el primer experimento. Al igual que en el primer experimento el estrés por P ocasiona una disminución en el rendimiento del grano (45.8%), un retardo en el ciclo de la planta (5 días), una a sincronización de las floraciones masculina y femenina, disminución en la altura de la planta (21%), del área foliar (16.4%), de la masa radical (36.6%) y una disminución del contenido de P total en tejidos. Cuadro 1.19.

De este segundo experimento se seleccionaron 36 líneas con base en la eficiencia en la toma y uso de P, fueron arregladas en 4 grupos (Cuadro 1.20), con base en el rendimiento de grano en bajo y alto P. La media general de rendimiento de grano en bajo P fue 1.10 t*ha^{-1} y en alto P de 1.96 t*ha^{-1} . Teniendo como criterio el rendimiento en bajo P, los grupos 1 y 4 son eficientes en la

toma de P, con medias por encima de la media general (1.88 y 1.47 t*ha⁻¹) y altos contenido de P total en tejidos (2.25 y 2%), mientras que los grupos 2 y 3 mostraron ser no eficientes en la toma de P (0.51 y 0.87 t*ha⁻¹) y bajos contenido de P total. Los rendimientos en alto P, están dando la respuesta de los genotipos a la aplicación de fertilización fosforada. Los grupos 1 y 3 responden con rendimientos superiores a la media general (2.54 y 2.44 t*ha⁻¹), mientras los grupos 2 y 4 no responden a la aplicación de P. En condiciones de no estrés por P, los caracteres porcentaje de P total, conductividad eléctrica y área foliar no muestran diferencias entre grupos (Cuadro 1.20). La Figura 1.19, muestra la variabilidad genética para la eficiencia a la toma de P, de los 36 genotipos seleccionados con base en el rendimiento de grano evaluado en dos niveles de P.

Cuadro 1.19. Cuadrados medios para rendimiento (t*ha⁻¹), días a floración (días), ASI, (días), altura de planta (cm), masa radical (nano faradios, nF), contenido de P total (%) y área foliar (cm), evaluados bajo dos ambientes con 4 y 15 ppm de P. 2003A

Caracter	Unidad	Alto P			Bajo P			% perdida
		Cuadrado Medio	Media	CV(%)	Cuadrado Medio	Media	CV(%)	
Rendimiento de grano	t/ha	6.99 **	2.36	25.3	2.51 **	1.28	51.4	45.8
Dias a floracion	dias	21.25 **	59.32	2.5	33.58 **	64.03	3.9	-7.9
ASI	dias	2.40 **	0.74	123.5	3.02 *	1.75	78.9	-136.8
Altura planta	cm	650.71 **	149.66	9.5	583.97 **	118.65	13.1	20.7
Aspecto mazorca	1-5	0.88 **	2.84	19.6	1.18 **	2.34	27.2	17.5
Area foliar	cm2	1275529 **	3979	13.8	3023142 **	3325	39.7	16.4
Masa raiz	nF	47.71 *	17.64	31.3	20.10 **	11.18	30.1	36.6
P total	%	0.64 **	2.61	8.2	0.37 **	1.96	8.0	24.9

En el Cuadro 1.21 se muestran las medias de los 4 grupos hechos con base en la evaluación en bajo P y el % de P total en tejidos. Los grupos 1 y 4 son eficientes en la toma de P bajo condiciones de estrés, mostraron un rendimiento por encima de la media general, mayor altura de planta y conductividad eléctrica, pero mostraron diferencias en el contenido de P total en tejidos, lo cual sugiere que a pesar que el grupo 4 tiene menor cantidad de P en tejido, estos tienen la habilidad de translocarlo y producir grano. El aspecto de la mazorca mostró valores bajos, lo que sugiere que la eficiencia en la toma y translocación de P esta correlacionada con el aspecto de la mazorca. Los grupos no eficientes a P, mostraron valores más bajos para rendimiento de grano, área foliar, conductividad eléctrica y mayor daño de la mazorca. En la Figura 1.20, se observa la dispersión de los 36 genotipos seleccionados en un ambiente bajo estrés de P.

Cuadro 1.20. Media para rendimiento (t*ha-1), aspecto de planta (cm), masa radical (nano faradios, nF), contenido de P total (%) y área foliar (cm), evaluados bajo dos ambientes con 4 y 15 ppm de P. 2003A

Reaccion	Grupo	Rendimiento (t/ha)		Aspecto planta		P total (%)		Conductividad eléctrica (nF)		Area foliar (cms)	
		Nivel de P		Nivel de P		Nivel de P		Nivel de P		Nivel de P	
		Bajo	Alto	Bajo	Alto	Bajo	Alto	Bajo	Alto	Bajo	Alto
Eficientes, responden	1	1.88	2.54	2.3	2.3	2.25	2.55	12.2	17.0	3277	3994
No eficientes, no responden	2	0.51	1.30	2.8	2.6	1.39	2.52	12.6	17.6	3332	3467
No eficientes, responden	3	0.87	2.44	2.6	2.4	1.90	2.36	10.3	18.1	3021	3823
Eficientes, no responden	4	1.47	1.29	2.5	2.5	2.00	2.84	12.3	14.2	3259	3334
Media general		1.10	1.96	2.6	2.5	1.95	2.61	11.2	17.4	3168	3835
LSD (.05)		0.94	1.08	0.9	0.6	0.31	0.42	6.7	10.9	1024	1088
t (Bajo Vs Alto)		-5.05***		1.65		-8.15**		-9.30***		-6.06***	

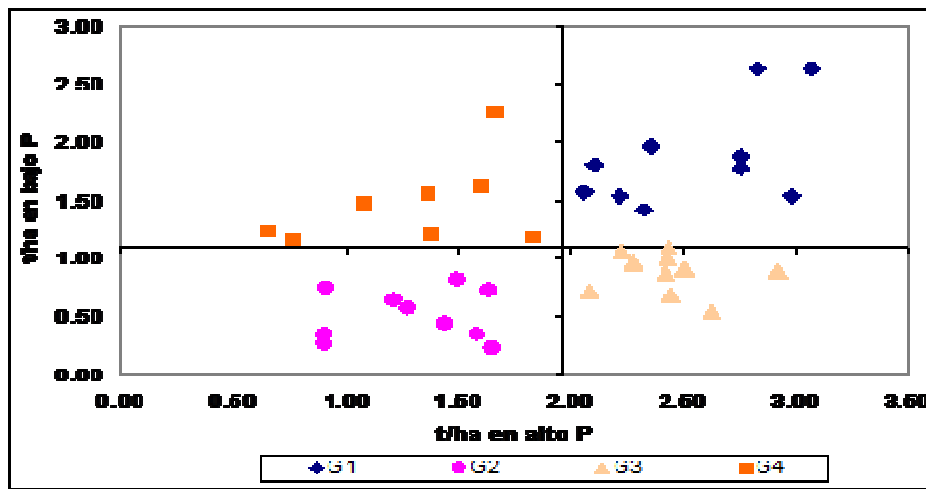


Figura 1.20. Dispersión de la variabilidad para la absorción y uso de P de 36 líneas seleccionadas con base en rendimiento en ambientes contrastantes

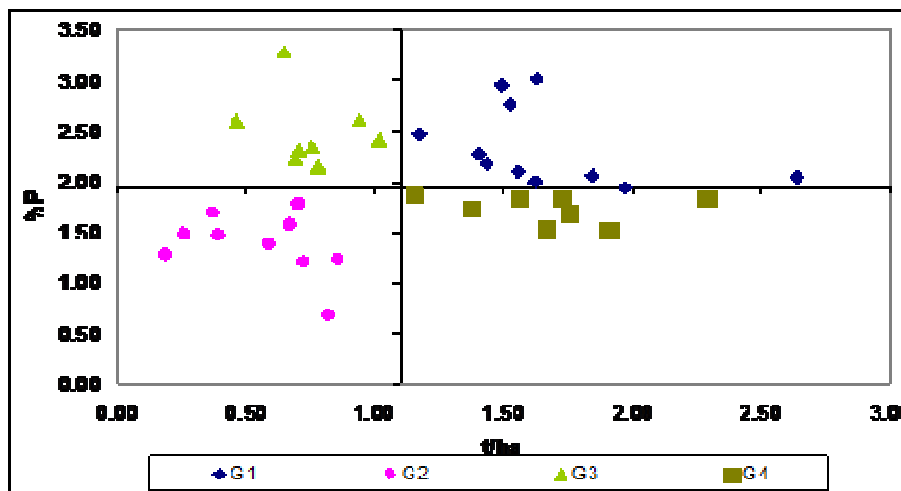


Figura 1.21. Dispersión de la variabilidad para la absorción y uso de P de 36 líneas seleccionadas con base en rendimiento en un ambiente de bajo P y % Total de P en tejidos

Cuadro 1.21. Media del rendimiento, contenido total de P, conductividad eléctrica, área foliar, altura de planta y aspecto de mazorca de 4 grupos seleccionados en bajo P. 2003A

Reaccion	Grupo	Rendimiento	Altura planta	Aspecto mazorca	P Total	Area foliar	Masa radical	Lineas selec
		t/ha	cm	(1-5)	%	cm ²	nF	
Eficientes, responden	1	1.66	118.0	1.9	2.35	3242	12.2	10
No eficientes, no responden	2	0.56	103.8	2.9	1.38	3256	11.0	10
Eficientes, no responden	3	0.75	106.8	2.6	2.49	2767	10.8	8
No eficientes, responden	4	1.68	124.7	1.9	1.73	3609	12.9	8
Media		1.10	116.1	2.4	1.948	3168	11.2	
LSD		0.94	30.8	1.3	0.310	1024	6.7	
CV		44.84	13.1	27.2	8.014	16.0	30.1	

6. Conclusiones

Durante el desarrollo de los dos experimentos se observó la presencia de variación genética para la tolerancia a bajo P, cuando fue evaluada con base en los criterios de absorción y uso de P. La población estudiada mostró una buena dispersión en las cuatro categorías formadas con base en los anteriores criterios. Además se observó una fuerte interacción entre el contenido de P en el suelo y el nivel de saturación de Aluminio (datos no mostrados), lo cual ocasiona que la selección de genotipos eficientes en toma y uso de P bajo condiciones de estrés por aluminio tienda a ser complicada haciéndose necesario el uso de metodologías fundamentadas en criterios fisiológicos y moleculares. En general las líneas estudiadas mostraban germoplasma con tolerancia a suelo ácido y otros estreses bióticos y abióticos. Observándose que las líneas con mas tolerancia pertenecen al programa de mejoramiento para suelo ácido del CIMMYT, Colombia.

Del primer experimento seleccionamos 91 líneas con diferente respuesta a la absorción y uso de P, las cuales fueron evaluadas durante el segundo experimento. De aquí seleccionamos las 36 líneas elites con una amplia variabilidad genética para la tolerancia a bajo P. De estas 36 tomamos 6 líneas eficientes y seis líneas ineficientes en toma y uso de P, para iniciar un estudio dialélico y obtener información de la herencia de la tolerancia a bajo P.

Nuestros resultados obtenidos en la exploración de la variabilidad genética de la tolerancia a bajo P, son coincidentes en los publicados en la literatura (Welcker et al. 2005; Welcker, 2000; Schaffert et al. 1999; Schaffert et al. 2001; Rao, 2001; Rao et al. 1999; Pellet al tal. 1995). El fuerte estrés por P, causa problemas en el desarrollo del cultivar y por lo tanto en la expresión del rendimiento y de sus componentes secundarios. Se afectan los días a floración, haciendo que el cultivar tienda a ser tardío con una fuerte desincronización entre las floraciones masculina

y femenina (ASI), haciendo con esto que la polinización en estos genotipos sea muy poca o en el peor de los casos no ocurra. Los genotipos precoces tienden a escapar a este efecto haciendo que ellos muestren ahora ser más promisorios. De igual manera se ve afectada la altura de la planta, la masa radical y el área foliar, haciendo con esto que los genotipos en condiciones de estrés por bajo P rindan menos.

Las correlaciones parciales mostraron valores muy bajos y en la mayoría de los casos no significativos. El rendimiento estuvo correlacionado con aspecto de mazorca y días a floración. Con los caracteres que son medidos en estadios tempranos solo se correlacionó con el área foliar, lo cual implica que la selección hecha con base en estos caracteres y en correlaciones simples debe ser manejada con mucho cuidado pues son influenciadas por el comportamiento de las otras variables, y a su vez este comportamiento es poco predecible. Si se va a hacer selección con base con correlaciones simples debe dársele bastante peso a la selección por área foliar y aspecto de la mazorca, ya que presentan correlaciones simples y parciales altas y significativas.

La selección final de los genotipos debe hacerse principalmente con base en los datos de la localidad de bajo P y correlacionarlos con el comportamiento que ellos han tenido en los dos ambientes con alto y bajo P, y no únicamente con base en el rendimiento de suelo con bajo P vs alto P, ni tampoco con un rendimiento relativo. Lo mejor será usar los tres métodos, dándole mayor peso a los rendimientos y contenido de P en la localidad de bajo P.

7. BIBLIOGRAFÍA

1. Alves, V. M. C, S. N. Parentoni, C. A. Vasconcellos, G. V. E. Pitta, Carla De Moura Franca. 2002. Cinética de absorção de fósforo e crescimento do sistema radicular de genótipos de milho contrastantes para eficiência a fósforo. *In: Rev. Brasileira de Milho e Sorgo*. 1(1): 85-92
2. Barry, A. A. J. and M. H. Miller. 1989. Phosphorus nutritional requirements of maize seedling for maximum field. *In: Agron J* 81:95-99
3. Beem, J. V., M. E. Smith and R. W. Zobel. 1998. Estimating root mass in maize using a portable capacitance meter. *In: Agron J*. 90:566-570
4. Bennet, R.J., and C.M. Breen. 1991. The aluminum signal: New dimensions to mechanisms of aluminum tolerance. P. 703-716. In R.J. Wright, V.C. Baligar, and R.P. Murrmann, (eds.). Plant-soil interactions at low pH. Kluwer Academic publishers, The Netherlands.
5. Bell, R. W., D. G. Edwards and, C. J. Asher. 1990. Growth and nodulation of tropical food legumes in dilute solution culture. *In: Plant Soil* 122:249-258
6. Burgeño, J., J. Crossa. 2000. SAS Macro for analyzing unreplicated designs. Biometrics and Statistics Unit, CIMMYT, Mexico. www.cimmyt.cgiar.org/biometrics
7. Cadena, A., J. Burgueño, J. Crossa, M. Banzinger, A. R. Gilmour, and B. R. Cullis. 2000. User's guide for spatial analysis of field variety trials using ASREML. CIMMYT, Mexico. D.F.
8. Caradus, J. R. 1990. Mechanisms improving nutrient use by crop and herbage legumes. *In: Baligar, V. C. And R. R. Duncan, Eds. Crops as Enhancers of nutrient use*. San Diego, Academic Press. 253-311 p
9. Clarkson, D. T. and J. B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *In: Annu Rev Plant Physiol* 31: 239-298
10. CIMMYT, 1995. CIMMYT South American Regional Maize Program (SARMP). Final review. CIAT, Cali, Colombia
11. CIMMYT, 1996. CIMMYT South American Regional Maize Program (SARMP). Final review. CIAT, Cali, Colombia
12. CIMMYT 1999/2000. 2000. World maize facts and trends: Meeting world maize needs: Technology opportunities and priorities for the public sector. 59p.
13. Collet, L. 2001. Screening maize (*Zea mays* L.) for aluminium resistance – contribution to the selection for adaptation to acid soils. Docketors der Gartenbauwissenschaften. Universität Hannover.
14. Duque-Vargas, J., S. Pandey, H. Ceballos y E.B. Knapp. 1990. Reporte secuencial sobre el desarrollo de germoplasma con tolerancia a suelos ácidos. (Período de 1988-90). En: XIV reunión de maiceros de la zona andina y I reunión suramericana de maiceros. Maracay, Venezuela. sep. 17 al 21 de 1990.

15. Duque, V. J. 1992. Estudio de la variabilidad genética para tolerancia a suelos ácidos en una población de maíz del CIMMYT. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Colombia.
16. Duque - Vargas, J., S. Pandey, H. Ceballos and E. Knapp. 1994. Inheritance of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sc.* 34(1):50-54
17. Fakorede, M.A.B., N. N. Mulamba, y J. J. Mock. 1976. A comparative study of methods used for estimating leaf area of Maize (*Zea mays* L.) from nondestructive measurements. *In: Maydica.* XXII:37-46.
18. Federer, W.T. y D. Raghavarao. 1975. On augmented designs. *In: Biometrics*, 31, 29-35.
19. Federer, W.T., M. Reynolds and J. Crossa. 2001. Combining results from augmented designs over sites. *Agro. J.* 93, 389-395.
20. Foy, C.D., R.L. Chaney, and M.C. White. 1978. The physiology of metal toxicity in plants. *Ann. Rev. Pl. Phys.* 29: 511-566
21. Gaume, A., 2000, Low P tolerant of various Maize cultivars: the contribution of the root exudation. Dissertation for the degree of Doctor of Natural Sciences.
22. Gaume, A., F. Machler, C. De Leon, L. Narro and E. Frossard. 2001. Low P tolerance by maize (*Zea mays* L.) genotypes: Significance of root grown, and organic acids and acid phosphatase root exudation. *In: Plant and Soil* 228:253-264
23. Gilmour, A. R., B. R. Cullis, S. J. Welham, and R. Thompson. 2001. ASREML Reference manual.
24. Horst, W. J. Puschel, A. K., and Schmohl, N. 1997. Induction of callose formation is a sensitive marker for genotypic aluminium sensitivity in maize. *Plant Soil* 192:23-30
25. Howeler, R.H. 1990. Técnicas efectivas de selección para buscar tolerancia a la toxicidad del aluminio. En: sorgo para suelos ácidos. CIAT. Memorias de un taller sobre la evaluación del sorgo por su tolerancia a suelos tropicales de América Latina que contiene aluminio toxico, Cali, Colombia. Mayo 28 a junio 2 de 1984. Salinas, J.C. y Gourley, L.M. (Eds). Cali, Colombia. 354 p
26. Le Mare, P. H., 1982. Sorption of isotopically exchangeable an non exchangeable phosphate by some acid soils of Colombia and Brasil, and comaparsons whit soils os sourthen Nigeria. *In: J Soil Sci* 33: 691-707
27. León, L. A. 1990. Disponibilidad del fósforo en los suelos ácidos del trópico Americano. *In: Salinas, J. C. y Gourley, L. M. (Eds). Sorgo para suelos ácidos. CIAT. Memorias de un taller sobre la evaluación del sorgo por su tolerancia a suelos tropicales de América Latina que contiene aluminio toxico, Cali, Colombia. Mayo 28 a junio 2 de 1984. Cali, Colombia. 354 p*
28. Marschner, H. 1991. Mechanisms of adaptation of plant to acid soil. *In: Plant Soil* 134:1-20
29. Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. Academic Press. London. 265-277 p

30. Narro, L. A., Pérez, J.C., Pandey, P., Crossa, J., Salazar, F., Arias, M.P., Franco, J. 2000. Diallel and triallel analysis in an acid soil tolerant maize (*Zea mays* L.) population. *Maydica* 45:302-308
31. Pandey S., C. Gardner y H. Ceballos. 1991. Selección recurrente en maíces tropicales. Experiencias en el cultivo del maíz en el área andina. PROCIANDINAO. IICA., BID. Quito, Ecuador
32. Pandey, S., H. Ceballos, R. Magnavaca, A.F.C. Bahía Filo, J. Duque and L.E. Vinasco. 1994. Genetics of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sc.* 34:1511-1514
33. Pandey, Shivaji, Luis Alberto Narro León, Dennis Keith Friesen, and Stephen Robert Waddington. 2007. Breeding Maize for Tolerance to Soil Acidity. *Plant Breeding Reviews.* 28: 59-100
34. Pellet, D. M., D.L. Grunes y L. V. Kochian. 1995. Organic acid exudation as an aluminum-tolerance mechanism in maize (*Zea mays* L.). *Planta* 196(4) 788-795.
35. Randall, P. J. 1995. Genotypic differences in phosphorus uptake. *In:* C. Johansen, K.K. Lee, K. K. Sharma, G. V. Subbarao, E. A. Kueneman, Eds. Genetics manipulation of crop plants to enhance integrated nutrient management in crops systems. 1. Phosphorus. Patancheru, India: ICRISAT. 31-47
36. Rao, I. M. And N. Terry. 1995. Leaf phosphate status, photosynthesis, and, carbon partitioning in sugar beer. IV. Changes whit time following increased of phosphate to low phosphate plants. *In:* *Plant Physiol* 107:1313-1321
37. Rao, I. M. 1996. The role of phosphorus in photosynthesis. *In:* M. Pessaraki, Ed. *Handbook of Photosynthesis.* Marcel Dekker, Inc. New York
38. Rao, I. M., D. K. Friesen, and M. Osaki, 1999. Plant adaptation to phosphorus-limited tropical soil. *In:* M. Pessaraki. Ed. *Handbook of plant and crops stress.* Second edition. Chap. 4. Marcel Dekker, Inc. New York.
39. Rao. I M. 2001. Role of physiology in improving crop adaptation to abiotic stress in the tropics: The case of common bean and tropical forages. M. Pessaraki, ed. *In:* *Handbook of plant and crop physiology.* Marcel Dekker, Inc. New York. 583-613
40. Rossiter, R. C. 1978. Phosphorus deficiency and flowering in subterranean clover (*Tr. Subterraneum* L). *In:* *Ann Bot* 42: 325-329
41. Roy, A.K., A. Sharma, and G. Talukder. 1988. Some aspects of aluminum toxicity in plants. *Bot. Rev.* 54:145-177
42. Salazar, F.S., S. Pandey, L. Narro, J.C. Perez, H. Ceballos, S.N. Parentoni, and A.F.C. Bahia Filho. 1997. Diallel analysis of acid-soil tolerant and intolerant tropical maize populations. *Crop Sci.* 37: 1457-1462
43. Salinas J.G. y R. García, 1985. Métodos químicos para el análisis de suelos ácidos y plantas forrajeras. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Programa de forrajes tropicales. CIAT, Colombia. 83 p.
44. Salinas, J.G. y C.E. Castilla, 1990. Estrategias para el uso y manejo de los suelos ácidos en América Tropical. En: sorgo para suelos ácidos. CIAT. Memorias de un taller sobre la evaluación del sorgo por su tolerancia a suelos tropicales de América Latina que

- contiene aluminio toxico, Cali, Colombia. Mayo 28 a junio 2 de 1984. Salinas, J.C. y Gourley, L.M. (Eds). Cali, Colombia. 354 p
45. Schaffert, R.E., et al., 2001. Genetic variability in sorghum for P efficiency and responsiveness. In: W. J. Horst et al. (Eds). Plant Nutrition. Netherlands.
 46. Schaffert, R. E., V. M. C. Alves, S. N. Parentoni, and K. G. Raghothama. 1999. Genetic control of phosphorus uptake and utilization efficiency in maize and sorghum under marginal soil conditions. *In*: http://www.cimmyt.org/ABC/map/research_tools_results/wsmolecular/workshopmolecular/WSDroughtGeneticcontrol.htm
 47. Tanaka, H., N. Adachi, and T. Isosi. 1995. Secretion of formate in phosphorus deficient nutrient solution from peanut seedlings (*Arachis hypogaea* L.). *In*: Soil Sci Plant nutr 41:389-392
 48. Taylor, G. J. 1988. The physiology of aluminum tolerance in higher plants. Commun, Soil Sci. Plant Anal. 19:1179-1194
 49. Taylor, G.J. 1991. Current views of the aluminum stress response; The physiological basis of tolerance. Current topics in Plant Biochemistry and Physiology 10: 57-93.
 50. Urrea, R., H. Ceballos y S. Pandey. 1994. Desarrollo de una técnica para evaluar la tolerancia en maíz a suelos ácidos y estudio de su herencia. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Sede Palmira
 51. Welcker, C. 2000. "Fitting maize into cropping system on acid soil of the tropics" Final progress report 01.10.1996-30.09-200. Contract No ERBIC18CT960063. INCO-DC: International Cooperation with Developing countries (1996-2000)
 52. Welcker, C., C. The, B. Asdréau, C. De León, S. N. Parentoni, J. Bernal, J. Félicie, C. Zonkeng, F. Salazar, L. Narro, A. Charcosset, and W. J. Horst. 2005. Heterosis and Combining ability for maize adaptation to tropical acid soils: Implications for future Breeding strategies. Crop Sc. 45:2405-2413

Capítulo 2

Habilidad combinatoria general, específica y heterosis de la tolerancia a bajo P de líneas endogámicas de maíz en suelos ácidos de los Llanos Orientales de Colombia

Habilidad combinatoria general, específica y heterosis de la tolerancia a bajo P de líneas endogámicas de maíz en suelos ácidos de los Llanos Orientales de Colombia

Resumen

La baja fertilidad de los suelos es el problema más importante en la reducción del rendimiento del maíz en los trópicos, siendo la principal causa los altos niveles de aluminio y el déficit de fósforo. Estos suelos, se estima que cubren aproximadamente el 64% de América tropical, 32% de Asia tropical y 10% de América Central, el Caribe y México. El trabajo tiene como objetivo conocer la herencia de la tolerancia a bajo P. Para tal fin se generó un diseño dialélico que involucró 12 padres contrastantes en la toma y uso de P. El dialélico fue evaluado en dos niveles de P (4 y 15 ppm), en un diseño experimental de alpha lattice, con tres repeticiones. El diseño genético utilizado fue el propuesto por Hallauer y Miranda, (1988). En bajo y alto P, se encontraron diferencias altamente significativas entre los genotipos, i.e. cruzamientos (C), padres (P) y PvsC. En alto P, PvsC explica el 58% de la suma de cuadrados de los genotipos, mientras en bajo P, los cruzamientos, explican el 66% de la suma de cuadrados de los genotipos. En bajo P, no se encontraron diferencias dentro de los padres tolerantes y susceptibles pero si fueron altamente significativas para el contraste de tolerantes vs susceptibles. Los cruzamientos de padres tolerantes x tolerantes, susceptibles x susceptibles y tolerantes x susceptibles fueron estadísticamente diferentes, lo que sugiere que la toma y uso de P es de tipo poligénico. La habilidad combinatoria general y específica fue altamente significativa en los dos ambientes, siendo la última tres veces más grande, lo que sugiere que en la tolerancia a bajo P, son más importantes los efectos genéticos no aditivos que los aditivos.

Abstract

The low fertility of soils is the most important limiting factor in maize productivity in the tropics. High levels of aluminum and low phosphorous availability are the major contributors to this low fertility. Both factors are very common in acid soils, which cover about 64% and 32% of Tropical America and Asia, respectively, and 10% of Central America, Mexico and the Caribbean region. The objective of this study was to elucidate the maize inheritance of tolerance to low P availability. Diallel crosses among 12 contrasting parents in their P uptake and utilization were used. Evaluations were made at two P levels in the soil (4 and 15 ppm) using an alpha lattice experimental design with three replications. The genetic design suggested by Hallauer and

Miranda (1988) was used. Highly significant differences among genotypes were found: among crosses (C); parents (P) and in the P versus C contrast at high and low P conditions. At high P, P vs C explained 58% of the sum of squares due to genotypes, whereas at low P differences among crosses explained 66% of the sum of squares. At low P, there was no difference among tolerant or susceptible parents, but the contrast between the two types was highly significant. There were statistical differences among crosses between tolerant x tolerant, tolerant x susceptible and susceptible x susceptible parents, suggesting that there is a polygenic inheritance of the trait. General (GCA) and specific (SCA) combining ability effects were highly significant in both edaphic conditions. SCA was about three times larger than GCA, suggesting that non-additive effects predominate in maize the tolerance to low P.

1. Introducción

Del total de la producción de alimentos a nivel mundial (aproximadamente cinco mil millones de toneladas y 2500 millones de toneladas de material seca consumible), 99% se produce en tierra firme y sólo 1% viene de océanos y aguas interiores. Los productos vegetales constituyeron el 93% de la dieta humana; unas 30 especies cultivadas suministran la mayor parte de las calorías y proteínas, incluyendo ocho especies de cereales que en conjunto representan el 66% del abasto mundial de alimentos. Los productos animales (7% de la dieta del mundo) vienen también indirectamente de las plantas (Borlaug, 1999).

Después del trigo y el arroz, el maíz es el tercer cultivo más importante del mundo tanto en área como en producción, aunque se espera que en el presente siglo, el maíz pasara a ser el cultivo más importante, (FAO, 1993). En los países en desarrollo, se siembran 82 millones de hectáreas, con una producción de 183 millones de toneladas. El maíz proporciona el 15% de los requerimientos de proteína en el mundo y 19% de las calorías, siendo el alimento básico de cientos de millones de personas en América Latina, Asia y Africa (CIMMYT, 2000). El maíz amarillo se usa como fuente calórica en la fabricación de concentrados para bovinos, porcinos y aves, el blanco por su parte es buena fuente de carbohidratos para consumo humano, para la fabricación de arepas y otros derivados, su harina tratada es usada para relleno en la fabricación de medicinas, jarabes, edulcorantes y saborizantes, dextrosa, maltodextrina y para aglutinar pulpa deshidratada de frutas. El maíz tiene más de 3500 usos industriales y nutricionales.

En Colombia los suelos ácidos cubren aproximadamente el 57% del territorio nacional con 67.5 millones de has (Salinas y Castillas, 1990; León, 1990). Los suelos de las sabana acidas Colombiana se caracterizan por tener pH por debajo de 4.5, con altas toxicidades de aluminio (saturación mayor a 98%), manganeso (0.81 meq) e hierro (14. ppm), bajos en materia orgánica (menor a 2.7%) y en bases intercambiales como calcio (0.08 meq), magnesio (0.03 meq) y potasio (0.04 meq), además poseen bajas cantidades de fósforo (menor a 2 ppm) y elementos menores como zinc (0.29 ppm; Cuadro 2.1).

En suelos ácidos, con pH menor de 5.6, el bajo rendimiento del maíz se encuentra asociado con la toxicidad de Al y Mn, y/o deficiencias y alta fijación de P. Esto ocasiona la inhibición del desarrollo radical, reduciendo la toma de agua y nutrientes.

El fósforo es un importante componente integral de muchos compuestos presentes en las células, como son los azúcares fosfatados usados en la respiración y en la fotosíntesis y fosfolípidos que hacen parte de la membrana celular. También es un componente de los

nucleótidos usados en el metabolismo energético de la planta y en las moléculas de ADN y ARN. Los requerimientos de fósforo para un crecimiento óptimo están en el rango de 3 a 5 mg por gramo de materia seca durante la etapa vegetativa de crecimiento. La deficiencia de fósforo resulta en la reducción del crecimiento de la planta, retardo de la madurez y reducción en el rendimiento (Gaume et al. 2001)

Cuadro 2.1. Propiedades químicas de un suelo típico de la altillanura Colombiana

Propiedad	Cantidad
pH	< 4.5
Materia organica (%)	< 2.7
Saturación de Al (%)	98
P (ppm)	< 1.65
Ca (meq/100gr suelo)	0.08
Mg (meq/100gr suelo)	0.03
K (meq/100gr suelo)	0.04
Zn (meq/100gr suelo)	0.29
Mn (meq/100gr suelo)	0.81
Fe (meq/100gr suelo)	14.19

La baja fertilidad de los suelos es el problema más importante en la reducción del rendimiento del maíz en los trópicos, siendo la acidez una de las causas más importantes. La deficiencia de P se considera como el segundo factor en importancia dentro de los limitantes químicos de los suelos ácidos. Actualmente se siembran entre ocho y 20 millones de hectáreas de maíz en suelos ácidos con pH bajo, altas saturaciones de aluminio y deficientes en fósforo, calcio y magnesio.

Se ha estimado que el 43% del área terrestre en los trópicos, aproximadamente 2050 millones de hectáreas está ocupada por oxisoles, Ultisoles o Inceptisoles, que se caracterizan por ser de naturaleza ácida y deficientes en P (Rao et al. 1999). En América tropical, estos ordenes edáficos ocupan 1476 millones de hectáreas (72.6% del área; CIMMYT, 1996; Howeler, 1990). En América del sur si tienen 808.2 millones de hectáreas y en Colombia el 57% del área total (67.5 millones de ha; Salinas y Castillas, 1990; León, 1990).

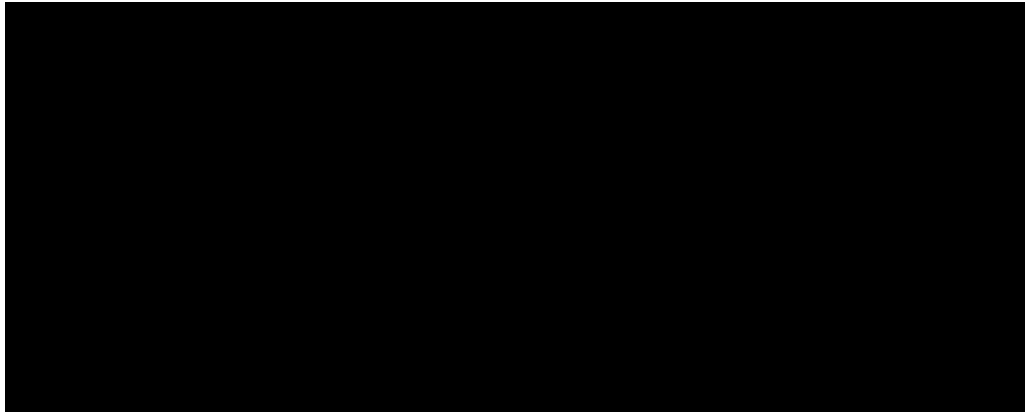
En suelos deficientes en P el crecimiento de la planta y la producción de los cultivos disminuye, ya que el P es un nutriente esencial y está involucrado en un amplio rango de procesos que van desde la división celular hasta la fructificación y maduración de las cosechas. El P es requerido principalmente por tejidos jóvenes con alta velocidad de división, donde participa en reacciones

relacionadas con el crecimiento celular, desarrollo, fotosíntesis y en la utilización de los carbohidratos. (Clarkson and Hanson, 1980; Rao, 1996). Las deficiencias de P tienen un efecto directo sobre la expresión de algunos genes que están involucrados en la tolerancia a bajo P, entre estos están los genes que codifican proteínas de tipo fosfatasas, RNAsas, (Schaffert et al. 1999).

1.1 Importancia del maíz

Para el año 2020, se espera ocurra un cambio en la demanda global de cereales. La demanda de maíz en los países en desarrollo llegara a pasar la demanda de arroz y trigo. Este cambio puede ser un incremento del 50% en la demanda global del maíz desde 1995 con un nivel de 558 millones de ton a 837 millones de ton para el año 2020 (CIMMYT, 1999/2000; Cuadro 2.2). Y teniendo en cuenta a que los suelos ácidos cubren una parte significativa de 48 países desarrollados e involucra 1660 millones de ha, se hace necesario la búsqueda a través del mejoramiento genético de nuevos cultivares que no solamente toleren altas saturaciones de aluminio, sino que además sean eficientes en la toma y uso de P.

Cuadro 2.2. Proyección de la demanda del maíz 1995-2020 (millones de toneladas)



Colombia, hasta inicios de la década del noventa, fue autosuficiente en el suministro de alimentos y materias primas. Pero en la última década se ha profundizado la crisis del sector agropecuario, especialmente luego de la apertura económica, donde el país permitió la importación masiva de productos agrícolas fuertemente subsidiados, principalmente desde Estados Unidos. Esto ha generado que la producción nacional sea inviable y no competitiva. El país, al perder su capacidad productiva de alimentos, ha tenido que importar los productos básicos. Para el año 2003 el país importó más de 8 millones de toneladas de alimentos, de estas, 2 millones de toneladas son maíz, que corresponde a más del 70% del consumo nacional, (Vélez, <http://www.semillas.org.co/articulos2.htm?x=49172>).

De acuerdo con los pronósticos del departamento de agricultura de Estados Unidos (USDA), la oferta mundial de maíz disminuirá en 0.79% pasando de 822.86 millones de toneladas en el 2005 a 816.35 millones de toneladas para el 2006, explicado principalmente por el descenso de la producción de Estados Unidos y la reducción en las existencias iniciales. El consumo aumentara en 3.97% lo que representa 27.65 millones de toneladas más respecto al periodo inmediatamente anterior (695.82 millones de toneladas) debido al incremento en la utilización del maíz para la producción de etanol. En respuesta a una pronunciada disminución de los inventarios de maíz en Estados Unidos, China y la Unión europea, las existencias finales para el año 2006 se redujeron en 26.89% alcanzando 92.87 millones de toneladas, La disminución en la oferta y el incremento del consumo hacen prever un aumento del precio del maíz en los mercados mundiales (MADR, 2006).

En Colombia, el área sembrada de maíz amarillo tecnificado durante el 2006 fue de 168254 hectáreas, inferior en 6.86% al área sembrada durante el 2005 (180655 hectáreas). La producción de maíz amarillo tecnificado durante el 2006 fue de 773968 toneladas, lo que representa un decrecimiento de 6.86% respecto a la producción del 2005 (831013 toneladas). Se espera que la industria de balanceados adquiera 191350 toneladas de producción nacional e importe 1804704 toneladas a través del mecanismo público de contingentes arancelarios. La producción nacional restante (582618 toneladas) será demandada por la industria de molienda húmeda, los trilladores y las centrales de abastos. Además las importaciones realizadas a través del mecanismo público de contingencia, se esperan importaciones de 724946 toneladas por fuera del mecanismo, por lo que las importaciones totales de maíz amarillo ascenderán a 2529650 toneladas.

El área de maíz blanco ascenderá a 51159 hectáreas en el 2006, inferior en 3.74% respecto a lo que se observo durante el 2005 (53148 toneladas). La producción se estima en 230216 toneladas en 2006, lo que también representa un decrecimiento de 3.74% respecto a la producción obtenida durante el 2005 (239166 toneladas). A través del mecanismo publico de contingentes arancelarios, la industria de alimentos para el consumo humano importara 41029 toneladas y adquirirá 123210 toneladas de la producción nacional. La producción nacional restante (107006 toneladas) sería demanda por la industria de molienda húmeda, los trilladores y las centrales de abastos. Además de las importaciones realizadas a través del mecanismo publico de contingentes arancelarios, se esperan importaciones de 128406 toneladas por fuera del mecanismo, por lo que las importaciones totales ascenderán a 169435 toneladas (MDAR, 2006).

El país inicia un rápido crecimiento de la industria de balanceados como consecuencia del rápido crecimiento de la industria avícola en respuesta a la ampliación de la demanda de pollo. Esto motivó a que se incrementaran las áreas sembradas en maíz amarillo las cuales se calculan en 633374 hectáreas y se dejara de considerar al maíz como un cultivo civilizador de tierras y entra a formar parte de la oferta de materias primas en la industria de alimentos balanceados para animales (Martínez, 2006). La industria de alimentos balanceados para animales ha presentado grandes tasas de crecimiento jalonado por la cadena avícola que crece en el orden del 6.8%. Esto ha hecho pensar que los gobiernos orienten la política sectorial hacia el crecimiento del área y mejoramiento de la eficiencia con el fin de ampliar la participación de la materia prima nacional y disminuir el déficit del componente importado el cual se estima en cerca de 2 millones de toneladas.

1.2 Características de los suelos tropicales deficientes a P

Los suelos, están caracterizados por su bajo contenido de minerales intercambiables y un alto contenido de arcillas de baja actividad y óxidos de hierro (Fe) y aluminio (Al). Los resultados de los procesos de intemperización también ocasionan la pérdida de bases cationicas, en la desilización de las arcillas y en la generación de hidruros ácidos de Fe y Al ocasionando que el P en forma de fosfato sea inmovilizado o precipitado. También presentan una alta capacidad de fijación de P. En condiciones de sabana nativas en Latinoamérica la concentración de P es menor a 2 ppm (Bray II), lo cual hace necesario la aplicación de P en forma de fertilizante (Rao, 2001)

1.3 Problemas causados por la acidez y bajo P

La toxicidad por aluminio se manifiesta como un amarillamiento severo de las hojas jóvenes y en la muerte de las hojas más viejas; a medida que los síntomas se intensifican, las plantas se atrofian y desarrollan pocas raíces. Se observan a veces efectos indirectos causados por la toxicidad, como la deficiencia de magnesio y fósforo (Martínez y Sarkarung, 1990).

El P es requerido principalmente por tejidos jóvenes que presentan una alta velocidad de división, en donde participa en una gran cantidad de reacciones relacionadas con el crecimiento celular, desarrollo, fotosíntesis y en la utilización de los carbohidratos. (Clarkson and Hanson, 1980; Rao, 1996). El P es un constituyente de la difosfato adenosina (ADP) y del trifosfato de adenosina (ATP), que son dos de las más importantes moléculas que intervienen en el proceso de la vida. La deficiencia de P tienen un efecto directo sobre la expresión de algunos genes que están involucrados en la tolerancia a bajo P, entre estos están los genes que codifican proteínas de tipo fosfatasas, RNAsas (Schaffert et al. 1999). Es tan importante el fósforo en el desarrollo y producción de la planta que es considerado uno de los elementos mayores y debe ser

suministrado en forma de fertilizantes fosforados en suelos que presentan deficiencias del elemento.

Con mucha frecuencia los síntomas ocasionados por las deficiencias de P son el achaparramiento de la planta, disminución de la división o bifurcación de las ramas, hojas más cortas y erectas y floraciones tardías, las hojas viejas pueden tornarse de un color verde oscuro o púrpura rojizo en el caso de deficiencias extremas. También, puede limitar la formación de estructuras reproductivas, senescencia prematura de las hojas y un retraso bien marcado de la floración, un decrecimiento en el número de flores y una restricción bien marcada en la formación de la semilla, lo cual es una de las causas de la disminución del rendimiento en muchas de las especies vegetales. (Rossiter, 1978; Barry and Miller, 1989; Rao, 2001)

1.4 Hibridación en maíz

El mejoramiento del maíz (*Zea mays*, L.), para el desarrollo de híbridos empieza alrededor del año de 1900, con los trabajos de Shull (1909), East (1908), Citados por Hallauer et al. (1988). Anterior a ellos y mucho antes que los europeos colonizaran a América ya se realizaba un tipo primitivo de mejoramiento por los indios americanos.

En 1900 la comunidad científica, tomó conocimiento de las leyes de la herencia descubierta treinta años antes por Gregorio Mendel a través de sus experimentos con arvejas. Muchos investigadores trataron de verificar la aplicabilidad de esas leyes de la herencia para otras especies. En Estados Unidos, J. H. Shull, en la estación experimental de Cold Spring Harbor, New York, decidió estudiar la herencia del número de hileras en la mazorca de maíz. En 1905, empezó a autofecundar dos variedades con diferente número de hileras, las líneas endocriadas fueron cruzadas obteniendo híbridos vigorosos de alto rendimiento de grano. En 1908 Shull sostiene que puede aumentar el rendimiento de grano de maíz desarrollando líneas por autofecundación y posteriores cruces entre ellas para finalmente hacer una evaluación de estas cruces y finalmente seleccionar las dos líneas que producen el mejor de los híbridos. (Kendall y Immer, 1943). Al mismo tiempo, E.M. East, en 1905 realiza autofecundaciones en maíz con el objeto de estudiar los efectos de la endogamia y de la alogamia. Sus resultados fueron similares a los de Shull, encontrando la disminución del vigor por endogamia y el acentuado aumento del vigor y del rendimiento de grano resultante del cruzamiento entre dos líneas seleccionadas. Con los trabajos de mejoramiento de Shull, East y Jones, se inicia el establecimiento de programas de mejoramiento en los Estados Unidos por el USDA para el desarrollo y evaluación de líneas endogámicas e híbridos, alrededor de los años 1915 a 1925.

Aunque fue ampliamente reconocido el incremento del rendimiento de cruces entre líneas, el procedimiento no fue adoptado por dificultades prácticas. La producción de semillas de las líneas era muy limitada, haciendo que el costo de la semilla sea muy alto. La solución para que el vigor híbrido en maíz fuera económicamente factible, resulto de la sugerencia de Jones en 1918 de utilizar híbridos dobles obtenidos de cruzar dos híbridos simples. De esta manera la semilla híbrida era producida en un híbrido simple que tiene un rendimiento de grano mucho más alto que una línea endogámica. Esa sugerencia fue responsable por el éxito del maíz híbrido que domino casi todo el siglo XX y solamente en los últimos años, con la disponibilidad de líneas endogámicas muy vigorosas y el uso de una elevada tecnología en el cultivo del maíz, es como el híbrido simple viene siendo empleado en situaciones específicas (Paterniani, 2000)

1.5 Habilidad combinatoria general y específica

Sprague y Tatum (1942), definieron los conceptos de habilidad combinatoria general y habilidad combinatoria específica. La habilidad combinatoria general es definida como el comportamiento de una línea en combinaciones híbridas y debe ser entendida como la capacidad que tiene un individuo o una población de combinarse con otros y es medida a través de las pruebas de progenie. Por definición la habilidad combinatoria general debe ser evaluada a través de un grupo de líneas para que puedan ser comparables y el objetivo de los trabajos consiste en seleccionar los individuos de mayor valor de habilidad combinatoria general. La habilidad combinatoria específica se presenta cuando alguna de las combinaciones híbridas muestra un comportamiento superior o inferior con respecto al comportamiento promedio de las líneas parentales involucradas en el cruzamiento.

Para utilizar en forma eficiente la variabilidad genética de una especie o cultivar de importancia agronómica, se debe partir de la evaluación previa de los progenitores, respecto a la habilidad combinatoria general y específica para los caracteres agronómicos más importantes. El análisis de la habilidad combinatoria general, permite identificar progenitores con capacidad para transmitir sus caracteres deseables a la descendencia, y la habilidad combinatoria específica posibilita conocer aquellas combinaciones híbridas F1 sobresalientes, originadas de cruzamientos entre variedades, líneas o líneas por variedad. Igualmente este tipo de análisis facilita información sobre el tipo de acción génica que condiciona la expresión de un carácter, lo cual es básico en la escogencia de la estrategia de mejoramiento a seguir. La habilidad combinatoria general está asociada a genes con efectos aditivos, mientras la habilidad combinatoria específica está asociada a genes con efectos no aditivos o con acción de dominancia.

En la mayoría de los cultivos, los estudios de habilidad combinatoria, se han empleado con gran eficiencia cuando se ha abordado el mejoramiento genético. Han sido usado ampliamente en especies alógamas como el maíz y en su mayoría, ha mostrado que la expresión de los principales caracteres agronómicos intervienen tanto los efectos génicos aditivos como los no aditivos. En el mejoramiento de maíz, se ha utilizado la habilidad combinatoria de cruzamientos de razas o variedades con germoplasma mejorado, ya que constituyen una buena alternativa para la búsqueda de caracteres deseables y poder ser integrados en poblaciones mejoradas y aumentar su base genética (Pérez et al. 1995).

La habilidad combinatoria general ha sido asociada con genes de efectos principalmente aditivos (acción génica aditiva), y la habilidad combinatoria específica con genes de efectos dominantes, epistáticos y otros tipos de interacciones génicas (acción génica no-aditiva) (Sprague y Tatum 1942). Sin embargo, Griffing (1953), propuso que la varianza de habilidad combinatoria general contiene además de la varianza genética aditiva una porción de la epistática. La varianza de la habilidad combinatoria específica, incluye toda la varianza de dominancia y el resto de epistásis. Los resultados obtenidos a partir de los estudios de habilidad combinatoria han dado pautas a los mejoradores para decidir cuál es el método o esquema de selección a seguir (Hallauer y Miranda, 1988).

Hallauer y Miranda (1988) y Vega (1987), describen diferentes metodologías para estimar la habilidad combinatoria, entre ellas se encuentran los cruzamientos línea por variedad (CLV), los cruzamientos de línea x probadores, los cruzamientos dialélicos completos y parciales, los trialélicos y los cuadrialelos, siendo los dialélicos especialmente los propuestos por Griffing, (1956) y Hallauer y Miranda (1988) los más utilizados en el mejoramiento de alógamas.

1.6 Heterosis y su importancia

El vigor híbrido en cruzamientos artificiales fue estudiado por primera vez por Koelreuter en 1763, el cual fue retomado con el redescubrimiento de las leyes de Mendel para comienzos de los años 1900, haciendo que el vigor híbrido tome importancia dentro de los genetistas cuantitativos. En la actualidad es aceptado que los caracteres de plantas, animales y humanos son el resultado de la acción, reacción e interacción de un incontable número de genes (Hayes, 1952)

El término heterosis fue acuñado por Shull y propuesto para 1912. Shull usó el término para describir el vigor híbrido manifestado en generaciones heterocigotas, derivadas del cruzamiento entre individuos genotípicamente diferentes y lo definió como el incremento en vigor, tamaño, productividad, velocidad del desarrollo, resistencia a enfermedades, insectos plagas, rigores

climáticos de cualquier clase; manifestados por los organismos híbridos, con respecto a sus correspondientes progenitores endogámicos; como consecuencia de la unión de gametos parentales diferentes. Una de las dificultades que se presentaron para hacer uso del vigor, fue el generar líneas endogámicas de buen rendimiento que permitieran hacer uso de todo el conocimiento teórico, esto conllevó que Jones en 1917 empezara a usar los cruzamientos entre híbridos F1 simples los cuales fueron llamados cruzamientos dobles.

La heterosis se origina y se logra en la hibridación, pero no es una situación universal ni fácilmente observable. Se presenta cuando se cruzan dos padres genéticamente diferentes. El origen y la historia de la heterosis están estrechamente ligados al mejoramiento genético de maíz por hibridación, el cual fue iniciado por Shull en 1909. La heterosis ha sido ampliamente utilizada en programas de mejoramiento de maíz para la identificación de poblaciones genéticamente divergentes como base para el desarrollo de líneas endogámicas para ser usadas en cruzamientos F1 (Hallauer y Miranda, 1988).

Para la realización de los estudios de heterosis y efectos heteróticos, generalmente se ha hecho uso de los apareamientos dialélicos. Los cruzamientos dialélicos intervarietales en los programas de mejoramiento genético vegetal, entre razas o variedades, tienen como propósito básico explorar el potencial híbrido y la heterosis manifestada en sus cruzamientos. El uso del vigor híbrido, como método de mejoramiento, permite obtener cultivares F1 en forma rápida y eficiente.

La heterosis puede ser expresada en tres formas, dependiendo el criterio usado para comparar el comportamiento de un híbrido:

1. Heterosis media (con base al promedio de los progenitores),
2. Heterosis útil (con base al promedio de un testigo estándar comercial) y,
3. Heterobeltiosis (con base al promedio del mejor progenitor).

Desde el punto de vista práctico, la heterosis útil es la más importante, porque permite desarrollar híbridos deseables superiores a los genotipos comerciales existentes en los sistemas de producción actual (Alam *et al.* 2004; Vallejo y Estrada, 2002).

La heterosis basada en el promedio de los progenitores tiene su importancia desde el punto de vista biológico y genético en razón a que considera el aporte genético de los dos progenitores. La heterobeltiosis, tiene su interés desde el punto de vista del fitomejoramiento, ya que permite conocer una estimación de la heterosis más importante para el mejorador; mientras que la heterosis útil, tiene su importancia desde el punto de vista del fitomejoramiento comercial, en

razón a que ofrece una estimación de la heterosis en relación con el mejor genotipo comercial del momento, lo cual nos indica el progreso genético alcanzado y la posibilidad de comercialización de los híbridos obtenidos. Por lo anterior es mejor expresar la heterosis no solo en comparación con los valores parentales sino también con un buen genotipo testigo, dado que la heterosis en las cruzamientos de variedades poco productivas no tiene interés comercial (Alam et al. 2004).

1.7 Herencia de la tolerancia a suelos ácidos

Las bases genéticas de la tolerancia al Aluminio han sido descritas por diversos investigadores en diferentes especies, pero frecuentemente sus resultados son contradictorios. Algunos investigadores sugieren que la tolerancia al Aluminio está controlada por un gen dominante con alelos múltiples (Rhue y Grogan, 1977; Rhue et al. 1978) o por un gene dominante con modificadores (García y Silva, 1979). Miranda et al. (1984) cruzando líneas S1 de "Cateto Flint" con un marcador, concluyeron que la tolerancia al calor y a Al son efectos pleiotrópicos del mismo gen, llamado *Lte2*. La tolerancia es una característica de herencia cuantitativa, siendo más importante la varianza aditiva que la varianza de dominancia (Magnavaca et al. 1987b), mientras que Galvao y Silva, (1978) encontraron que la varianza dominante era mayor que la aditiva.

Duque (1992) trabajo con una población de maíz tolerante a suelos ácidos, encontró mediante el diseño I de Carolina del Norte, que la varianza aditiva es el componente principal de la varianza genética. La varianza dominante aunque es menos importante existe y que podría ser explotada. Pandey et al., (1994b) mostraron que la variación genética aditiva es dos veces más importante que la varianza genética de dominancia en la tolerancia al Aluminio. Los diferentes tipos de varianza genética encontrados para la tolerancia a suelos ácidos, sugieren que los mejoradores deben determinar la magnitud relativa de varianza genética aditiva y no aditiva en sus germoplasma para escoger un método más eficiente de mejoramiento. Borrero et al. (1995), trabajando en la población SA4 encontró que la tolerancia a suelos ácidos es de tipo cuantitativo, de mediana heredabilidad (39%), siendo importantes tanto la varianza aditiva como la varianza dominante, lo cual indica la posibilidad de mejorar la población por selección, y derivar líneas para la posterior generación de híbridos.

En general, parece razonable asumir que hay pocos genes principales con una tendencia dominante y varios genes de efectos menores y aditivos, involucrados en el mecanismo de la tolerancia al Aluminio. Los genes mayores con alguna dominancia se pueden explotar y transferir al germoplasma seleccionado para su uso inmediato, mientras que los genes menores requerirán de un mayor tiempo para ser reunidos y transferidos para su uso. Esta parece ser la

metodología de mejoramiento de poblaciones más adecuada a largo y a corto plazo, para explotar todos los genes deseables que controlan la herencia de la tolerancia a Al.

En la tolerancia no se encontraron efectos recíprocos, siendo de herencia únicamente nuclear, y en las variedades derivadas de las poblaciones tolerantes a suelo ácido son importantes los efectos genéticos aditivos y no aditivos, siendo los primeros de mayor magnitud, (Salazar et al. 1997). Efectos de epistasia han sido reportados también en poblaciones tolerantes a suelos ácidos (Ceballos et al. 1998; Narro et al. 2000). Con base en los resultados anteriores se ha venido utilizando el método de selección recurrente recíproca para capitalizar tanto los efectos aditivos como no aditivos en el mejoramiento de poblaciones (Pandey et al. 1991, Pandey et al. 1992, Pandey et al. 2007).

Es claro, entonces, que existe suficiente variación genética en maíz para la tolerancia al Aluminio y bajo P (Kasim et al. 1990). Muchos híbridos, líneas y compuestos, han sido reportados que poseen tolerancia a altos niveles de Aluminio y/o bajos niveles de fósforo (Salinas, 1978; Rhue et al. 1978; Bahía y Pereira, 1978; Da Silva, 1979). Se ha registrado variación genética en el maíz para producción y secreción de polisacáridos, producción de ácido cítrico, producción de compuestos que aumentan el pH alrededor de la zona radical, permeabilidad de la célula, tolerancia al exceso de Aluminio después de que éste ha penetrado en las células, eficiencia del uso de P, y para la tolerancia a la toxicidad de Mn (Pandey, 1991).

1.8 Genética de la adaptación a bajo P

Para hacer la manipulación genética de genotipos que presentan diferencias a bajo P, es necesario conocer la genética o potencial de características de meristemos y raíces. Se puede hacer uso de técnicas clásicas de mejoramiento o recurrir a técnicas de biología celular o molecular para lograr transferir los genes que pueden ser empleados para mejorar la adaptación a ambiente con bajo P. (Clark & Duncan, 1991; Sussman & Gabelman, 1989)

En estudios realizados en tomate por Coltman et al. (1985), encontró que la heredabilidad para el rendimiento en bajo P variaba de 0.61 a 0.67 dependiendo de la generación usada en la estimación. Los efectos de dominancia juegan un papel más importante que la varianza genética aditiva, esto sugiere que la característica es controlada por efectos genéticos que se desvían del modelo aditivo. Estudios en trigo sobre características de eficiencia a P, mostraron que la toma de P en meristemos por unidad de peso seco de raíz, la cual describe la habilidad de la planta para obtener P del suelo, es una medida bastante eficiente para ser usada en programas de mejoramiento más que las medidas de rendimiento de grano por unidad de P tomado, el contenido de P en el grano como un porcentaje del P total tomado. También se ha usado la

concentración de P en meristemas, como un indicador de la habilidad de absorción de P. En maíz, el contenido de P en la hoja de la mazorca, parece estar controlado por tres genes mayores localizados en el cromosoma 9. (Fawole et al. 1982; Chaubery et al. 1994).

En sorgo los efectos genéticos de dominancia fueron más importantes que los aditivos, mientras en trigo fueron los genes con efectos aditivos los responsables de la expresión del carácter. En frijol, fueron los efectos epistáticos los responsables de la respuesta a bajo P, mientras que en arroz son importantes tanto los efectos aditivos como los efectos de dominancia. (Fawole et al. 1982; Chaubery et al. 1994).

En frijol, las estrategias de mejoramiento implican estudios de características y mecanismos fisiológicos, entre los cuales se han trabajado por parte del grupo de frijol del CIAT, habilidad de translocación de P dentro de la planta, estudios de suelos y movilización de asimilados a semillas, almacenamiento mínimo de P en semillas (ácido fitico) y la modificación de la arquitectura de la raíz con el objeto de aumentar el volumen del área de absorción. (Rao, 2001; Alves et al. 2002) Con estos parámetros han encontrado que la eficiencia a bajo P evaluada a través de la cantidad de materia seca producida por unidad de P en tejido difiere entre cruzamientos específicos, no se encontraron efectos maternos, con estimados altos de heredabilidad. Los efectos epistáticos mostraron ser importantes en la expresión del carácter eficiencia a bajo P; la varianza debido a efectos de dominancia fue más importante que la varianza debida a efectos aditivos (Rao, 2001).

Han sido muchos los autores que han mostrado que en maíz existe variación genética para la absorción y utilización de P, pero han sido pocos los estudios encaminado a determinar la herencia del maíz a bajo P. Uno de los primeros estudios fue el de Gorsline et al. (1964) quien concluyo que en maíz y la característica porcentaje de P en grano y en la hoja de la mazorca, está controlada por genes con efectos aditivos, además los efectos de habilidad combinatoria general fueron mayores a los efectos de habilidad combinatoria específica.

Da Silva et al. (1992), trabajando en soluciones nutritivas, encontró que los efectos recíprocos son estadísticamente significativos para características asociadas a bajo P como lo son peso de biomasa seca, peso seco de raíz y contenido total de P. La presencia de efectos maternos fue publicada por otros autores en la herencia de elementos menores como son K, Na y Ca. Para el carácter peso seco de biomasa aérea son importantes los genes con efectos aditivos y no aditivos, mientras que para el contenido total de P solamente son importantes los genes con efectos aditivos. Aunque la variación encontrada en las cruza evaluadas fue en su totalidad de tipo aditivo, la no aditiva puede jugar un papel importante en la expresión del carácter, ya que la

interacción de padres vs cruzas mostró ser significativa, la cual es una medida de la heterosis. Sugiere además que la herencia a bajo P (varias de las características asociadas) está siendo controlada por un número pequeño de genes.

Schaffert et al. 1999, encontraron que en híbridos tolerantes a suelos ácidos la adaptación a bajo P está fuertemente asociada al desarrollo del sistema radical. Los cultivares tolerantes a Aluminio y eficientes en la absorción de P, rinden más con un mejor comportamiento agronómico a través de las localidades. Se ha logrado la piramidización de genes que confieren resistencia a diferentes estreses bióticos entre los cuales está la tolerancia a altas saturaciones de Al, bajo P, periodos de sequía.

2. Objetivos

1. Evaluar la habilidad combinatoria general y específica de la tolerancia a bajo P de líneas endogámicas de maíz tolerantes a suelo ácido y bajo P en ambientes de la altillanura Colombiana,
2. Evaluar los efectos heteróticos involucrados en la tolerancia a bajo P,
3. Evaluar la heterosis relativa media y heterosis contra el mejor progenitor

3. Materiales y métodos

3.1 Localización

La investigación se desarrolló en dos etapas, en la primera se hizo el aumento y la generación de las líneas parentales y los cruzamientos que conforman el dialelo, respectivamente. La segunda etapa fue la evaluación de las diferentes familias que conforman el dialelo a nivel del campo. En la primera etapa se aumentaron las 12 líneas parentales y se hizo los 66 cruzamientos entre este grupo de líneas en los campos de investigación del CIMMYT / CIAT, en la Ciudad de Palmira, departamento del valle del Cauca (Cuadro 2.5), durante el semestre 2003B. Las progenies generadas fueron llevadas a campo bajo condiciones de suelo ácido y estrés de P en las estaciones experimentales La Libertad de Corpoica, ubicada en las cercanías de la ciudad de Villavicencio, en el departamento del Meta, Lagos de Menegua y la Finca El Tomate, cerca del municipio de Puerto López, en el departamento del Meta, (Cuadro 2.5). La etapa de evaluación en campo se hizo entre los meses de Abril a Octubre del 2004. En los

cuadros 4 y 5, se muestran la ubicación geográfica y características climáticas de los campos de generación y evaluación de progenies.

3.2 Material Genético

Durante los años 2002A, se evaluaron en condiciones de estrés de bajo P y alto aluminio 355 líneas S₄ y 102 líneas S₅, seleccionadas por el Programa Sudamericano de Maíz, (CIMMYT, Colombia) por su tolerancia a altas saturaciones de aluminio (Cuadro 2.3). Esta selección fue realizada en la Finca Menegua de Puerto López, (Departamento del Meta, Colombia), con una saturación de aluminio del 55% y dos niveles de P (4 y 15 ppm). De esta evaluación se seleccionaron 90 líneas, las cuales fueron evaluadas por segunda vez en la Finca el Tomate, cerca del municipio de Puerto López, (Departamento del Meta, Colombia), durante el ciclo 2003A. La evaluación de las 90 líneas fue bajo las mismas condiciones de estrés de Al y P.

Cuadro 2.3. Genotipos, resistencia y origen de 457 líneas avanzadas de maíz tropical del CIMMYT

Genotipos	Origen	Carácter	Nivel de Endogamia	# Entradas	Familias S3/S5
Caracteres especiales	Colombia	Al, Acame	S4	22	22
Lin Am Res Insectos	Colombia	Al, Cogollero	S4	6	2
Lineas Sn Am Res Insectos	Mexico	Al, Cogollero	S4	34	14
Pob Phaeosphaeria	Colombia	Al, Phaeosphaeria	S4	49	18
Pob SA SRR-C0	Colombia	Al	S4	12	7
Pob SR Tol a Insectos	Colombia	Al, Cogollero	S4	109	46
Reciclaje (CLA27xCML357)	Colombia	Al, Precocidad	S4	110	42
Spodoptera Grupo A	Argentina	Al, Cogollero	S4	13	6
Caracteres especiales	Colombia	Al	S5	46	46
Pob SA SRR-C0	Colombia	Al	S5	45	27
Reciclaje SSA496A	Colombia	Al	S5	11	3
Total				457	233

De esta población se selecciono, según los criterios de absorción y el uso de P, propuestos por Schaffert et al. (2001) 30 líneas con diferentes respuestas a bajo P, de las cuales se escogieron las 12 líneas más contrastantes (6 líneas eficientes y 6 líneas no eficientes) para hacer el dialelo durante el ciclo 2003B (Cuadro 2.6). Los cruzamientos en campo se hicieron de acuerdo al diseño dialélico y se sembró en forma pareada tres surcos de 5 m de hembra y tres surcos de macho en donde se hizo tanto la crusa directa como la reciproca, al momento de la cosecha se hizo una mezcla física de toda la semilla cosechadas en cada cruzamiento F1. Simultáneamente se aumentaron las líneas para ser incluidas en la evaluación de las cruzas F1s directas. Cada línea parental fue sembrada en parcelas de 5 surcos de 5 metros, se hicieron autofecundaciones y al momento de la cosecha se desgrano en una mezcla física de la semilla. En la Figuras 2.1 y

2.2 se muestran los esquemas seguidos en campo para la generación de las F1s y los padres. En ésta etapa se hicieron los 66 cruzamientos F1 y se incremento la semilla de los 12 padres.

3.3 Manejo agronómico

Los lotes seleccionados para la evaluación de los cruzamientos y los padres, correspondían a lotes de sabana nativa, que no presentaban ningún tipo de labranza y trabajo agronómico previo. En El tomate los niveles iniciales de aluminio fueron de 93.14% de saturación de aluminio y 3.43 ppm de P, con un pH de 4.31. En Villavicencio el lote mostró porcentajes de saturación de aluminio de 49.42 y 79.01%, 8.62 y 6.70 ppm de P y un pH de 4.60 y 4.75 (Cuadro 2.4).

La fertilización con cal dolomita fue realizada entre 1 y 2 meses antes de la siembra y la cantidad fue de 2.21 t/ha, para llevar los lotes a 55% de saturación de aluminio. Para alcanzar los niveles de alto y bajo P, se adiciono P en forma de superfosfato triple (SFT). En El Tomate se adicionaron 576 y 28 kg ha⁻¹ del fertilizante a los lotes de alto (15 ppm de P) y bajo P (4 ppm de P). En Villavicencio se manejaron los dos lotes con un nivel de bajo P y no se adiciono P, (Cuadro 2.4).

Una vez encalado el lote, se hizo una preparación convencional, con un pase de cincel vertical se hicieron los surcos espaciados a 80 cm. La siembra se hizo manual, colocando la semilla a una profundidad de 5 cm de profundidad en la parte superior del surco.

La fertilización con nitrógeno (N) se hizo mediante la aplicación de urea y se colocaron 300 Kg ha⁻¹. El potasio (K), fue puesto en forma de cloruro de potasio (KCl) y se adicionaron 239 y 81 Kg ha⁻¹ para El Tomate y La Libertad (Villavicencio), respectivamente. El zinc (Z) fue puesto en forma de sulfato de Zn (SO₄Zn) y se adicionaron 35 y 25 Kg ha⁻¹ para El Tomate y La Libertad (Villavicencio), respectivamente. La forma de aplicación del fertilizante se hizo de acuerdo al plan de fertilización para los ensayos conducidos por el CIMMYT, en la altillanura y consistió en la adición total del SFT, el 50% de KCl, una tercera parte de la urea y todo el sulfato de Zn durante la siembra. A los 35 días después de la siembra se le hizo la segunda aplicación en donde se coloco lo restante de la urea y el 50% del KCl. La primera aplicación del fertilizante fue realizada de forma mecánica, mientras que la segunda aplicación fue hecha manualmente, aplicado el fertilizante en banda y tapado para disminuir las perdidas por evaporación y lixiviación.

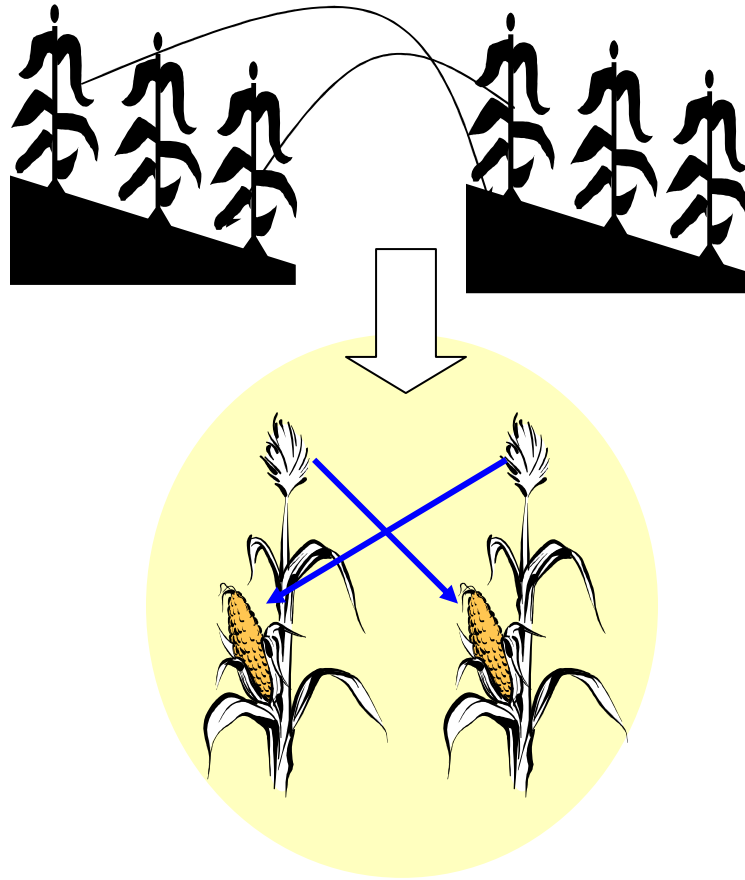
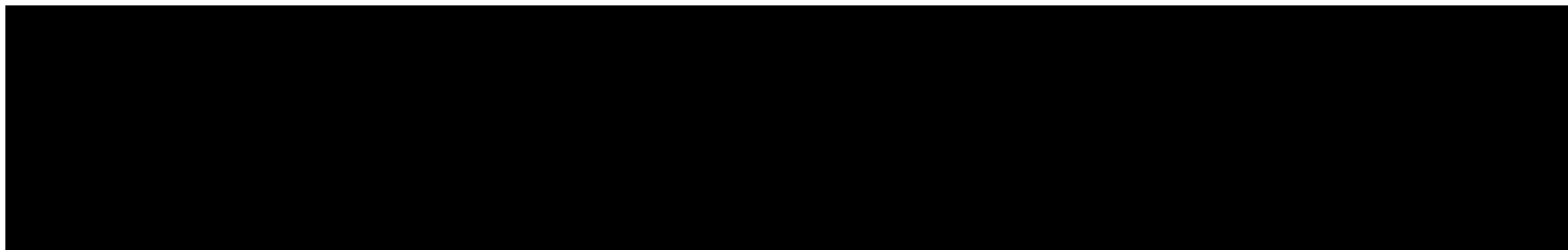


Figura 2.1. Esquema de cruzamientos dialélicos para la obtención de los cruzamientos F1s (Elaboró: L.K. Gómez, CIMMYT, Colombia)

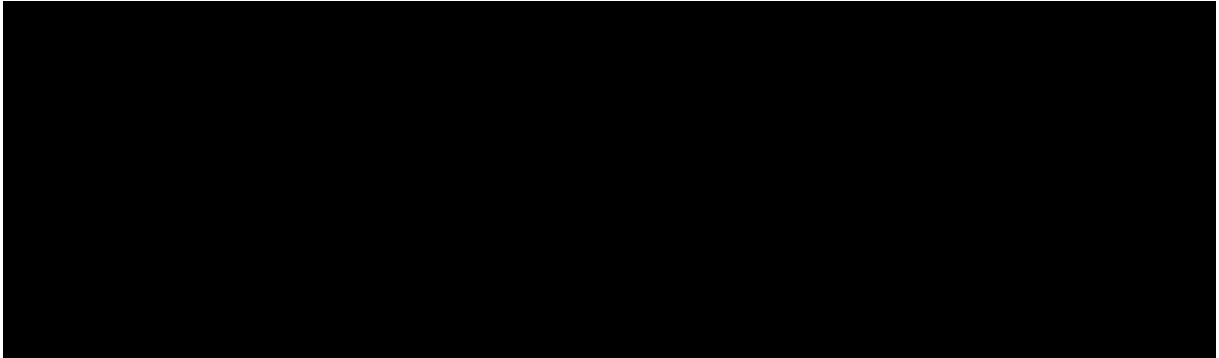


Figura 2.2. Procedimiento de autofecundación para la obtención de los padres. (Elaboró: L.K. Gómez, CIMMYT, Colombia)

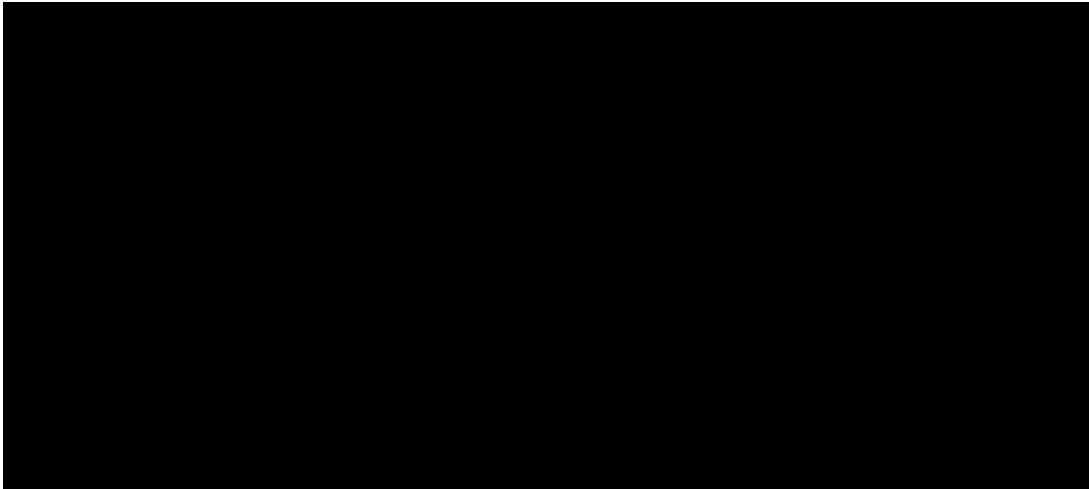
Cuadro 2.4. Características químicas de los lotes de evaluación y selección de fenotipos tolerantes a bajo P



Cuadro 2.5. Características climáticas de los sitios de evaluación y selección de líneas y F1s tolerantes a bajo P

A large black rectangular box redacting the content of Cuadro 2.5.

Cuadro 2.6. Líneas susceptibles y tolerantes a bajo P, seleccionadas e incluidas en el diseño dialélico

A large black rectangular box redacting the content of Cuadro 2.6.

Para el control de malezas de los ensayos se hizo una aplicación de atrazina y dual en preemergencia, en dosis de 1.5 kg ha^{-1} y 1.5 l ha^{-1} , respectivamente. Una vez emergido el cultivo el control de malezas se hizo de manera Manual y se realizaron dos limpiezas durante el desarrollo del cultivo. En el control de los insectos se utilizó Clorpirifos al momento de la siembra y se hicieron 4 aplicaciones posteriores a la emergencia hasta la floración.

3.4 Caracteres evaluados

3.4.1 Fisiológicos

3.4.1.1 Conductividad eléctrica

Fue tomada en las horas de la mañana, cuando cada una de las plantas de las diferentes familias (cruzamientos y padres) alcanzo el 50% de la floración masculina. Se uso un

capacitómetro BK Precision 810C, siguiendo la metodología propuesta por Van Beem et al, 1998, la cual consiste en el uso del capacitómetro y sus dos electrodos. El electrodo positivo va conectado mediante un gancho a una varilla de cobre de 55 cm, de los cuales 15 cm son introducidos en el suelo. El electrodo negativo va conectado con otro gancho al tallo de la planta (se le debe quitar la ligula), a una altura de 10 cm del suelo. El medidor se calibra en la escala de 20 nF en donde se ajusta a cero, mientras las lecturas son realizadas en la escala de 200 nF. Una vez conectados el electrodo en el tallo de la planta se debe esperar entre cinco y diez segundos para que el capacitómetro se estabilice y así poder tomar una lectura correcta. El suelo debe estar en capacidad de campo o tener buena humedad para que el flujo de corriente no sea interrumpido y la lectura sea lo más precisa (Figura 2.3).

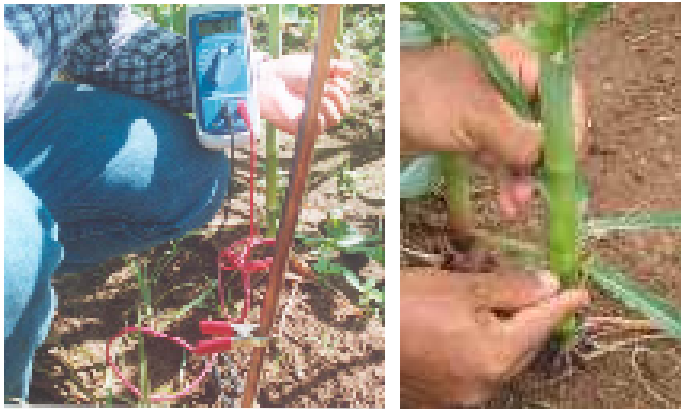


Figura 2.3. Capacitómetro BK PRECISION 810C y forma de uso en maíz

3.4.1.2 El área foliar

Se tomó según lo propuso Fakorede et al. 1976. Es un método no destructivo que se realizó durante la época de la floración masculina y se tomó sobre la hoja de la mazorca, en donde se midió la longitud y ancho máximo y se ajusto por el número de hojas, por un factor de ajuste de área de la hoja de 0.75 y una constante que corresponde al coeficiente de regresión entre el área total de la planta y el área de la hoja de la mazorca (Figura 2.4). El área foliar de la planta estuvo dada por la ecuación:

$$AF = 9.39 \times 0.75 \times L_{MAX} \times A_{MAX}$$

Donde:

AF = área Foliar,

0.75 = Factor de ajuste para el área de la hoja de la mazorca,

9.39 = Coeficiente de regresión entre área total y área de la hoja de la mazorca,

L_{MAX} y A_{MAX} = Longitud y ancho máximo de la hoja de la mazorca.



Figura 2.4. Estimación del área foliar en maíz

3.4.1.3 Contenido de P total

La cuantificación de este parámetro se realizó a los 65 días después de la siembra cuando las plantas estaban en el 50% de la floración masculina. Se tomó la hoja de la mazorca de 3 plantas por cada una de las generaciones que componen los cruzamientos y los padres. Las hojas fueron lavadas con agua destilada por dos ocasiones, secada en un horno a una temperatura de 70 °C durante 72 horas, posteriormente se molió y envió al laboratorio para estimar el porcentaje de fósforo total (Salinas y García, 1985).

3.4.1.4 Contenido de clorofila

Esta variable fue medida mediante un clorofilometro marca SPAD Minolta (Figura 2.5), al momento que las familias de F1s y padres están en el 50% de la floración masculina. Su medición se hizo sobre la hoja de la mazorca de 3 plantas por cada una de los cruzamientos F1 y de los respectivos padres.



Figura 2.5. Clorofilometro SPAD Minolta y su uso

3.4.2 Variables agronómicas, rendimiento y sus componentes

Las variables agronómicas fueron evaluadas entre los 90 y 120 días después de la siembra. Las variables relacionadas con el rendimiento se tomaron al momento de la cosecha.

3.4.2.1 Rendimiento de grano seco (t/ha) (YLD)

Se tomo al momento de la cosecha para lo cual se peso todas las mazorcas de la parcela para cada una de las entradas (cruzamientos y de los padres). Para la evaluación del dialelo se usaron los pesos totales por parcela en kg. En la estimación del rendimiento total de la parcela se tomo el peso de todas las mazorcas y se extrapolo a t/ha, usando la siguiente fórmula:

$$(t/ha) = \frac{10Pc * Id}{Area} * \frac{(100 - Hum)}{85}$$

Donde:

t/ha = peso de grano seco al 15 % de humedad en t/ha

Pc = peso de grano por parcela en Kg.

Id = índice de desgrane por parcela

Hum = porcentaje de humedad en campo

Área = referida a la parcela cosechada.

Floración femenina (días) (FEM): se tomó como el número de días transcurridos desde el momento de la siembra hasta la aparición del 50% los estigmas, de las plantas que conforman la parcela o unidad de experimental.

Floración masculina (días) (MAS): se tomó como el número de días transcurridos desde el momento de la siembra hasta que el 50% de las plantas espigadas empieza la emisión del polen.

Humedad del grano (%) (HUM): se tomó al momento de la cosecha y se evaluó con un determinador de humedad a una muestra representativa de todas las mazorcas de la parcela.

ASI (días): se tomó como la diferencia entre los días a floración femenina y masculina.

3.4.2.2 Características relacionadas con el crecimiento de la planta

Altura de la planta (cm) (ALPL): se tomó como la distancia desde la parte basal de la planta hasta el punto de inserción de la espiga. Para su evaluación se tomaron 10 plantas tomadas al azar de cada una de las parcelas o unidades experimentales.

Altura de la mazorca superior (cm) (ALMZ): se tomó como la distancia de la parte basal de la planta hasta el punto de inserción de la mazorca superior. La evaluación se hizo sobre las 10 plantas que se tomo la altura de la planta.

Acame de tallo (%) (ACT): se tomó en términos porcentuales el número de plantas con acame de tallo con respecto al número total de plantas de la parcela o unidad experimental. El acame de tallo ocurre cuando la planta se quiebra entre la parte basal y la mazorca superior.

Acame de raíz (%) (ACR): se tomó en términos porcentuales el número de plantas con acame de raíz con respecto al número total de plantas de la parcela o unidad experimental. El acame de raíz ocurre cuando la planta muestra una inclinación con respecto al suelo inferior a 30 grados

3.4.2.3 Características relacionadas con el aspecto de la planta y la mazorca

Aspecto de la planta (escala: 1-5) (ASP): se tomó como el conjunto de caracteres asociados a la planta como son altura de planta de planta y de mazorcas homogéneas, buen llenado de la mazorca, que no presente ninguna o muy poca enfermedad foliar, buena cobertura, entre otras. Su evaluación se hizo a los 90 días después de la siembra. Se hizo una calificación en escala de 1 a 5, en donde 1 corresponde a una familia con buen aspecto y buen potencial de rendimiento y 5 será una familia que no se ve deseable y mostrara bajo potencial de rendimiento.

Aspecto de la mazorca (escala: 1-5) (ASM): se tomó como el conjunto de caracteres relacionados con el aspecto y la sanidad de la mazorca, entre ellos el número de mazorcas sanas, forma y llenado de la mazorca, homogeneidad en las hileras de granos, numero de hileras por mazorca, sanidad del grano, entre otras. La evaluación de este carácter se tomo al momento de la cosecha y se hizo una calificación sobre el total de las mazorcas cosechadas de la parcela o unidad experimental.

Cobertura de la mazorca (%) (COB): se tomó en porcentaje, el número de mazorcas con punta descubierta sobre el total de plantas de la parcela o unidad experimental. La evaluación se hizo a partir de los 90 días.

Pudrición de la mazorca (%) (POD): se tomó como porcentaje, el número de mazorcas con algún grado de pudrición sobre el total de las mazorcas de la familia. La evaluación se hizo al momento de la cosecha.

Textura del grano (Escala: 1-5) (TEX): se tomó la dureza del grano como la moda de la totalidad de las mazorcas, donde 1 corresponde a un grano cristalino y 5 a un grano dentado. La evaluación se hizo al momento de la cosecha.

3.4.2.4 Características relacionadas con la sanidad de planta y mazorca

Enfermedades (escala: 1-5) (ENF): se evaluó la incidencia y la severidad de las enfermedades prevalentes en la región. La evaluación se hizo a los 90 días después de la siembra. La infección por enfermedades foliares y de la mazorca se registrarán según una escala de 1 a 5, donde 1 indica la ausencia de la enfermedad y 5, una infección muy severa. Se registro la calificación en números enteros o con una media unidad.

3.5 Diseño experimental

3.5.1 Análisis de las cruza F1s y los padres

La evaluación de las 66 cruza F1s y los 12 padres se hizo en condiciones de estrés de aluminio (55%) y dos niveles de P (4 y 15 ppm) en las fincas Menegua y El Tomate, (Puerto López, Departamento del Meta) y una en Villavicencio bajo dos niveles de aluminio. Se hizo una evaluación de los padres “perse” en Palmira (CIAT). Se uso un diseño de alpha lattice de 6*13 con 3 repeticiones (Barreto, et al. 1993). La parcela útil fue de un surco de 5 m y una densidad de 53.000 plantas/ha. Para las pruebas de significancia y ajuste de medias se considero a los genotipos con efectos fijos y las localidades con efectos aleatorios. Los datos generados se analizaron usando el procedimiento MIXED del programa estadístico SAS (SAS, 1986).

3.5.2 Análisis estadístico

Se usó un modelo de alpha lattice en donde el modelo matemático es:

$$Y_{ijk} = \mu + r_j + \beta_{ij} + \tau_i + e_{ijk}$$

En donde:

Y_{ij} = promedio del tratamiento i en la repetición j

μ = media general del experimento

- t_i = efecto del tratamiento o familia i ($i= 1,2,3$)
- r_j = efecto de la repetición j ($j = 1,2,3$)
- β_{ij} = efecto del error intrabloque
- e_{ijk} = error experimental a nivel de una parcela simple.

El análisis de varianza asociado al modelo matemático de bloques incompletos se muestra a en el Cuadro 2.7.

Cuadro 2.7. Análisis de varianza para el modelo de bloques incompleto (alpha latice 0,1)

Fuente de variacion	gl	Cuadrados medios	F	
Repeticiones (r)	r-1	2	CMr	CMr/CME
Error Intrabloque	r(b-1)	15	Cmib	
Familias (f)	f-1	77	CMf	CMf/CME
Error			CME	

3.5.3 Comparación de medias

En el análisis o comparación de medias, solo se usaran aquellas variables en las cuales el análisis de varianza mostró diferencias significativas entre entradas. Para la comparación de medias se uso el estadístico de LSD, cuyo comparador se obtuvo mediante el uso de la siguiente fórmula:

$$LSD = t_{(\alpha,0.05)} \sqrt{\frac{2 * CMerror}{r}}$$

Donde:

- LSD = diferencia mínima significativa
- CMerror = cuadrado medo del error
- $t_{(\alpha,0.05)}$ = valor de probabilidad de t, a un nivel de significancia del 5%
- r = número de repeticiones o número de datos que dieron origen a la media.

3.5.4 Análisis genético

Para el análisis genético se uso la metodología propuesta por Hallauer y Miranda (1981), la cual es una combinación de las ventajas de las metodologías de Gardner y Eberhart (1966 y 1967) con las metodologías de Griffing (1956), en donde la suma de cuadrados de las entradas se dividió en tres componentes, uno debido a padres, otro a cruzas y el tercero al contraste de padres vs cruzamientos, éste último componente es similar a la heterosis media del método de

Gardner y Eberhart (1966). La suma de cuadrados debida a la variación de las cruzas se analizó de manera similar a la metodología 4 de Griffing (1956), en donde sólo se usaron para el análisis las cruzas F1s sin tener en cuenta los padres. En el Cuadro 2.8 y 2.9, se muestra el esquema del análisis de varianza para una localidad y para el combinado a través de localidades. La prueba de F se hizo contra los errores respectivos asumiendo un modelo mixto. La estimación de los efectos de habilidad combinatoria general, específica y heterosis, fueron estimados con el programa GENES (Cruz, 2001). Se estimó la heterosis media y la heterosis con respecto al mejor padre para cada una de las cruzas F1.

El modelo estadístico para el análisis de varianza es:

$$X_{ijk} = \mu + r_k + g_i + g_j + s_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

μ : media general

r_k : efecto de la replicación k.

g_i y g_j : efectos de ACG

s_{ij} : efecto de ACE

ε_{ijk} : error experimental para la X_{ijk} observación, con $k = 1, 2, \dots, r$ replicaciones; $i = j = 1, 2, \dots, n$ padres.

Para el modelo fijo, los efectos de ACG y ACE son estimados respectivamente, como sigue:

$$g_i = \left(\frac{1}{(n * (n - 2))} \right) * (nx_i - 2x)$$

$$s_{ij} = x_{ij} - \left(\frac{1}{(n - 2)} \right) * (x_{i.} + x_{.j}) + \left(\frac{2}{(n - 1)(n - 2)} \right) * x_{..}$$

Cuadro 2.8. Análisis dialélico propuesto por Hallauer y Miranda, (1981) para una sola localidad.

Fuente de Variacion	gl		Cuadrados Medios
	general	r=3; p=12	
Repeticiones	r-1	2	
Entradas	[p(p+1)/2]-1	77	M₂
Padres (P)	p-1	11	M ₂₁
P Vs C	1	1	M ₂₂
Cruzas F1s (C)	[p(p-1)/2]-1	65	M ₂₃
ACG	p-1	11	M ₂₃₁
ACE	p(p-3)/2	54	M ₂₃₂
Error	(r-1){[p(p+1)/2]-1}	77	M₁
Total	[rp(p+1)/2]-1	155	

La varianza de los efectos de \hat{g}_i para cada progenitor se puede estimar así:

$$\sigma^2 \hat{g}_i = (\hat{g}_i)^2 - \left(\frac{(p-1)}{p(p-2)} \right) \sigma^2$$

La varianza de los efectos de \hat{S}_{ij} para cada progenitor se puede estimar así:

$$\sigma^2 \hat{S}_{ij} = \left(\frac{1}{(p-2)} \right) \sum S_{ij}^2 - \left(\frac{(p-3)}{(p-2)} \right) \sigma^2$$

Donde:

$\sigma^2 \hat{g}_i$ = varianza de los efectos de ACG para cada progenitor.

\hat{g}_i = efecto de ACG para cada progenitor.

P = número de progenitores en el dialélico.

σ^2 = cuadrado medio del error del análisis de habilidad combinatoria.

$\sigma^2 \hat{S}_{ij}$ = varianza de los efectos de ACE para cada progenitor.

$\sum \hat{S}_{ij}^2$ = sumatoria de los efectos de ACE al cuadrado para cada progenitor.

Todas las pruebas de significancia estadística para los efectos \hat{g}_i y \hat{S}_{ij} , se realizaron mediante una prueba de t de Students. En ella las hipótesis que se probaron fueron las siguientes:

Ho: $\hat{g}_i = 0$

Ho: $\hat{S}_{ij} = 0$

Ho: $\hat{g}_i \neq 0$

Ho: $\hat{S}_{ij} \neq 0$

$$t_c = \left(\frac{(\hat{g}_i - 0)}{\sqrt{\text{Var}(\hat{g}_i)}} \right);$$

$$t_c = \left(\frac{(\hat{s}_{ij} - 0)}{\sqrt{\text{Var}(\hat{s}_{ji})}} \right)$$

3.5.5 Estimación de heterosis

Se estimaron la heterosis relativa con base al promedio de los progenitores (HM), la heterobeltiosis con base en el mejor progenitor (HMP).

Heterosis relativa (HM): es la relación entre el valor promedio de cada uno de los híbridos F1 y el promedio de los dos progenitores (\bar{X}_p), expresado en porcentaje.

$$HM = \left[\left(\frac{F_1}{\bar{X}_p} \right) * 100 \right] - 100$$

Heterobeltiosis o heterosis sobre el mejor padre (HMP): es la relación entre el valor promedio de cada uno de los híbridos F1 y el promedio del progenitor de mejor comportamiento (MP), expresada en porcentaje.

$$HMP = \left[\left(\frac{F_1}{MP} \right) * 100 \right] - 100$$

Cada una de las estimaciones de heterosis para cada cruzamiento F1, en la variable rendimiento de grano, se probó estadísticamente mediante el uso de una prueba de t de Student. En donde la hipótesis a probar fue:

Para la heterosis media (HM)

Ho: $H_{ij} = 0$

Ho: $H_{ij} \neq 0$

Y la prueba de t:

$$t_c = \frac{(F_{1ij} - \bar{X}_p)}{\sqrt{\frac{2CME}{r}}} \text{ y } t_c = \frac{(F_{1ij} - \bar{X}_p)}{\sqrt{\frac{2CME_c}{ra}}}$$

Donde:

$F1_{ij}$ = promedio del híbrido ij

\bar{X}_p = promedio de los progenitores del híbrido ij

CME = cuadrado medio del error común del análisis de varianza, en la evaluación conjunta de los progenitores y sus híbridos F1's

CME_C = cuadrado medio del error combinado del análisis de varianza a través de localidades, en la evaluación conjunta de los progenitores y sus híbridos F1's.

r: número de repeticiones

a: número de ambientes

Para la heterosis sobre el mejor padre (HMP) en una localidad:

$$t_c = \frac{(F1_{ij} - MP)}{\sqrt{\frac{2CME}{r}}}$$

Y a través de localidades:

$$t_c = \frac{(F1_{ij} - MP)}{\sqrt{\frac{2CME_C}{ra}}}$$

$$CME_C = \frac{(SCp + SCc)}{(glP + glC)}$$

Donde:

$F1_{ij}$ = promedio del híbrido ij

MP = promedio del progenitor de mayor comportamiento del híbrido ij

CME = cuadrado medio del error común del análisis de varianza, en la evaluación conjunta de los progenitores y sus híbridos F1's

CME_C = cuadrado medio del error combinado del análisis de varianza a través de localidades, en la evaluación conjunta de los progenitores y sus híbridos F1's

SC_p y SC_c = suma de cuadrados de la fuente de variación padres y cruzamientos, respectivamente

glP y glC = grados de libertad de padres y cruzamientos, respectivamente

r: número de repeticiones

a: número de ambientes

4. Resultados y discusión

4.1 Análisis de varianza por localidad

4.1.1 Rendimiento de grano (t/ha)

El rendimiento de grano fue evaluado en dos localidades de Villavicencio con 4 ppm de P (V1BP y V2BP); y 2 localidades de Menegua una con 4 ppm (bajo P, MNBP) y otra con 15 ppm (Alto P, MNAP), en todas las localidades se corrigió el suelo a 55 % de saturación de Al. V1BP y V2BP, presentaron coeficientes de variación de 22.5% y 28.1% respectivamente. MNBP mostró un coeficiente de variación de 27.1% y MNAP un coeficiente de variación de 12.6%, estos resultados son similares a los encontrados en las dos primera etapas del estudio en donde se observaron coeficientes de variación altos en condiciones de estrés de P, debido a aspectos relacionados con el ambiente, la constitución genética de los fenotipos y a su interacción (Cuadro 2.10).

Cuadro 2.9. Análisis dialelo y prueba de F, propuesto por Hallauer y Miranda, (1988) a través de ambientes, cuando se asume efectos fijos para entradas y efectos aleatorios para localidades

Fuente de Variación	general	gl		Cuadrados Medios	Prueba de F
		l=2,r=3; p=12	l=4,r=3; p=12		
Localidades (L)	L-1	1	3	M₅	M₅/M₄
Rep/L	l(r-1)	4	8	M₄	
Entradas (G)	[p(p+1)/2]-1	77	77	M₃	M₃/M₂
Padres (P)	p-1	11	11	M ₃₁	M₃₁/M₂₁
P Vs C	1	1	1	M ₃₂	M₃₂/M₂₂
Cruzas F1s (C)	[p(p-1)/2]-1	65	65	M ₃₃	M₃₃/M₂₃
ACG	p-1	11	11	M ₃₃₁	M₃₃₁/M₂₃₁
ACE	p(p-3)/2	54	54	M ₃₃₂	M₃₃₂/M₂₃₂
G x L	(l-1){[p(p+1)/2]-1}	77	231	M₂	M₂/M₁
P x L	(l-1)(p-1)	11	33	M ₂₁	M₂₁/M₁
P Vs C x L	l-1	1	3	M ₂₂	M₂₂/M₁
C x L	(l-1){[p(p-1)/2]-1}	65	195	M ₂₃	M₂₃/M₁
ACG x L	(l-1)(p-1)	11	33	M ₂₃₁	M₂₃₁/M₁
ACE x L	(l-1)[p(p-3)/2]	54	162	M ₂₃₂	M₂₃₂/M₁
Error	l(r-1){[p(p+1)/2]-1}	154	231	M₁	
Total	[lp(p+1)/2]-1	311	467		

El índice de rendimiento de grano (YLD) en suelo con bajo P (BP) y suelo con alto P (AP) (YLD BP/AP) mostró un coeficiente de variación de 42.8%, y puede ser explicado por la amplia

heterogeneidad entre los dos niveles de P, además en la estimación del índice se involucró la totalidad de las observaciones. Este índice da una medida de la pérdida del rendimiento del grano cuando un cultivar es sometido a estrés de P.

El rendimiento de grano de MNBP fue analizado a través de un análisis de covarianza, en donde la covariable fue el rendimiento de grano de MNAP, (YLD_{bp} Cov AP), mostró un coeficiente de variación de 27% y da una estimación de la respuesta genética al estrés de P de los híbridos (Cuadro 2.10).

El análisis de varianza mostró diferencias estadísticas altamente significativas para repeticiones en las localidades V1BP y V2BP. La fuente de variación entrada mostró diferencias estadísticas altamente significativas en todos los ambientes de evaluación al igual que en los dos índices de evaluación. En Villavicencio las repeticiones explicaron el 6% y 4% de la variación total observada y MNBP explicó el 1%. En condiciones de bajo P, la suma de cuadrados de las entradas recoge entre 78 y 81% de la suma de cuadrados del total, mientras MNAP recoge un porcentaje mayor de la suma de cuadrados del total (88%). El cuadrado medio del error está recogiendo el 16%, 15% y 22% de la varianza total en los ambientes de bajo P.

La suma de cuadrados de la fuente de variación entradas se descompuso en fuentes de variación de padres (P), cruzamientos (C) y padres vs cruzamientos (PvsC). Los cruzamientos y el contraste de PvsC, mostraron diferencias estadísticas altamente significativas para los tres ambientes con bajo P. Los padres mostraron diferencias estadísticas altamente significativas en todos los ambientes de evaluación con excepción de V2BP. Los resultados sugieren la presencia de heterosis y variabilidad genética a la tolerancia a bajo P entre los padres y las cruas.

El contraste de PvsC, está recogiendo el 59% de la suma de cuadrados de las entradas en V1BP, 42% en V2BP y 29% en MNBP, lo cual sugiere que la heterosis y por lo tanto los efectos genéticos no aditivos juegan un papel importante en la tolerancia a bajo P. Los cruzamientos están recogiendo el 38% de la suma de cuadrados de las entradas en V1BP, el 56% en V2BP y el 66% en MNBP, y los padres recogen el 4%, 2% y 5%, respectivamente. Estos resultados sugieren que los efectos genéticos aditivos pueden estar involucrados en la expresión del carácter, aunque con menos importancia que los efectos genéticos no aditivos.

La suma de cuadrados debida a padres (P), se dividió en suma de cuadrados de padres tolerantes (T), susceptibles (S) y el contraste de TvsS. Con excepción de V1BP no se encontraron diferencias estadísticas dentro los grupos de padres T y S, pero si entre ellos ya que el contraste de TvsS mostró diferencias estadísticas altamente significativas en V1BP y MNBP, y

recogen el 43% y 62%, respectivamente de la suma de cuadrados de los padres. Estos resultados sugieren que los genotipos dentro de los grupos son bastante similares en cuanto su respuesta a bajo P, pero diferentes entre ellos. En general, los padres T y el contraste de TvsS, son los que recogen el mayor porcentaje de la varianza debida a padres. Los padres S, no mostraron ser estadísticamente diferentes en ninguna de las tres localidades. Estos resultados sugieren que los padres dentro de cada grupo responden de igual manera al estrés de P, aunque entre grupos de padres tolerantes y susceptibles si hay respuesta diferencial (Cuadro 2.10).

La suma de cuadrados de las cruzamientos fue particionada en suma de cuadrados de cruzamientos de líneas tolerantes x tolerantes (TxT), líneas susceptibles x susceptibles (SxS) y líneas tolerantes x susceptibles (TxS). Para las tres localidades con bajo P, se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas para las tres combinaciones. Los cruzamientos de SxS están explicando entre el 12% y 22% de la suma de cuadrados de los cruzamientos. TxT explican entre el 22% y 37%. Los cruzamientos de TxS explican en mayor porcentaje la varianza debida a cruzamientos (49% a 65%). Estos resultados sugieren que la tolerancia a bajo P es un carácter de tipo oligogénico a poligénico, (Cuadro 2.10).

El análisis de habilidad combinatoria, mostró que tanto la habilidad combinatoria general (ACG) como la habilidad combinatoria específica (ACE) presentaron diferencias estadísticas altamente significativas en las tres localidades de bajo P, siendo la ACE la más importante en la expresión del carácter, ya que explica el 76% en V1BP, 93% en V2BP y 71% en MNBP de la variación observada, mientras que ACG solo explica el 24%, 7 y 29%, respectivamente. Estos resultados sugieren que en la expresión del carácter están involucrados tanto efectos genéticos aditivos como no aditivos, siendo estos últimos los que más influyen en la expresión de la tolerancia a bajo P.

Para el ambiente con alto P, (MNAP), se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas para entradas y explican el 88% de la variación total observada. La descomposición de las entradas mostró que padres y los cruzamientos mostraron diferencias estadísticas altamente significativas explicando el 42% de la variación de las entradas (4 y 38%, respectivamente). El contraste de PvsC mostró diferencias altamente significativas y explica el 58% de la varianza de las entradas. Estos resultados son similares a los del ambiente de bajo P en donde la presencia de efectos heteróticos son significativos. En este ambiente se detectaron diferencias estadísticas significativas dentro de los padres tolerantes, susceptibles y para el contraste de T vs S, distribuyéndose en igual porcentaje la variación observada entre los padres, esto sugiere que cuando el estrés de bajo P no es tan fuerte se puede hacer una mejor discriminación de los padres y además permite ver el potencial de rendimiento de las líneas.

En condiciones de no estrés de P, los cruzamientos TxT, SxS y TxS, mostraron diferencias estadísticas altamente significativas, siendo los cruzamientos TxS los que están explicando en mayor porcentaje la variación entre cruzamientos (43%), seguida de TxT (35%) y SxS (19%), esto sugiere que el carácter es de tipo poligénico.

La partición de la suma de cuadrados de los cruzamientos en sus habilidades combinatorias, mostró diferencias estadísticas altamente significativas para la ACG y ACE, siendo la ACE, la que está explicando en un 81% la variación observada, estos sugiere que en la expresión del carácter en condiciones de no estrés de P son importantes tanto los efectos genéticos aditivos como no aditivos, siendo estos últimos los de mayor importancia (Cuadro 2.10).

El índice de rendimiento relativo de bajo y alto P, (YLD bp/ap), mostró diferencias altamente significativas entre las entradas y explican el 49% de la varianza total, mientras que el error explica el 50%. Estos resultados son debidos a que en la construcción del índice se usaron los datos de campo de los dos niveles de P y no las media a través de las 3 repeticiones del ensayo.

Se observaron diferencias estadísticas altamente significativas para padres, cruzamientos y PvsC. Los cruzamientos están recogiendo el 68%, los padres el 27% y el contraste de PvsC el 5% de la variación observada en las entradas. Según el índice de rendimiento relativo la heterosis a pesar de ser significativa, muestra menor magnitud e importancia. Los padres tolerantes mostraron diferencias estadísticas significativas, los padres susceptibles y el contraste de TvsS altamente significativas, siendo el contraste la componente que recogió el mayor porcentaje de la varianza de los padres (37%), seguido de los padres susceptibles (35%) y tolerantes (29%). Entre los cruzamientos, los TxS, mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y explican el 66% de la varianza de los cruzamientos, mientras que los cruzamientos entre TxT y SxS fueron estadísticamente iguales. Estos resultados están indicando que la tolerancia medida a través del índice relativo de pérdida es un carácter de herencia poligénica.

La ACG y ACE presentaron diferencias estadísticas altamente significativas y recogen el 25% y 75% de las cruza, respectivamente. Estos resultados son coincidentes con los encontrados para las localidades de bajo P, mostrando nuevamente que en la tolerancia a bajo P, los efectos genéticos no aditivos son más importantes que los efectos genéticos aditivos y que se trata de un carácter de tipo poligénico.

El análisis del rendimiento en bajo P usando como covariable el rendimiento en alto P (YLD bp Cov ap), mostró diferencias estadísticas altamente significativas entre las entradas y explican el 67% de la varianza total, mientras el error experimental está recogiendo el 32% de dicha varianza. De la fuente de variación entrada, los cruzamientos están recogiendo el 89% de la varianza y mostró que existen diferencias estadísticas altamente significativas. Los padres y el contraste de PvsC, a pesar de mostrar diferencias estadísticas altamente significativas solo están explicando el 11% de la varianza de las entradas, estos resultados sugieren que los efectos genéticos aditivos y no aditivos están involucrados en la expresión del carácter y que hay evidencias de heterosis. No se encontraron diferencias estadísticas dentro los padres tolerantes y dentro de los padres susceptibles, pero si se encontraron para el contraste de TvsS, quien recogió el 65% de la varianza de los padres. Se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas entre los cruzamientos de líneas TxT, SxS y TxS, siendo estos últimos los que están haciendo el mayor aporte a la varianza de los cruzamientos (59%), estos resultados sugieren que bajo este supuesto de tolerancia, la herencia del carácter es de tipo poligénica.

La ACG y ACE mostraron diferencias estadísticas altamente significativas, siendo la ACG la que está explicando el 56% y la ACE el 44% de la varianza de las cruza, lo cual sugiere que bajo este supuesto la herencia de la tolerancia está controlada tanto por genes con efectos aditivos y no aditivos y los dos juegan un papel importante en la expresión del carácter, (Cuadro 2.10).

4.1.2 Contenido de P total en tejido (%)

El Contenido de P total (%) en la hoja de la mazorca, fue evaluado en 3 localidades con bajo P y una con alto P. En todas las localidades de evaluación se encontraron coeficientes de variación por debajo de 2%, siendo el valor más bajo para la localidad de MNBP con 0.33%. En todas las localidades evaluadas, las entradas mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y están recogiendo casi toda la variación observada en el campo. La fuente de variación debida a cruzamientos mostró diferencias estadísticas altamente significativas para las 4 localidades y están recogiendo el mayor porcentaje de la varianza de las entradas, siendo mayor en V2BP (83%), MNBP (59%) y V1BP (56%), La localidad MNAP recogió el 60% la varianza debida a las entradas (Cuadro 2.11).

Los padres y la interacción de PvsC, mostraron diferencias estadísticas altamente significativas para las 4 localidades de evaluación, pero no presentan la misma tendencia en cuanto a los aportes que cada una de ellas hace a la varianza de las entradas. En condiciones de estrés por P, los padres contribuyen entre 15 y 34% a la varianza de las entradas y el contraste de PVsC lo hacen entre un 2 y 21%. El alto P, los padres contribuyen con un 13% y el contraste de PVsC con un 27%. Estos resultados sugieren que el carácter contenido de P total en la hoja de la

mazorca en condiciones de bajo P está siendo controlado principalmente por genes con efectos aditivos, mientras que en alto P, está siendo controlado principalmente por genes con efectos no aditivos. Se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas para los cruzamientos de padres SxS, TxT y TxS, siendo estos últimos cruzamientos los que están explicando en mayor porcentaje la varianza de los cruzamientos en general, la cual va de 44% en V1BP a 62% en V2BP. Las localidades de Menegua, tanto de alto como bajo P están explicando entre el 48 y 49% de la varianza de los cruzamientos. Las cruzamientos de TxT y SxS hacen diferentes aportes a la varianza, dependiendo de la localidad de evaluación, los cuales van de 22 a 32% en TxT y 10 a 30% en SxS. Estos resultados sugieren que el contenido de P total en condiciones de estrés de P, no se trata de un carácter monogénico y que muy posiblemente se trata de un carácter de tipo poligénico.

Cuadro 2.10. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter rendimiento de grano (t/ha), evaluado en 3 localidades de bajo P y una de alto P de Villavicencio y Puerto López.

Fuente de Variación	gl	Porcentajes para Rendimiento de grano (t*ha ⁻¹)										
		V1BP	Bajo	V2BP	Bajo	MNBP	Bajo	MNAP	Alto	YLD	bp/ap	YLD
		P	P	P	P	P	P	P	P	bp	Cov	ap
Rep	2	6 ***	4 ***	1 ns	0 ns	1 ns	1 ns					
Entradas	77	78 ***	81 ***	78 ***	88 ***	49 ***	67 ***					
P vs C	1	59 ***	42 ***	29 ***	50 ***	5 ***	3 ***					
Padres (P)	11	4 ***	2 ns	5 ***	4 ***	27 ***	8 ***					
Tol (T)	5	41 *	61 ns	35 ns	33 **	29 *	29 ns					
Susc (S)	5	16 ns	14 ns	2 ns	33 **	35 **	6 ns					
T vs S	1	43 ***	25 ns	62 ***	34 ***	37 ***	65 ***					
Cruzas (C)	65	38 ***	56 ***	66 ***	38 ***	68 ***	89 ***					
SxS	14	22 ***	14 ***	12 ***	19 ***	10 ns	13 ***					
TxT	14	22 ***	37 ***	22 ***	35 ***	16 ns	22 ***					
TxS	35	52 ***	49 ***	65 ***	43 ***	66 ***	59 ***					
(TxT + SxS) Vs TxS	1	4 ***	0 ns	1 ns	3 ***	6 **	3 ***					
TxT vs SxS	1	1 ns	0 ns	0 ns	0 ns	1 ns	3 ***					
ACG	11	24 ***	7 ***	29 ***	19 ***	25 **	56 ***					
ACE	54	76 ***	93 ***	71 ***	81 ***	75 *	44 ***					
Error	154	16	15	22	12	50	32					
CV		22.5	28.1	27.1	12.6	42.8	27.0					
Media		1.55	1.16	1.50	4.11	3.24	1.50					

El análisis de habilidad combinatoria, mostró para las 4 localidades en donde se evaluó el contenido de P total en tejido, diferencias estadísticas altamente significativas para la ACG y ACE. La ACE, esta recogiendo mayor porcentaje de la variación de las cruzas con valores que están entre el 62% en MNBP y 89% en V2BP, mientras la ACG solo está explicando una variación entre el 11 y 38%. Los resultados sugieren que el contenido total de P en tejido en condiciones de estrés y no estrés de P en suelos ácidos está siendo controlado principalmente

por efectos genéticos no aditivos y que su expresión depende mucho del ambiente de evaluación (Cuadro 2.11).

4.1.3 Área foliar (cm²)

El área foliar fue medido en Menegua alto y bajo P (Cuadro 2.3), en alto P, mostró un coeficiente de variación de 15.6% y en bajo P de 31.5%, este último es debido al fuerte estrés de P sobre los fenotipos evaluados. Para los dos ambientes se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas entre las entradas, y explican el 59% de la varianza total en alto P y el 52% en bajo P. Los padres no mostraron diferencias estadísticas significativas entre ni dentro de grupos y explican menos del 10% de la varianza de las entradas. El contraste de PvsC, mostró diferencias estadísticas altamente significativas tanto en Alto y bajo P y esta recogen el 42 y 25% de la varianza de las entradas. Estos resultados sugieren que el estrés de P y Aluminio afecta directamente el desarrollo de la planta haciendo que tanto padres como los cruzamientos disminuyan su área foliar activa. Bajo estrés de P y Al, el área foliar está siendo controlada principalmente por genes con efectos aditivos, mientras que en condiciones de alto P, este siendo controlada principalmente por genes con efectos no aditivos (Cuadro 2.12).

Cuadro 2.11. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter contenido de P total (%), evaluado en 3 localidades de bajo P y una de alto P de Villavicencio y Puerto López.

FV	gl	Porcentajes para P total (%)			
		V1BP Loc1 Bajo P	V2BP Loc2 Bajo P	MNBP Loc6 Bajo P	MNAP Loc5 Alto P
Rep	2	0 ***	0 ns	0 ***	0 ns
Entry	77	100 ***	99 ***	100 ***	100 ***
P vs C	1	21 ***	2 ***	6 ***	27 ***
Padres (P)	11	22 ***	15 ***	34 ***	13 ***
Tol (T)	5	23 ***	78 ***	32 ***	45 ***
Susc (S)	5	75 ***	12 ***	18 ***	26 ***
T vs S	1	3 ***	10 ***	50 ***	28 ***
Cruzas	65	56 ***	83 ***	59 ***	60 ***
SxS	14	30 ***	12 ***	26 ***	10 ***
TxT	14	26 ***	22 ***	22 ***	32 ***
TxS	35	44 ***	62 ***	48 ***	49 ***
Homo vs Hetero	1	0 ***	1 ***	4 ***	0 ***
TxT vs SxS	1	0 ***	3 ***	0 ***	10 ***
ACG	11	25 ***	11 ***	38 ***	32 ***
ACE	54	75 ***	89 ***	62 ***	68 ***
Error	154	0	1	0	0
CV		1.31	1.98	0.33	0.79
Media		0.42	0.22	0.12	0.19

Los cruzamientos mostraron diferencias estadísticas altamente significativas para los dos niveles de P y explican el 49% de la varianza de las entradas en MNAP y 68% en MNBP. Para MNAP, la varianza de los cruzamientos es explicada por los cruzamientos de padres TxS (63%), y mostraron diferencias estadísticas altamente significativas, seguida de los cruzamientos de padres SxS (24%) con diferencias estadísticas significativas. En MNBP, fueron los cruzamientos de padres SxS, quienes explicaron el mayor porcentaje la varianza de los cruzamientos (75%), mostrando diferencias estadísticas altamente significativas. Para esta localidad no se detectaron diferencias entre las cruza de padres TxT y TxS.

El análisis de habilidad combinatoria, mostró diferencias estadísticas altamente significativas para la ACG en los dos ambientes de P y explican el 31% en MNAP y el 33% en MNBP. La ACE a pesar de estar recogiendo el 69% y 67% de la varianza debida a los cruzamientos tanto en alto y bajo P, no fue estadísticamente significativas. Estos resultados sugieren que en el área foliar ésta siendo controlado por genes con efectos genéticos aditivos (Cuadro 2.12).

4.1.4 Conductancia eléctrica

La conductancia fue evaluada en condiciones de alto y bajo P, en Menegua, (Cuadro 2.3). En las dos localidades de evaluación se encontraron coeficientes de variación de 23.5% (MNAP) y 20.9% (MNBP). Para la localidad de MNAP, no se detectaron diferencias estadísticas significativas, lo cual sugiere que bajo condiciones de no estrés, el sistema radical de la planta se desarrolla de manera normal que no permitió detectar diferencias entre los padres y entre las cruza. Para MNBP, entre las entradas se detectaron diferencias estadísticas altamente significativas y recogen el 55% de la varianza total observada para el carácter (Cuadro 2.12).

El contraste de PvsC, padres y cruzamientos mostraron diferencias estadísticas altamente significativas, siendo los cruzamientos quienes recogen en mayor porcentaje (52%) la varianza de las entradas, seguida de los padres (38%) y del contraste (11%), esto sugiere que existe variabilidad dentro de los padres, cruzamientos y entre padres en condiciones de bajo P. Dentro de los grupos de padres tolerantes y susceptibles se detectaron diferencias estadísticas altamente significativas, pero no hubo diferencias entre los grupos, lo cual está indicando que las medias dentro de los grupos tienden a ser diferentes pero estadísticamente los dos grupos de padres son iguales para la expresión del carácter (Cuadro 2.12).

En MNBP, se detectaron diferencias significativas entre los cruzamientos de padres SxS, y no para los cruzamientos de TxT y TxS, pero si fueron altamente significativas para el contraste de estos dos grupos, el cual está recogiendo el 16% de la varianza debida a la suma de cuadrados

total de los cruzamientos, (Cuadro 2.12). La ACG mostró diferencias estadísticas altamente significativas y recoge el 38% de la varianza de los cruzamientos. Los resultados sugieren que la conductividad eléctrica o volumen radical, está influenciado por el estrés de P y que su expresión bajo estrés de P, puede estar controlada por pocos genes con efectos aditivos en donde los efectos heteróticos son poco importantes.

4.1.5 Contenido de clorofila (SPAD)

Mostró un coeficiente de variación del 8.7% en MNAP y 11.6% en MNBPN. En los dos ambientes, se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas entre las entradas y recogen el 52 y 53% de la varianza total observada para el contenido de clorofila, en MNAP Y MNBPN, respectivamente. Se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas entre cruzamientos, padres y para el contraste de PvsC en alto y bajo P. Los cruzamientos están recogiendo el 58 y 59% de la varianza de la fuente de variación entrada, respectivamente. En alto P, el contraste de PvsC, es el segundo más importante en cuanto al aporte que hace a la varianza de las entradas, seguido de los padres, mientras que en condiciones de bajo P, son los padres los que hacen un mayor aporte después de las cruza, estos resultados sugieren la presencia e importancia de la heterosis, pero su importancia es mayor cuando el estrés por P disminuye en el suelo.

En alto P, se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas entre los padres susceptibles y para el contraste de padres TvsS, siendo la suma de cuadrados de padres susceptibles los que hacen el mayor aporte a la suma de cuadrados de los padres. En el ambiente de bajo P es el contraste de padres TvsS, el que está haciendo el mayor aporte a la suma de cuadrados de los padres. A pesar de no detectarse diferencias entre los padres tolerantes, si se observa entre los grupos de tolerantes y susceptibles, lo cual se hace más notorio cuando se induce el estrés de P (Cuadro 2.12).

En condiciones de alto P se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas entre los cruzamientos de SxS y TxT y recogen el 48% de la varianza de los cruzamientos, estos resultados sugieren que en condiciones de alto P, el contenido de clorofila se comporta como un carácter poligénico. En condiciones de bajo P, se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas entre los cruzamientos de TxS y recogen el 72% de la varianza de los cruzamientos. No se detectaron diferencias entre cruzamientos con igual respuesta al estrés de P, lo cual sugiere que en condiciones de bajo P la herencia del carácter está siendo controlada por pocos genes. El análisis de habilidad combinatoria, mostró diferencias estadísticas altamente significativas para ACG, la cual recoge el 48% en alto P y 38% en bajo P de la varianza de los

cruzamientos, esto sugiere que los efectos genéticos aditivos son de mayor importancia en el contenido de clorofila (Cuadro 2.12).

4.1.6 Aspecto de planta

En bajo P, los coeficientes de variación van de 13.9% a 25.1% para V2BP y MNBP, respectivamente. El ambiente de alto P mostró un coeficiente de variación de 18.1%.

Cuadro 2.12. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter área foliar (cm²), conductancia (nF) y contenido de clorofila (SPAD), evaluado en 2 localidades con bajo y alto P de Puerto López.

FV	gl	Porcentajes con respecto al total					
		Area Foliar		Conductividad		Clorofila	
		MNAP Loc5 Alto P	MNBP Loc6 Bajo P	MNAP Loc5 Alto P	MNBP Loc6 Bajo P	MNAP Loc5 Alto P	MNBP Loc6 Bajo P
Rep	2	0 ns	2 *	2 ns	3 ***	0 ns	0 ns
Entry	77	59 ***	52 ***	37 ns	55 ***	52 ***	53 ***
P vs C	1	42 ***	25 ***	0 ns	11 ***	24 ***	10 ***
Padres (P)	11	9 ns	7 ns	16 ns	38 ***	18 ***	31 ***
Tol (T)	5	49 ns	48 ns	39 ns	46 ***	20 ns	14 ns
Susc (S)	5	50 ns	24 ns	56 ns	52 ***	61 ***	35 ***
T vs S	1	2 ns	28 ns	5 ns	1 ns	19 **	50 ***
Cruzas	65	49 ***	60 ***	83 *	52 **	50 **	59 **
SxS	14	24 *	75 ***	30 ns	28 *	22 ***	13 ns
TxT	14	10 ns	5 ns	18 ns	19 ns	26 ***	12 ns
TxS	35	63 ***	17 ns	52 ns	36 ns	47 ns	72 ***
Homo vs Hetero	1	1 ns	1 ns	0 ns	1 ns	0 ns	3 ns
TxT vs SxS	1	1 ns	2 ns	0 ns	16 ***	4 *	1 ns
ACG	11	31 ***	33 ***	21 ns	38 ***	48 ***	38 ***
ACE	54	69 ns	67 ns	79 ns	62 ns	52 ns	62 ns
Error	154	41	47	61	42	40	47
CV		15.6	31.5	23.5	20.9	8.7	11.6
Media		4206	3010	17.3	8.6	48.9	41.8

La fuente de variación entradas mostró diferencias altamente significativas en las 4 localidades bajo evaluación y recogen entre el 36.8% a 53.1% de la variación total observada en condiciones de bajo P, (V2BP y MNBP, respectivamente). En MNAP, las entradas están recogiendo el 54% de la variación. Los padres mostraron diferencias estadísticas altamente significativas para V1BP y MNAP, y están explicando el 18.5% y 12.5% de la suma de cuadrados de entradas, respectivamente. La fuente de variación cruzamientos mostró diferencias altamente significativas en los ambientes de alto y bajo P. En todos los ambientes de evaluación están recogiendo entre el 70.1% y 87.4% para MNBP y MNAP, respectivamente. La fuente de variación de PvsC, solo mostró diferencias estadísticas altamente significativas para las localidades de V2BP y MNBP y

explican el 15% y 21.9% de la suma de cuadrados de las entradas, respectivamente. Para V1BP, se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas dentro del grupo de padres susceptibles y para el contraste de TvsS. Para V2BP y MNBP, no se detectaron diferencias significativas dentro y entre grupos de los padres.

Para MNAP, solo se detectaron diferencias estadísticas altamente significativas entre los grupos de padres tolerantes y susceptibles. Estos resultados sugieren que el estrés por P, no afecta de manera diferencial el aspecto de la planta dentro de los grupos de padres tolerantes y susceptibles, pero si entre los grupos.

En bajo P, los cruzamientos de SxS mostraron diferencias significativas en V2BP y altamente significativas en MNBP y recogen el 20.9 y 26% de la suma de cuadrados de los cruzamientos, respectivamente. Los cruzamientos de padres TxT mostró diferencias significativas y altamente significativas para V1BP, V2BP y MNBP, respectivamente. Estos cruzamientos están recogiendo entre el 22.4 y 26% de la suma de cuadrados de los cruzamientos. Los cruzamientos de padres TxS mostraron diferencias estadísticas significativas y altamente significativas en V1BP, V2BP y MNBP y están explicando el 49.4, 48.7 y 48.8% de la suma de cuadrados debida a los cruzamientos, respectivamente. Para MNAP se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas para los cruzamientos de SxS, TxT y TxS, siendo estas últimas las que hacen un mayor aporte a la suma de cuadrados de los cruzamientos. Estos resultados sugieren que tanto en condiciones de bajo y alto P, la herencia del aspecto de planta es de tipo poligénico.

La ACG mostró diferencias altamente significativas en los ambientes de bajo y alto P, excepto para V1BP. En los ambientes de bajo P recoge entre el 12.5% y 32%, y el 55.1% de la suma de cuadrados de los cruzamientos en el ambiente de alto P. La ACE mostró diferencias estadísticas altamente significativas para los ambientes de bajo y alto P, recogiendo entre el 67.8% a 87.5% de la suma de cuadrados de los cruzamientos en bajo P y el 44.9% en alto P. Estos resultados indican que en ambientes de estrés por P, el aspecto de la planta está siendo controlado principalmente por genes con efectos no aditivos, y en alto P, por genes aditivos principalmente (Cuadro 2.13).

4.1.7 Aspecto de mazorca

V1BP, V2BP presentaron coeficientes de variación de 18.5% y 15.2% respectivamente, mientras MNBP mostró un coeficiente de variación de 0.0%.

El análisis de varianza para V1BP, V2BP y MNBP mostró diferencias estadísticamente altamente significativas para la fuente de variación entradas, y recoge entre el 60.3% y 100% de

la varianza total observa en la expresión del carácter aspecto de mazorca. En MNAP las entradas recogen el 94.6% de la suma de cuadrados del total. Las fuentes de variación debida a padres y a cruzamientos mostraron diferencias estadísticas altamente significativas tanto en ambientes de bajo y alto P. Los padres recogen entre 16.6% a 35.7% de la suma de cuadrados de las entradas en condiciones de estrés por bajo P, mientras MNAP recoge el 26.8% de la suma de cuadrados de las entradas. Los cruzamientos recogen entre el 63.1% a 79.5% de la suma de cuadrados de las entradas bajo estrés de P y el 50.3% bajo no estrés (Cuadro 2.14).

Cuadro 2.13. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter aspecto de la planta, evaluado en 3 localidades con bajo y una con alto P. Villavicencio y Puerto López.

FV	gl	Porcentajes para Aspecto de planta (1-5)			
		V 1BP Loc1 Bajo P	V 2BP Loc2 Bajo P	MNBP Loc6 Bajo P	MNA P Loc5 Alto P
Rep	2	2.4 *	28.5 ***	3.0 ***	2.6 **
Entry	77	47.4 ***	36.8 ***	53.1 ***	54.0 ***
P vs C	1	0.0 ns	15.0 ***	21.9 ***	0.1 ns
Padres (P)	11	18.5 ***	7.8 ns	8.1 ns	12.5 **
Tol (T)	5	16.5 ns	35.8 ns	49.2 ns	32.6 ns
Susc (S)	5	52.4 **	63.9 ns	25.8 ns	26.5 ns
T vs S	1	31.1 ***	0.3 ns	25.0 ns	40.9 ***
Cruzas	65	81.5 ***	77.2 ***	70.1 ***	87.4 ***
SxS	14	20.0 ns	20.9 *	26.0 ***	21.5 ***
TxT	14	22.4 *	26.3 ***	22.4 **	10.0 ***
TxS	35	49.4 *	48.7 ***	49.8 ***	51.2 ***
Homo vs Hetero	1	8.1 ***	2.2 ns	0.8 ns	0.0 ns
TxT vs SxS	1	0.2 ns	1.9 ns	0.9 ns	7.4 ***
ACG	11	12.5 ns	20.6 **	32.2 ***	55.1 ***
ACE	54	87.5 ***	79.4 ***	67.8 ***	44.9 ns
Error	154	50.2	34.7	43.9	43.4
CV		15.7	13.9	25.1	18.1
Me dia		2.9	3.2	2.9	2.6

El contraste de PvsC, mostró diferencias estadísticas altamente significativas en V2PB y MNBP, y explica el 3.9% y 9.5% de la suma de cuadrados de las entradas respectivamente. En MNAP, el contraste de PvsC, mostró diferencias estadísticas altamente significativas y explica el 26.8% de la suma de cuadrados de las entradas. Estos resultados sugieren que la heterosis para la expresión del aspecto de la mazorca es más importante en condiciones de no estrés de P, mientras que bajo estrés de P, pierde importancia y hacen que el carácter sea controlado principalmente por genes con efectos aditivos.

Los padres tolerantes (T), susceptibles (S) y TvsS, presentaron diferencias estadísticas altamente significativas dentro y entre los grupos de padres para los ambientes de alto y bajo P. En los ambientes de bajo P, el grupo de padres tolerantes explica entre el 32.7 y 39.4% de la suma de cuadrados de los padres, el grupo de padres susceptibles recoge entre el 30.6% a 47.9% y el contraste recoge entre el 12.7 a 35.4%. En MNAP, los grupos de padres tolerante y susceptible, y el contraste recogen el 29.8, 58.4 y 11.8% de la suma de cuadrados de las entradas, respectivamente. Estos resultados sugieren la existencia de variabilidad para el aspecto de la mazorca dentro y entre los grupos tanto en alto y bajo P (Cuadro 2.14).

En bajo P, se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas para los tres tipos de cruzamientos. V1BP y MNBP, mostraron la misma tendencia en cuanto a los aportes que hacen a la suma de cuadrados de los cruzamientos. Los cruzamientos de SxS, recogen entre 10.2 a 19.7%, los cruzamientos del TxT recogen de 20.4 a 44.8% y los cruzamientos de TxS recogen entre 39.5 a 54.6% (Cuadro 2.14). En MNAP, se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas para los cruzamientos de SxS, TxT y TxS, y recogen el 32.3, 24.7 y 42.7% de la suma de cuadrados de los cruzamientos, respectivamente. Estos resultados sugieren que la expresión del carácter aspecto de la mazorca tanto en condiciones de bajo y alto P, es de herencia poligénica.

La ACG y ACE presentaron diferencias estadísticas altamente significativas en las tres localidades de bajo P, siendo la ACE la más importante en la expresión del carácter, y explica el 66% en V1BP, 86.5% en V2BP y 79.8% en MNBP de la suma de cuadrados de los cruzamientos, mientras la ACG solo explica el 34.0%, 13.5% y 20.2%, respectivamente. Para MNAP, se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas para la ACG y ACE, y recogen el 18.1 y 81.9% de la suma de cuadrados de los cruzamientos. Los anteriores resultados indican que la expresión del aspecto de la mazorca en ambientes de alto y bajo P, está siendo controlada por genes con efecto aditivos y no aditivos, siendo estos últimos los más importantes (Cuadro 2.14).

4.1.8 Altura de mazorca

Las localidades V1BP y V2BP presentaron coeficientes de variación de 18.0% y 21% respectivamente, MNBP mostró un coeficiente de variación de 25.0% y MNAP de 11.0%.

En bajo P, se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas para la fuente de variación entrada y explican el 62%, 48% y 47% de la suma de cuadrados del total, respectivamente. En MNAP, las entradas mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y explican el 68% de la suma de cuadrados del total. Los padres mostraron

diferencias estadísticas en V1BP y altamente significativas para MNBP y recogen el 7% y 21% de la suma de cuadrados de entradas respectivamente. Para MNAP, los padres recogen el 15% de la suma de cuadrados de las entradas y se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas. Los cruzamientos mostraron diferencias estadísticas altamente significativas en los ambientes de alto y bajo P. En bajo P, recogen entre el 46% a 71% de la suma de cuadrados de las entradas y el 65% en alto P. El constaste de PvsC, mostró diferencias estadísticas altamente significativas para los ambientes de alto y bajo P, y recogen entre el 9% a 47% de la suma de cuadrados de las entradas en los ambientes de bajo P y el 20% en el ambiente de alto P. Estos resultados indican que la heterosis es más importante en los ambientes bajo estrés de P y que para ambos ambientes los efectos aditivos y los no aditivos son de importancia en la expresión de la altura de mazorca.

Cuadro 2.14. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter aspecto de mazorca, evaluado en 4 localidades con bajo y alto P de Villavicencio y Puerto López.

FV	gl	Porcentajes para Aspecto de mazorca (1-5)			
		V1BP Loc1 Bajo P	V2BP Loc2 Bajo P	MNBP Loc6 Bajo P	MNAP Loc5 Alto P
Rep	2	1.9 *	2.8 ***	0.0 ns	0.0 ns
Entry	77	60.3 ***	71.5 ***	100.0 ***	94.6 ***
P vs C	1	1.2 ns	3.9 ***	9.5 ***	22.9 ***
Padres (P)	11	35.7 ***	16.6 ***	23.4 ***	26.8 ***
Tol (T)	5	33.9 ***	32.7 ***	39.4 ***	29.8 ***
Susc (S)	5	30.6 ***	32.7 ***	47.9 ***	58.4 ***
T vs S	1	35.4 ***	34.5 ***	12.7 ***	11.8 ***
Cruzas	65	63.1 ***	79.5 ***	67.1 ***	50.3 ***
SxS	14	19.7 ***	11.7 ***	10.2 ***	32.3 ***
TxT	14	20.4 ***	44.8 ***	26.0 ***	24.7 ***
TxS	35	54.6 ***	39.5 ***	53.9 ***	42.7 ***
Homo vs Hetero	1	2.1 ns	3.7 ***	7.5 ***	0.0 ns
TxT vs SxS	1	3.3 *	0.2 ns	2.4 ***	0.3 ns
ACG	11	34.0 ***	13.5 ***	20.2 ***	18.1 ***
ACE	54	66.0 ***	86.5 ***	79.8 ***	81.9 ***
Error	154	37.8	25.7	0.0	5.4
CV		18.5	15.2	0.0	7.1
Media		2.9	2.7	2.5	1.9

Para las localidades de Villavicencio no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre y dentro de los grupos de padres tolerantes y susceptibles. Para MNBP, no se encontraron diferencias dentro del grupo de padres tolerantes. Dentro de los padres susceptibles y para el contraste de TxS, se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas. En el ambiente de alto P, solo se encontraron diferencias estadísticas dentro del grupo de padres susceptibles y recogen el 93% de la suma de cuadrados de los padres.

Para los cruzamientos de TxT, se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas en V1BP y V2BP y significativas en el ambiente de alto P, están recogiendo el 22%, 34% y 12% de la suma de cuadrados de los cruzamientos respectivamente. Los cruzamientos de TxS, mostraron diferencias estadísticas altamente significativas para V1BP y MNBP y significativas para V2BP, en estas localidades están recogiendo entre el 52% y el 72% de la suma de cuadrados de los cruzamientos. En MNAP, los cruzamientos de TxS mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y explican el 62% de la suma de cuadrados de los cruzamientos. Estos resultados indican que la altura de la mazorca en ambientes de alto y bajo P, es un carácter de herencia poligénica (Cuadro 2.15).

La ACG, mostró diferencias estadísticas altamente significativas para los ambientes de bajo y recogen entre el 36% y 41% de la suma de cuadrados de los cruzamientos. En el ambiente de alto P se encontraron diferencias estadísticas significativas para la ACG y ACE y explica el 58 y 42% de la suma de cuadrados de los cruzamientos, respectivamente. Estos resultados indican que la altura de la mazorca en condiciones de estrés de P, está siendo controlada principalmente por genes con efectos aditivos, mientras que en ambientes sin estrés de P, son importantes tanto los efectos genéticos aditivos y los no aditivos (Cuadro 2.15).

Cuadro 2.15. Porcentajes de los cuadrados medios para el carácter altura de mazorca, evaluado en 4 localidades con bajo y alto P de Villavicencio y Puerto López.

FV	gl	Porcentajes para Altura de mazorca (s.m)			
		V1BP Loc1 Bajo P	V2BP Loc2 Bajo P	MNBP Loc6 Bajo P	MNAP Loc5 Alto P
Rep	2	4 ***	15 ***	1 ns	2 **
Entry	77	62 ***	48 ***	47 ***	68 ***
P vs C	1	47 ***	36 ***	9 ***	20 ***
Padres (P)	11	7 *	6 ns	21 ***	15 ***
Tol (T)	5	54 ns	52 ns	20 ns	6 n
Susc (S)	5	35 ns	48 ns	62 ***	93 ***
T vs S	1	12 ns	1 ns	18 **	2 ns
Cruzamientos	65	46 ***	58 ***	71 **	65 ***
SxS	14	14 ns	12 ns	19 ns	23 ***
TxT	14	22 **	34 ***	7 ns	12 *
TxS	35	61 ***	52 *	72 ***	62 ***
Homo vs Hetero	1	2 ns	2 ns	1 ns	0 ns
TxT vs SxS	1	1 ns	0 ns	1 ns	3 ***
ACG	11	41 ***	36 ***	37 ****	58 ***
ACE	54	59 ns	64 ns	63 ns	42 ***
Error	154	34	38	51	31
CV		18	21	25	11
Media		59	38	38	80

4.2 Análisis combinado de varianza

El análisis combinado de varianza solo se hizo a través de tres localidades con bajo P, en Villavicencio y Puerto López.

4.2.1 Rendimiento de grano

Mostró un coeficiente de variación de 25.67%. A pesar de ser un valor relativamente alto, es muy similar a los reportados por Borrero et al. 1995, Salazar et al. 1997, Narro et al. 2000. Se encontraron diferencias altamente significativas entre las localidades y están explicando el 3.65% de la suma de cuadrados total. Las entradas mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y recogen el 49.78% de la suma de cuadrados del total. La interacción de entradas x localidad mostró diferencias altamente significativas y explican el 19.74% de la suma de cuadrados del total. La suma de cuadrados del error está explicando el 20.38% de la suma de cuadrados del total. Estos resultados muestran la presencia de variabilidad genética para la respuesta a bajo P, pero la respuesta de los genotipos al estrés de P, es de manera diferente a través de los ambientes, lo cual se puede observar en la interacción de entradas x localidad. Esto complica la selección de híbridos de amplia adaptación tolerantes a bajo P y de alto potencial de rendimiento, por lo cual se hace necesario la selección de híbridos de adaptación específica. En las fuentes de variación cruzamientos y padres se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas y significativas para el contraste de PvsC. Los cruzamientos están explicando el 60.76%, PvsC el 34.43% y los padres el 4.81% de la suma de cuadrados de las entradas. Estos resultados indican la existencia de variación genética para la tolerancia a bajo P tanto en los cruzamientos como entre los padres, además la presencia de heterosis y por lo tanto importancia de los efectos genéticos no aditivos, en la expresión del carácter. Las interacción de PvsC x localidad y cruzamiento x localidad, mostraron diferencias estadísticas altamente significativas, lo cual indica que la respuesta de los cruzamientos es de manera diferencial a través de los ambientes y por lo tanto los arreglos o interacciones genéticas responsables de la heterosis tiende también a cambiar con el ambiente.

La interacción de padres x localidad no mostró diferencias estadísticas significativas, lo cual indica estabilidad en el comportamiento de los padres a través de las localidades con bajo P en donde se hizo la evaluación. Dentro de los grupos de padres, se encontraron diferencias estadísticas significativas dentro de los padres tolerantes y dentro de los susceptibles, pero no se encontraron diferencias significativas entre los dos grupos. El contraste de padres TvsS, nos mostró diferencias estadísticas pero es la fuente de variación que recoge en mayor porcentaje la suma de cuadrados de padres (57.03%), seguido de los padres tolerantes (34.93%) y finalmente los padres susceptibles con 8.04%. Las interacciones de padres tolerantes x localidad,

susceptibles x localidad y el contraste de TvsS x localidad no mostraron diferencias estadísticas significativas, lo cual indica la relativa estabilidad de los padres a través de ambientes con estrés de P (Cuadro 2.16).

Se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas dentro de los cruzamientos de padres TxT, TxS y recogen el 30.17% y 58.36% de la suma de cuadrados de los cruzamientos, respectivamente. No se encontraron diferencias estadísticas entre los cruzamientos de padres SxS ni en los contraste entre los diferentes cruzamientos, (Cuadro 2.16). Se encontraron diferencias estadísticas significativas para todas las interacciones de los grupos de cruzamientos x localidad, siendo la interacción de TxS x Localidad la que está recogiendo el mayor porcentaje de la suma de cuadrados de cruzamientos x localidad (53.56%). Estos resultados indican la presencia de varios genes menores en la tolerancia a bajo P y muy posiblemente la presencia de efectos epistáticos.

La ACG y ACE mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y ACE explica el 75% de la suma de cuadrados de los cruzamientos. Lo cual implica que en la tolerancia a bajo P, son importantes los efectos genéticos aditivos y no aditivos, siendo estos últimos los que contribuyen más a la expresión. Las interacciones contra el ambiente mostraron diferencias estadísticas altamente significativas, lo cual indica la posible existencia de epistasis en la tolerancia a bajo P (Cuadro 2.16).

4.2.2 Altura de mazorca

Mostró un coeficiente de variación del 21.1%, el cual está dentro de los valores publicados en ambientes de estrés de aluminio y bajo P. Se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas para las fuentes de variación localidades, entradas y para la interacción de entradas x localidad. Las fuentes de variación recogieron el 39.01%, 21.59% y 11.78% de la suma de cuadrados del total, respectivamente (Cuadro 2.16). Los cruzamientos mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y recogen el 46.63% de la suma de cuadrados de las entradas. Los padres mostraron diferencias estadísticas significativas y recogen el 8.82%. A pesar que el contraste de PvsC, está recogiendo el 44.55% de la suma de cuadrados de las entradas no presento diferencias significativas, pero si fueron altamente significativas para la interacción de este contraste con el ambiente, lo cual indica que la heterosis está presente en la expresión del carácter y su magnitud cambia de una localidad a otra.

No se detectaron diferencias estadísticas entre y dentro de los grupos de padres, al igual que tampoco se detectaron diferencias estadísticas para las interacciones de estos grupos con el ambiente. Dentro de los cruzamientos se encontraron diferencias estadísticas significativas entre

los cruzamientos de padres TxT y TxS y entre los dos explican el 88% de la suma de cuadrados de los cruzamientos. No se encontraron diferencias estadísticas significativas para las interacciones entre los diferentes grupos de cruzamientos y el ambiente (Cuadro 2.16).

La ACG mostró diferencias estadísticas altamente significativas y explica el 55.44% de la suma de cuadrados de los cruzamientos. Las interacciones ACG x Localidad y ACE x localidad no fueron estadísticamente significativas (Cuadro 2.16).

4.2.3 Aspecto de planta

Mostró un coeficiente de variación del 18.58%. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas para las entradas y la interacción de entradas x localidad y están explicando el 20.11% y 23.99% de la suma de cuadrados del total. No se encontraron diferencias estadísticas entre y dentro de los grupos de los padres, ni para el contraste de padres tolerantes y susceptibles. El contraste de PvsC, no mostró diferencias significativas pero su interacción con el ambiente si lo fue (Cuadro 2.16). Los cruzamientos mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y explica el 69.36% de la suma de cuadrados de las entradas. Dentro de esta fuente de variación, solo los cruzamientos de padres TxT, mostraron diferencias estadísticas significativas y explican el 33.41% de la suma de cuadrados de los cruzamientos. A pesar que los cruzamientos de padres TxS no mostraron diferencias estadísticas significativas, es la componente que recogen en mayor porcentaje la suma de cuadrados de los cruzamientos. La interacción de cruzamientos de padres TxS x localidad y SxS x localidad mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y están recogiendo el 81.2% de la suma de cuadrados de la interacción de cruzamientos por localidad.

La ACE mostró diferencias estadísticas altamente significativas y recoge el 40.04% de la suma de cuadrados de los cruzamientos. Las interacciones ACG x Localidad, ACE x Localidad mostraron diferencias altamente significativas. La ACE x Localidad recoge el 69.64% y la ACG x localidad el 27.97% de la suma de cuadrados de la interacción de cruzamientos x localidad, (Cuadro 2.16). Estos resultados sugieren que el carácter aspecto de planta en ambientes de bajo P, está siendo controlado principalmente por genes con efectos no aditivos y con posibles interacciones entre ellos.

4.2.4 Aspecto de mazorca

Mostró un coeficiente de variación de 14.41%, el cual es bajo y está dentro del rango de valores publicados en ensayos bajo las mismas condiciones de aluminio y bajo P. Se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas para las fuentes de variación localidad, entradas y entradas x localidad. De la suma de cuadrados del total, las localidades están explicando el

6.31%, las entradas 44.67% y la interacción el 25.01%. Lo cual muestra la existencia de variabilidad genética para el aspecto de la mazorca en condiciones de bajo P, y que el ambiente es un factor importante en la expresión de los genes (Cuadro 2.16).

La fuente de variación cruzamientos mostró diferencias estadísticas altamente significativas y fue significativa para los padres. El contraste de PvsC no mostró diferencias estadísticas significativas, lo cual sugiere que para el aspecto de la mazorca la heterosis no tiene un papel importante en su expresión. De la suma de cuadrados de entradas, los cruzamientos están recogiendo el 71.32%, los padres el 22.05% y el contraste de PvsC el 6.64%. Las interacciones de PvsC x Localidad, padres x localidad y cruzamientos x localidad, mostraron diferencias estadísticas altamente significativas. Estas interacciones están recogiendo el 1.97%, 30.97% y 67.05% de la suma de cuadrados de la interacción de entradas x localidad, respectivamente (Cuadro 2.16). Estos resultados indican que son dentro de los cruzamientos en donde se está encontrando mayor variabilidad para el aspecto de la mazorca, pero su respuesta es afectada drásticamente por el ambiente de evaluación, lo que complica hacer selección para bajo P, con base solo en este carácter.

Los padres tolerantes y el contraste de TvsS, mostraron diferencias estadísticas significativas y entre los dos están recogiendo el 89.59% de la suma de cuadrados de los padres. Estos resultados indican la presencia de variación para el aspecto de la mazorca dentro del grupo de padres tolerantes, más no dentro del grupo de padres susceptibles y en general los dos grupos son diferentes. Las interacciones de padres tolerantes x localidad y susceptibles x localidad mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y entre las dos interacciones recogen el 75.16% de la suma de cuadrados de la interacción de padres x localidad (Cuadro 2.16).

La interacción de TvsS x localidad mostró diferencias significativas y solo explica el 4.84% de la suma de cuadrados de la interacción. Estos resultados indican que los genotipos muestran diferentes respuestas para el aspecto de la mazorca a través de los diferentes ambientes de evaluación, lo cual dificulta hacer la selección de padres con base en su respuesta en ambientes de bajo P. Para los cruzamientos, las fuentes de variación de TxT y TxS, mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y explican el 37.17% y 51.08% de la suma de cuadrados de los cruzamientos, respectivamente. Todas las interacciones de los cruzamientos con el ambiente mostraron diferencias altamente significativas (Cuadro 2.16).

Las ACG y ACE, mostraron diferencias estadísticas altamente significativas, siendo la ACE la que hace el mayor aporte a la suma de cuadrados de cruzamientos. Las interacciones ACG x Localidad y ACE x Localidad, mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y

presentan la misma tendencia en cuanto al aporte que hacen sobre la suma de cuadrados de la interacción de cruzamientos por localidad. Estos resultados sugieren el aspecto de la mazorca en ambientes de bajo P, está siendo controlada por genes con efectos genéticos aditivos y no aditivos, siendo estos últimos los que más intervienen.

Cuadro 2.16. Análisis combinado de varianza a través de tres localidades con bajo P, evaluado en Villavicencio y Puerto López, Meta.

Fuente de Variación	gl	% de la suma de cuadrados			
		Rendimiento	Altura Mazorca	Aspecto de Planta	Aspecto de Mazorca
Localidad	2	6.46 *	39.01 **	3.40	6.31 **
Rep (Loc)	6	3.65 **	3.74 **	9.15 **	1.62 **
Entry	77	49.78 **	21.59 **	2220 **	44.67 **
PvsC	1	34.43 *	44.55	20.11	6.64
Padres	11	4.81 **	8.82 *	10.53	22.05 *
Tolerantes	5	34.93 *	40.94	30.71	43.61 *
Susceptibles	5	8.04 *	42.25	28.82	10.41
TvsS	1	57.03	16.81	32.47	45.98 *
Cruzamientos	65	60.76 **	46.63 **	69.36 **	71.32 **
TxT	14	30.17 **	20.52 *	33.41 **	37.17 **
TxS	35	58.36 **	67.48 **	48.42	51.08 **
SxS	14	11.44	11.53	15.17	8.67
Hom Vs Het	1	0.01	0.41	1.26	0.72
TxTvs SxS	1	0.02	0.06	1.75	2.36
HCG	11	20.56 **	55.44 **	19.96	26.11 **
HCE	54	79.44 **	44.56	80.04 **	73.89 **
Entry x Loc	154	19.74 **	11.78 **	23.99 **	25.01 **
PvsC x Loc	2	2.67 **	21.09 **	12.86 **	1.97 **
Padres x Loc	22	3.86	11.63	9.49	30.97 **
Tolerantes x Loc	10	62.76	34.29	32.43	25.10 **
Susceptibles x Loc	10	13.01	57.40	53.66	70.06 **
TvsS x Loc	2	24.24	8.31	13.91	4.84 *
Cruzamientos x Loc	130	93.47 **	67.27	77.65 **	67.05 **
TxT x Loc	28	21.51 **	21.07	14.82	19.99 **
TxS x Loc	70	53.65 **	54.34	50.38 **	44.60 **
SxS x Loc	28	20.88 **	19.44	30.74 **	22.88 **
Hom Vs Het x Loc	2	3.48 **	3.44	3.77 *	11.63 **
TxTvs SxS x Loc	2	0.48	1.71	0.29	0.90
HCG x Loc	22	20.10 **	17.15	27.97 **	13.68 **
HCE x Loc	108	79.90 **	82.85	69.64 *	86.31 **
Error	462	20.38	23.89	41.25	22.39
CV(%)		25.67	21.10	18.58	14.41

4.3 Análisis de medias

4.3.1 Rendimiento de grano

En el cuadro 2.17 se muestran las medias del rendimiento de grano para cuatro localidades en alto y bajo P. El ambiente con bajo P, mostró una media general de 1.40 t/ha, con una amplitud

de variación entre 1.16 t/ha y 1.55 t/ha para las localidades de V2BP y V1BP, respectivamente. MNAP, mostró una media de 4.11 t/ha, con una variación entre 0.93 t/ha y 5.78 t/ha. La media de los cruzamientos para las tres localidades con bajo P fue de 1.57 t/ha, con una variación entre 1.32 y 1.75 t/ha, en alto P la media fue 4.47 t/ha.

El estrés por bajo P y 55% de saturación de Aluminio, ocasionando una pérdida del 65% del rendimiento en los cruzamientos. Los cruzamientos de padres TxT mostraron el mayor valor en rendimiento de grano, seguido de los cruzamientos de TxS y finalmente los cruzamientos de SxS (1.58, 1.57 y 1.55 t/ha, respectivamente). En MNAP, los cruzamientos de TxS mostraron mayor rendimiento de grano (4.57 t/ha), seguido de los cruzamientos de SxS (4.38 t/ha) y TxT (4.32 t/ha). Estos resultados sugieren que en condiciones de estrés por bajo P, las frecuencias de los genes involucrados en la tolerancia tiende a ser de carácter aditivos.

Los padres en los ambientes de bajo P, mostraron una media de 0.51 t/ha, contra 2.14 t/ha en MNAP, ocurriendo una disminución del rendimiento del 76%. Tanto en alto como en bajo P, los padres tolerantes mostraron una media superior a la mostrada por los padres susceptibles (Cuadro 2.17). El contraste de padres vs cruzamientos, mostró una ganancia del 210% para los localidades con bajo P y del 109% en alto P. La ganancia en bajo P mostró un rango de comprendido entre 116% y 329% para las localidades de MNBP y V2BP, respectivamente (Figura 2.6). El índice realizado a través del análisis de covarianza, mostró una media general de 1.50 t/ha con un rango de variación entre 0 y 3.02 t/ha. Los cruzamientos mostraron una media de 1.67 t/ha, en donde los cruzamientos de SxS y TxT mostraron el rendimiento de grano ajustados más altos. Los padres mostraron una media de 0.53 t/ha, en donde los tolerantes mostraron un rendimiento 4 veces mayor a los padres susceptibles (0.84 y 0.22 t/ha, respectivamente). El contraste de padres vs cruzamientos mostró una ganancia de 218% sobre los padres. Los mayores valores de ganancia sobre los padres se lograron en los ambientes de bajo P, lo cual sugiere que en estos se obtendrá una mayor expresión de la heterosis.

4.3.2 Contenido de P total (%)

El contenido de P total en las localidades de V2PB, MNBP y MNAP, fue medido en la hoja de la mazorca y en V1BP fue medido en el grano al momento de la cosecha. El contenido de P total, mostró una media general de 0.17% en bajo P y 0.19% en alto P, ocurriendo una pérdida en la absorción y acumulación del 11% en los ambientes con estrés de P, (cuadro 2.18). V2BP mostró una media de 0.22% y MNBP de 0.12%. Los cruzamientos y los padres mostraron igual contenido de P en los ambientes de bajo P (0.17%), pero son diferentes cuando el estrés no está presente, siendo mayor el contenido de P en los padres (0.18% y 0.25%, respectivamente). Los cruzamientos de padres SxS mostraron un valor ligeramente superior a los demás cruzamientos,

pero estadísticamente similares. Entre los padres el grupo de tolerantes, mostró un valor más alto con respecto a los padres susceptibles (0.23% y 0.27%, respectivamente). Los porcentajes de perdidas en la acumulación y uso del P, son del 7% en los cruzamientos y del 31% en los padres. La localidad de V1BP, mostró una media de 0.42% con un rango entre 0.16 y 0.97%, los padres mostraron una mayor acumulación del P en grano que los cruzamientos, (0.39% y 0.61%, respectivamente). Los cruzamientos de padres TxT mostraron el mayor valor, seguido de los TxS y finalmente los SxS y dentro de los padres, los susceptibles mostraron una mayor acumulación del P en grano. Estos resultados sugieren que la acumulación y uso de P se está dando de manera aditiva en los cruzamientos y los padres tolerantes son más eficientes en la toma de P, mientras que los susceptibles son más eficientes en el uso de P (Cuadro 2.18). El contraste de padres vs cruzamientos mostró una ganancia del 1% a través de las dos localidades con bajo P, mientras que en alto P, se da una pérdida del 26%, estos resultados sugieren que el contenido del P de padres eficientes tiende a ser similar al de los progenitores susceptibles (Figura 2.7).

Cuadro 2.17. Medias de rendimiento de grano (t/ha) para tres localidades con bajo P y una con alto P.

Media	Rendimiento de grano (t ha ⁻¹)							% Perdida
	Bajo P				Alto P	BP / AP	BP cov AP	
	V1BP	V2BP	MNBP	Media	MNAP			
Cruzamientos (C)	1.75	1.32	1.63	1.57	4.47	0.37	1.67	-65
SxS	1.63	1.37	1.65	1.55	4.38		1.74	-65
TxS	1.81	1.30	1.59	1.57	4.57		1.64	-66
TxT	1.71	1.31	1.71	1.58	4.32		1.69	-64
Padres (P)	0.47	0.31	0.76	0.51	2.14	0.39	0.53	-76
Suscp	0.27	0.20	0.52	0.32	1.81	0.31	0.22	
Tol	0.68	0.41	0.99	0.69	2.47	0.47	0.84	
Heterosis Media (%)	268	329	116	210	109	-6	218	93
General	1.55	1.16	1.50	1.40	4.11	0.37	1.50	-66
Min	0.09	0.11	0.31	0.22	0.93	0.17	0.00	
Max	2.63	2.42	2.80	2.33	5.78	0.98	3.02	
LSD	0.55	0.52	0.65	0.58	0.82	0.24	0.65	

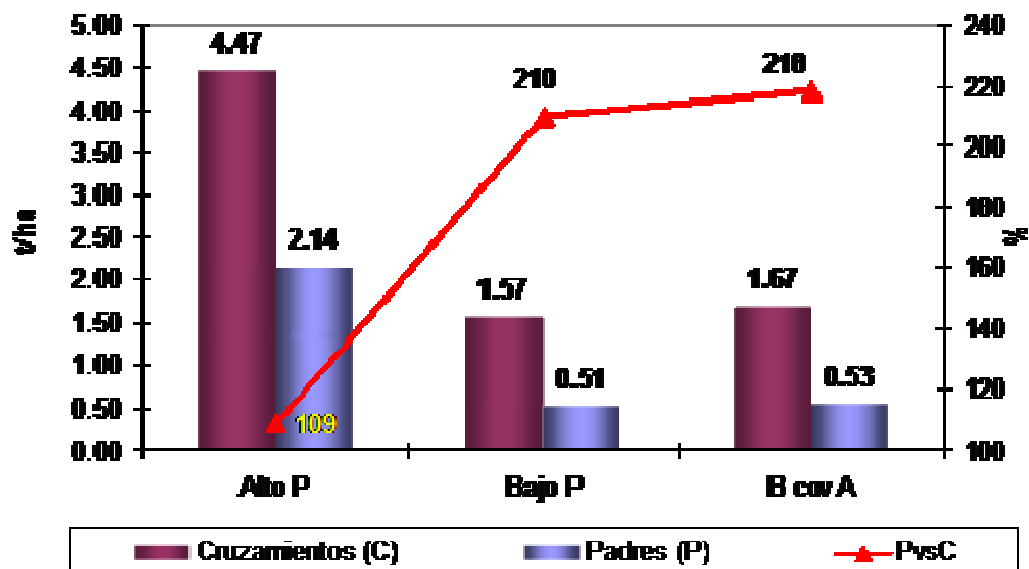


Figura 2.6. Media y porcentaje de ganancia sobre los padres, evaluado a través de tres localidades con bajo P y una localidad con alto P.

Cuadro 2.18. Medias para el contenido de P total (%), evaluado en tres localidades con bajo P y una con alto P. Puerto López, Meta.

Media	P total (%)					% pérdida
	Bajo P				Alto P	
	V1BP	V2BP	MNBP	Media	MNAP	
Cruzamientos (C)	0.39	0.22	0.12	0.17	0.18	-7
SxS	0.38	0.24	0.12	0.18	0.17	5
TxS	0.39	0.22	0.13	0.17	0.18	-6
TxT	0.40	0.22	0.12	0.17	0.20	-18
Padres (P)	0.61	0.24	0.10	0.17	0.25	-31
Susc	0.64	0.22	0.07	0.15	0.23	-34
Tol	0.57	0.25	0.13	0.19	0.27	-29
Heterosis Media (%)	-36	-7	20	1	-26	-105
General	0.42	0.22	0.12	0.17	0.19	-11
Min	0.16	0.13	0.02	0.14	0.12	
Max	0.97	0.38	0.19	0.42	0.32	
LSD	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00	

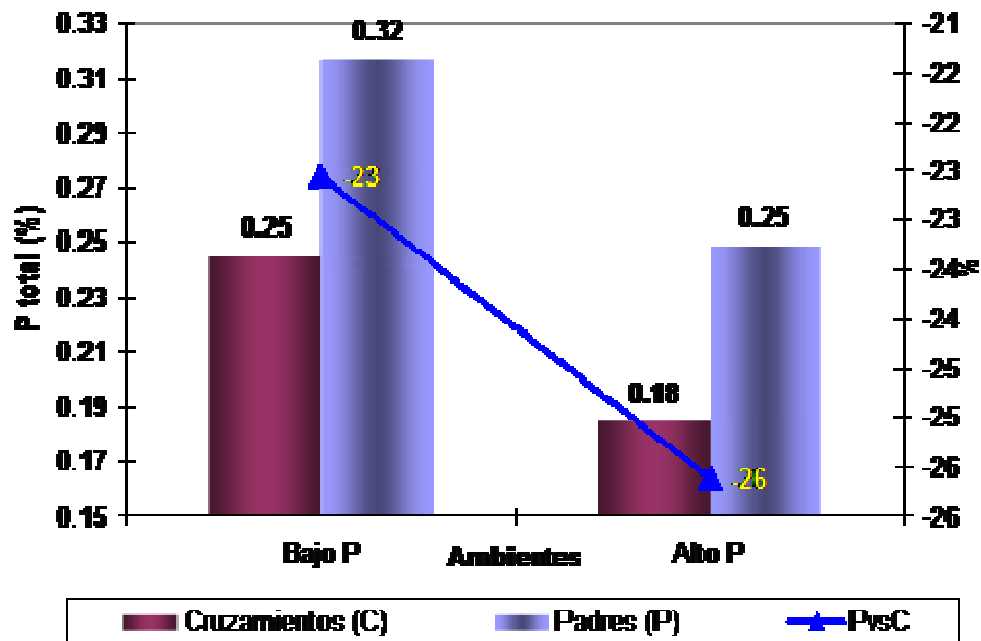


Figura 2.7. Medias y porcentaje de ganancia sobre los padres, evaluado en tres localidades con bajo P y una localidad con alto P. Puerto López, Meta.

4.3.3 Variables Fisiológicas

Las variables fisiológicas fueron tomadas en dos ambientes, con alto y bajo P en la hacienda Lagos de Menegua, Puerto López, Meta.

4.3.3.1 Área foliar (cm²)

Mostró una media general en MNBP de 3010 cm², con un rango de variación entre 1087 y 7929 cm². En MNBP la media general fue de 4206 cm² con un rango de variación ligeramente más estrecho que en el ambiente con bajo P. La pérdida causada por el estrés de P fue del 28%. En general la media de los cruzamientos fue superior a la de los padres, mostrando una heterosis media del 55% y de 35% en MNBP y MNAP, respectivamente (Figura 2.8). En MNBP los cruzamientos de padres SxS mostraron una media ligeramente superior. En MNAP los cruzamientos de padres TxS mostraron el mayor valor de área foliar seguido de TxT. De manera general los cruzamientos disminuyen el área foliar en 27% cuando es inducido un estrés de bajo P (Cuadro 2.19). Los padres mostraron una media de 2055 cm² en MNBP y 3237 cm² para MNAP, ocurriendo una pérdida del área foliar del 37%. Para los dos ambientes el grupo de padres susceptibles mostró una media inferior al grupo de padres tolerantes.

4.3.3.2 Conductancia eléctrica (nF)

En MNBP mostró una media de 8.57 nF con un rango de variación entre 4.18 y 12.13 nF. En MNAP la media fue 17.31 nF con un rango de variación más estrecho. El efecto del estrés de P, reduce la conductancia eléctrica en un 51%, lo cual puede ser interpretado como una disminución de la masa radical y por ende una disminución de la capacidad de absorción y translocación de P en ambientes con estrés. Para los dos ambientes, los cruzamientos mostraron una media ligeramente superior a la media de los padres, siendo mayor la heterosis media en el ambiente de bajo P, con valores de 20.59% y 1.81% para bajo y alto P, respectivamente (Cuadro 2.19, Figura 2.9). Los cruzamientos en MNBP, mostraron una conductancia media de 8.8 nF y en MNAP una conductancia de 17.36 nF, ocurriendo una pérdida del 49% en la conductancia eléctrica por efecto del estrés de P, esto debe ser entendido como una disminución de la masa radical de la planta.

Para los dos ambientes los cruzamientos de SxS mostraron los mayores valores de conductancia eléctrica, seguido de los cruzamientos de TxS y finalmente TxT, lo cual indica que la conductancia eléctrica es un carácter Poligénico con genes aditivos y dominantes y por lo tanto su expresión en cruzamientos dependerá de la manera en que se arreglen los genes en la descendencia. Los padres mostraron una conductancia de 7.30 nF en MNBP y 17.05 nF en MNAP, produciéndose una pérdida de la conductancia del 57% por efecto del estrés de P (Cuadro 2.19). En MNBP, el grupo de padres tolerantes mostró una media superior a la media del grupo de padres susceptibles, mientras en MNAP fueron los padres susceptibles los de mayor rendimiento.

4.3.3.3 Contenido de clorofila (Spad)

MNBP mostró una media de 41.76 Spad, contra una media de 48.89 Spad para MNAP. El estrés por P, ocasiona una disminución de 15% en el contenido de clorofila y por lo tanto una disminución de la capacidad de toma de energía por parte de la planta. En los dos ambientes de P, los cruzamientos mostraron una mayor capacidad de absorber energía con respecto a los padres, observándose una heterosis media de 9.69% en MNBP y 10.93 en MNAP (Figura 2.10). Los cruzamientos en MNBP, mostraron una media de 42.34 Spad y 49.65 Spad para MNAP, ocurriendo una disminución en la capacidad de absorber energía del 15 por efecto del estrés de P. Para los dos ambientes los cruzamientos de padres TxT mostraron el mayor valor. Los padres mostraron una media de 38.6 Spad en MNBP y 44.76 Spad en MNAP. En los dos ambientes los padres tolerantes mostraron mayor capacidad de absorción de energía.

Cuadro 2.19. Medias de área foliar, conductancia, contenido de clorofila y porcentaje de pérdida en dos ambientes con diferentes niveles de P. Menegua, Puerto López.

Media	Carácter Fisiológico								
	Área foliar			Conductancia			Clorofila		
	MNEP	MNAP	% Pérdida	MNEP	MNAP	% Pérdida	MNEP	MNAP	% Pérdida
Cruzamientos (C)	3184	4382	-27	8.80	17.36	-49	42.34	49.65	-15
SxS	3390	4282	-21	9.41	17.42	-46	42.09	49.08	-14
TxS	3123	4421	-29	8.76	17.41	-50	41.87	49.46	-15
TxT	3122	4388	-29	8.29	17.19	-52	43.71	50.67	-14
Padres (P)	2055	3237	-37	7.30	17.05	-57	38.60	44.76	-14
Susc	1748	3162	-45	6.74	17.52	-62	33.86	43.11	-21
Td	2362	3312	-29	7.85	16.59	-53	43.33	46.40	-7
Heterosis Media (%)	55	35	55	20.59	1.81	1037	9.69	10.93	-11
General	3010	4206	-28	8.57	17.31	-51	41.76	48.89	-15
Min	1087	2295		4.18	12.53		24.82	37.79	
Max	7929	5492		12.13	24.19		51.60	59.12	
LSD	1519	1847		2.87	6.51		7.73	6.78	

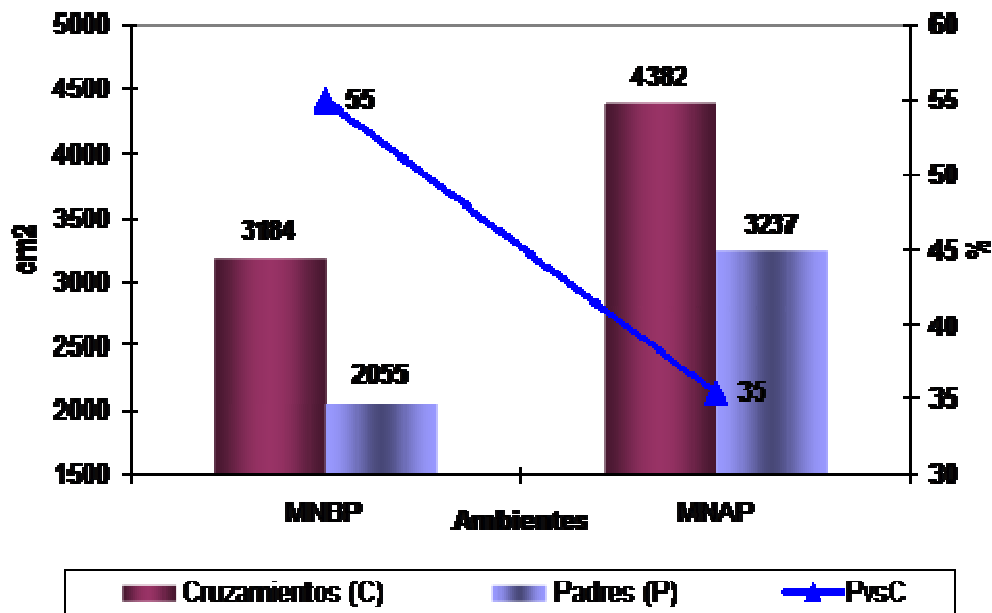


Figura 2.8. Área foliar y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López.

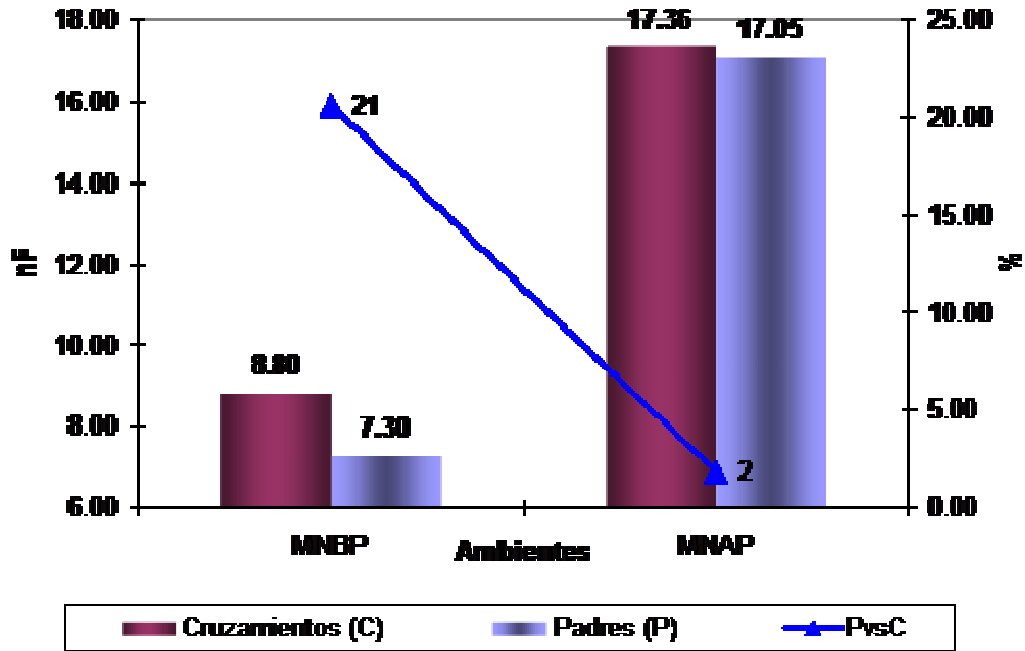


Figura 2.9. Conductancia eléctrica y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López.

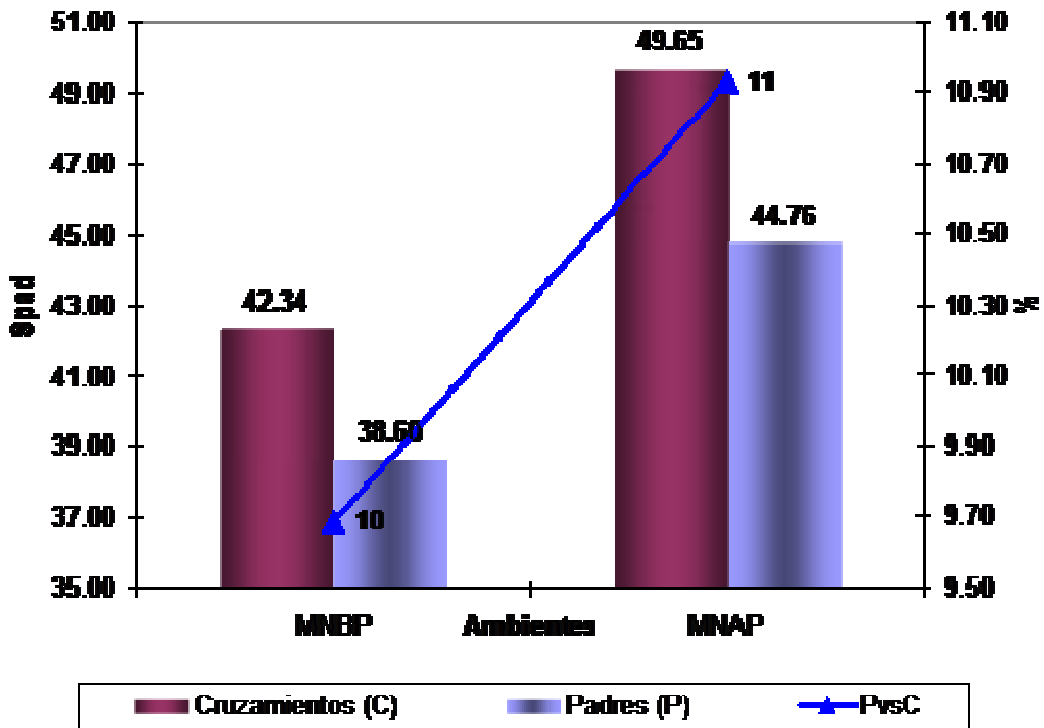


Figura 2.10. Contenido de clorofila y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López.

4.3.4 Aspecto de planta

Mostró una media general de 2.9 con un rango de variación entre 2.17 y 3.5 en MNAP. Para MNBP, mostró un aspecto de 3.02, con un rango de variación entre 2.28 y 3.83. En general en todos los ambientes de bajo P, los cruzamientos mostraron mejor aspecto de planta con respecto a los padres, presentándose una heterosis media negativa, lo que es explicado porque en su medición se usa una escala inversa (Cuadro 2.20, Figura 2.11). En general para los ambientes de bajo y alto P, los cruzamientos de padres SxS y TxS mostraron mejor aspecto de planta que los cruzamientos de padres TxT. Dentro del grupo de los padres, los padres tolerantes mostraron mejor aspecto de planta que los padres susceptibles.

Cuadro 2.20. Medias de aspecto de planta (1-5) y porcentaje de pérdida en tres ambientes de bajo P y uno con alto P. Menegua, Puerto López.

Medias	Aspecto de Planta					% Perdida
	Bajo P				Alto P	
	V1BP	V2BP	MNBP	Media	MNAP	
Cruzamientos (C)	2.94	3.14	2.78	2.96	2.85	4
SxS	3.03	3.01	2.76	2.93	2.46	19
TxS	2.85	3.19	2.73	2.92	2.63	11
TxT	3.08	3.16	2.92	3.05	2.81	9
Padres (P)	2.94	3.54	3.63	3.37	3.19	6
Susc	3.17	3.56	3.86	3.53	2.92	21
Tol	2.72	3.53	3.39	3.21	2.42	33
PvsC	0	-11	-23	-12	-11	13
General	2.94	3.20	2.91	3.02	2.90	4
Min	2.17	2.17	1.50	2.28	2.17	
Max	3.83	4.17	4.17	3.83	3.50	
LSD	0.74	0.71	1.17	0.68	0.51	

4.3.5 Aspecto de mazorca

Los ambientes de bajo P, mostraron un aspecto de mazorca de 2.69, con un rango entre 1.53 y 4.06. MNAP, mostró un mejor aspecto de mazorca con 1.91 y un rango entre 1 y 3.5. Esto implica que el estrés por bajo P, va en detrimento del aspecto de la mazorca, dándose una disminución hasta del 41%. En general tanto en alto y bajo P, los cruzamientos mostraron mejor aspecto de la mazorca que los padres, obteniendo una heterosis media del -11% y un rango entre -6 y -17% a favor de una escala baja (Cuadro 2.21, Figura 2.12). En MNAP, se obtuvo una heterosis media del -25%, lo cual también indica que los cruzamientos están mostrando mejor aspecto de mazorca que los padres. Para todos los ambientes en bajo y alto P, los cruzamientos de padres SxS y TxS mostraron mejor aspecto de mazorca que los cruzamientos que involucran dos padres tolerantes. El grupo de padres tolerantes mostró mejor aspecto de mazorca que el grupo de padres susceptibles en los dos ambientes de evaluación (Cuadro 2.21).

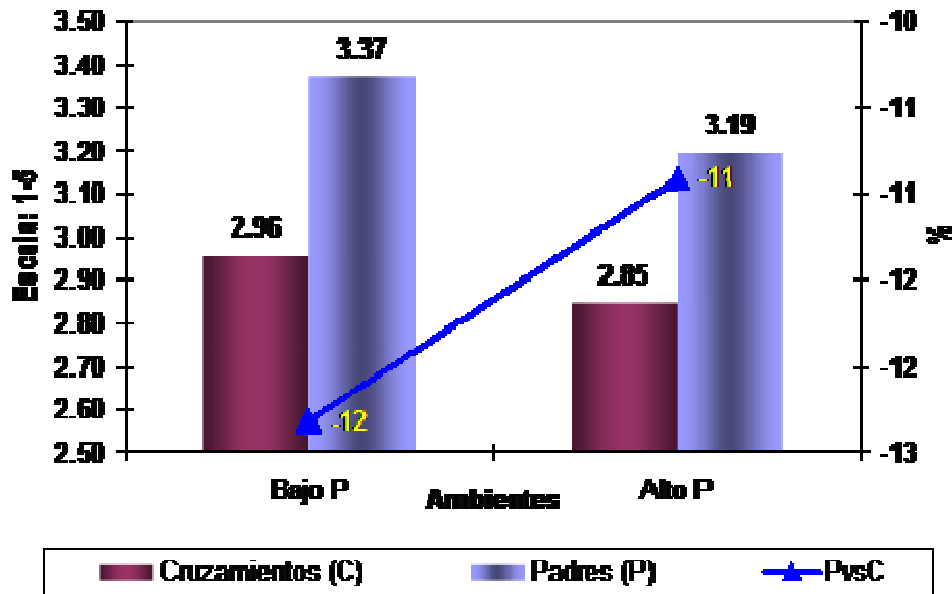


Figura 2.11. Aspecto de Planta y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López.

4.3.6 Altura de mazorca

En los ambientes de bajo P, la mazorca superior alcanzó una altura promedio de 44.91 cm variando de 20.56 y 58.89 cm. En las localidades de V2BP y MNBP fue donde la altura de mazorca alcanzó los valores más bajos. En MNAP, la mazorca superior alcanzó una altura de 80.26 cm. Estos resultados indican que el estrés por bajo P, se refleja en una disminución en la altura de la mazorca superior, disminuyendo la altura hasta en un 44%. En todas los ambientes de evaluación los cruzamientos alcanzaron mayor altura de mazorca que los padres, obteniendo una heterosis media de 40% en bajo P y del 18% en el ambiente de MNAP (Cuadro 2.22, Figura 2.13).

La heterosis media en los ambientes de bajo P, mostró un rango entre el 18% en MNBP y 57% en V1BP. Bajo estrés de P, los cruzamientos de padres TxS alcanzaron el mayor porte de la planta, seguido de los cruzamientos TxT y finalmente están los cruzamientos de SxS. En ausencia de un estrés fuerte de P, los cruzamientos de TxT mostraron el mayor porte de la mazorca, seguido de los cruzamientos de TxS y finalmente aparecen los cruzamientos de SxS. Para todos los ambientes de evaluación los padres tolerantes mostraron mayor porte de la mazorca superior, observándose que cuando se induce el estrés por bajo P, se hace más grande la diferencia entre los padres tolerantes y susceptibles (Cuadro 2.22).

4.4 Análisis de habilidad combinatoria general y específica

El análisis de la habilidad combinatoria general (ACG) y específica (ACE) solo se hizo para la variable rendimiento de grano y P total (Cuadro 2.23).

Cuadro 2.21. Medias de aspecto de mazorca (1-5) y porcentaje de pérdida en tres ambientes de bajo P y uno con alto P. Menegua, Puerto López

Medias	Aspecto de mazorca					% Pérdida
	Bajo P				Alto P	
	V1BP	V2BP	MNBP	Media	MNAP	
Cruzamientos (C)	2.89	2.62	2.43	2.65	1.82	45
SxS	2.83	2.47	2.47	2.59	1.80	44
TxS	2.82	2.71	2.31	2.61	1.81	44
TxT	3.09	2.54	2.70	2.78	1.86	50
Padres (P)	3.06	2.92	2.92	2.96	2.43	22
Susc	3.56	3.25	3.17	3.32	2.92	14
Tol	2.56	2.58	2.67	2.60	2.42	8
PysC	-6	-10	-17	-11	-25	-57
General	2.91	2.66	2.51	2.69	1.91	41
Mín	1.83	1.77	1.00	1.53	1.00	
Max	4.33	4.50	4.00	4.06	3.50	
LSD	0.86	0.65	0.00	0.66	0.22	

4.4.1 Análisis de habilidad combinatoria general (ACG)

4.4.1.1 Análisis por localidad

En V1BP las líneas CLA302, CLA301 y CLA312, mostraron alta ACG y estadísticamente diferente de cero. De estas solo la línea CLA312, pertenece al grupo de tolerantes. Las dos líneas susceptibles mostraron medias perse por debajo de la media general, efectos de ACG altos y valores altos de varianza de ACG, lo cual indica que a pesar de su bajo potencial de rendimiento, son dos líneas con buena capacidad de complementarse aunque no lo hace de manera consistentemente a través de los cruzamientos, además presentan poca capacidad de absorción y acumulación de P total. La línea CLA312 mostró una media alta, efectos de ACG altos y una varianza de los efectos relativamente bajo, lo cual hace que la capacidad de combinación de esta línea sea consistente a través de diferentes cruzamientos, aunque su capacidad de acumulación de P en tejido está por debajo de la media general.

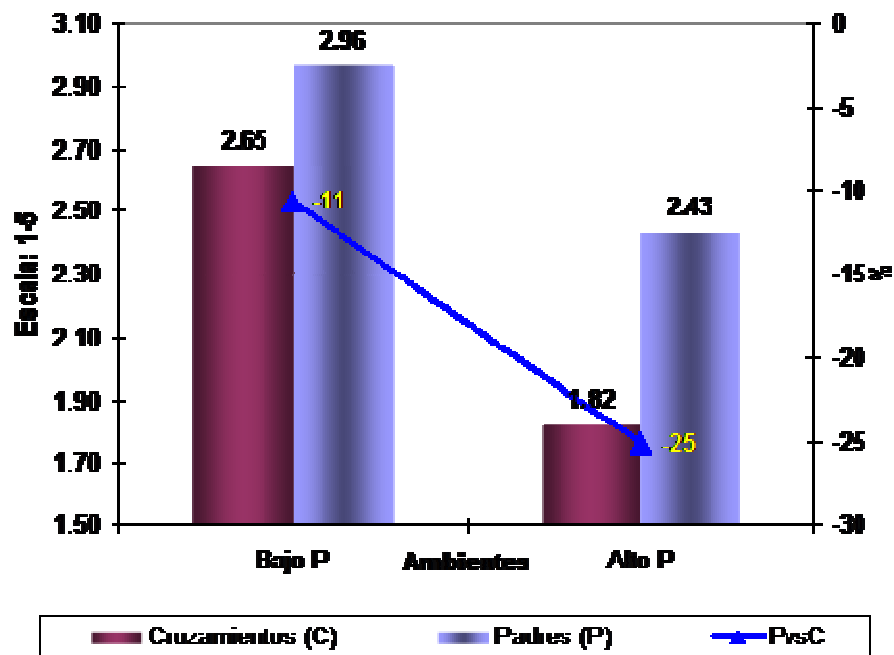


Figura 2.12. Aspecto de mazorca y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López.

Las líneas CLA303, CLA305 y CLA310, mostraron una media por debajo de la media general, poca capacidad de acumular P en los tejidos y con efectos de ACG altos y negativos. Además su varianza es alta, lo cual indica que a pesar que son líneas que en cruzamientos disminuyen la expresión del carácter, no siempre mostraron el mismo comportamiento (Cuadro 2.23, Figuras 2.14A y 2.15A). La línea tolerante CLA 307 mostró el rendimiento más alto, con poca capacidad de acumular P en tejidos, ACG moderada y una varianza de los efectos de ACG relativamente bajos, lo cual la hace una línea promisoría para incorporar la tolerancia a bajo P (Figura 2.14A y 2.15A).

Las líneas CLA306, CLA308 y CLA311, mostraron efectos de ACG cercanos a cero, con varianzas de los efectos de ACG cercanos a cero, rendimiento por encima de la media general y con buena habilidad de tomar y acumular P en tejido, lo cual indica que a pesar de estas líneas no tienen buena capacidad de cruzamiento, si tienen un buen comportamiento por encima (Figura 2.14A, 2.15A).

En V2BP, los efectos de ACG no fueron estadísticamente significativos para las líneas susceptibles, con valores de ACG y varianza relativamente bajos. La línea CLA311, mostró un ACG alto, positivo y altamente significativo, con alta varianza de los efectos de ACG, lo cual sugiere que bajo este ambiente, esta línea es un padre que posee facilidad de pasar sus genes,

pero no lo hace de manera consistente a través de los cruzamientos evaluados, además su capacidad de absorción de P y su rendimiento perse en bajo P, están por debajo de la media general (cuadro 2.23, figura 2.14B y 2.15B). La línea CLA310 mostró un valor alto y negativo de ACG y altamente significativo. La varianza de efectos de ACG para esta línea fue alto, con poca capacidad de absorción y utilización de P y un rendimiento perse por debajo de la media general, lo cual sugiere que esta línea disminuye la expresión de la tolerancia a bajo P cuando interviene en cruzamientos, pero esta no lo hace de manera consistente (Figura 14B, 15B).

Cuadro 2.22. Medias de altura de mazorca (cm) y porcentaje de pérdida en tres ambientes de bajo P y uno con alto P. Menegua, Puerto López.

Media	Altura de Mazorca					% Perdida
	Bajo P				Alto P	
	V1BP	V2BP	MNEP	Media	MNAP	
Cruzamientos (C)	62.27	39.75	38.95	46.99	82.23	-43
SxS	59.56	40.33	39.33	46.41	79.73	-42
TxS	63.47	38.98	39.47	47.31	82.30	-43
TxT	62.11	41.00	37.33	46.01	84.56	-45
Padres (P)	39.72	27.64	33.06	33.47	69.42	-52
Susp	36.94	27.22	29.44	31.20	60.00	-54
Tol	42.50	28.06	36.67	35.74	70.83	-50
PsC	57	44	18	40	18	119
General	58.80	37.88	38.05	44.91	80.26	-44
Min	25.00	18.33	18.33	20.56	47.67	
Max	83.33	55.00	51.67	58.89	103.33	
LSD	17.38	12.83	14.94	10.65	13.70	

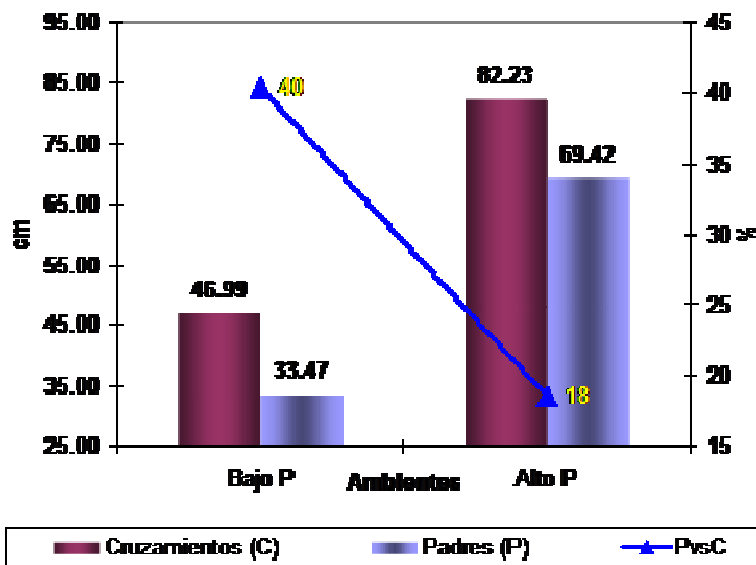


Figura 2.13. Altura de mazorca y heterosis media evaluado en dos ambientes de alto y bajo P, Menegua, Puerto López.

Las líneas CLA312 y CLA309, mostraron valores de ACG por encima de cero, rendimiento por encima de la media general y buena capacidad de absorción y translocación de P en condiciones de estrés. Las líneas CLA301, CLA308 y CLA310, mostraron valores de ACG negativos, rendimientos por debajo de la media general y poca capacidad de absorción y translocación de P en ambientes con estrés. Las líneas CLA311, CLA302, CLA303 y CLA304, mostraron valores de ACG positivos, pero su rendimiento por debajo de la media general con poca capacidad de absorción y translocación de P en ambientes con bajo P (Cuadro 23, Figura 14B y 15B). Las líneas CLA305 y CLA306, mostraron efectos de ACG negativos, poca capacidad de absorción y translocación de P, aunque su rendimiento por encima de la media general. La línea CLA307 mostró efectos de ACG negativos, aunque es una buena línea en cuanto a su capacidad de absorción y translocación de P, con un rendimiento por encima de la media general (Figura 2.14B, 2.15B)

La ACG en MNPB mostró valores positivos y altamente significativos para las líneas CLA301 y CLA302, con poca capacidad de absorción y translocación de P, rendimiento por debajo de la media general y varianza de los efectos de ACG relativamente altos, lo cual indica que a pesar que estas líneas susceptibles tienen capacidad de pasar sus genes, no lo hace de manera consistente a través de los cruzamientos y su rendimiento por debajo de la media general no las hace promisorias para la introducción en programas de híbridos, (cuadro 2.23, Figura 2.14C, 2.15C). Las líneas CLA305 y CLA303, mostraron efectos de ACG con valores negativos y estadísticamente diferentes de cero. Las varianzas de la ACG relativamente altas y rendimiento por debajo de la media general con poca capacidad de absorción y translocación de P. Esto indica que estas líneas disminuyen la expresión de la tolerancia a través de los cruzamientos y además de presentar un rendimiento por debajo que no las hacen ideales como progenitores para la formación de híbridos de alto potencial de rendimiento.

Las líneas CLA304 y CLA306 mostraron valores de ACG relativamente muy cercanos a cero, con poca habilidad de absorber y translocar P y por lo tanto un rendimiento por debajo de la media general. Las líneas CLA312, CLA308 y CLA309, mostraron valores de ACG positiva y baja varianza de los efectos, con buena capacidad de absorber y translocar P y rendimientos de grano por encima de la media general de los padres, lo que sugiere que estas líneas además de ser buenas por sí mismas, tienen buena capacidad de pasar sus genes a la descendencia y que su ocurrencia es de manera consistente a través de los cruzamientos (Cuadro 2.23, Figura 2.14C, 2.15C).

Las líneas CLA310 y CLA311, mostraron valores de ACG negativos, varianza de la ACG relativamente baja, poca capacidad de absorción u translocación de P y rendimiento por debajo de la media general.

debajo de la media general. La línea CLA307 mostró valores de ACG negativos, varianza de los efectos muy cercana a cero, buena capacidad de absorción y translocación de P y un rendimiento de grano perse por encima de la media general, lo cual sugiere que a pesar de su buen comportamiento perse y de ser un padre tolerante, no tiene la capacidad de formar cruzamientos de alto potencial de rendimiento y tolerantes a bajo P (Figura 2.14C, 2.15C).

4.4.2 Análisis combinado de habilidad combinatoria general

4.4.2.1 Análisis en bajo P

El análisis combinado a través de las tres localidades evaluadas en bajo P, mostraron que el rendimiento perse de las líneas susceptibles (0.32 t/ha) estuvo por debajo de la media general (0.51 t/ha), mientras que el rendimiento perse de las líneas tolerantes (0.69 t/ha) fue por encima de la media general. Las líneas CLA303 y CLA305, mostraron valores de ACG negativos estadísticamente diferentes de cero con varianzas de ACG relativamente altas, poca capacidad de absorber y translocar P y rendimientos per se por debajo de la media general, lo cual indica que estas líneas no poseen la capacidad de tomar el P del suelo y disminuyen la capacidad de hacerlo cuando se involucran como progenitores dentro de cruzamientos (Cuadro 2.24, Figura 2.16A, 2.17A). Las líneas CLA301, CLA302 mostraron valores de ACG positivos, estadísticamente diferentes de cero y varianzas de ACG ligeramente altos. Su rendimiento perse está por debajo de la media general.

La línea CLA302 mostró buena capacidad de absorción y uso del P, mientras la CLA301 no lo mostró. Esto sugiere que estas líneas a pesar de mostrar un rendimiento perse bajo, en combinaciones híbridas presentan buena ACG en condiciones de estrés y de pasar esta característica su progenie. Las líneas CLA304 y CLA306 mostraron valores de ACG y varianzas de ACG cercanos a cero con rendimientos perse por debajo de la media general y poca capacidad de absorción y translocación de P.

Dentro de las líneas tolerantes a bajo P la CLA312 mostró ser la más promisoría para ser tenida dentro de un programa de mejoramiento, ya que mostró un rendimiento perse por encima de la media general con buena capacidad de absorción y utilización de P. Sus efectos de ACG fueron positivos y estadísticamente diferentes de cero y la varianza de los efectos de ACG mostró un valor intermedio (Cuadro 2.24, Figura 2.16A, 2.17A). La línea CLA10, mostró ser la menos promisoría como progenitor tolerante a bajo P, mostró un rendimiento perse bastante bajo (0.36 t/ha), con poca capacidad de absorción y utilización de P (0.14%), efectos de ACG negativos y estadísticamente diferentes de cero y varianza de los efectos de ACG con valores intermedios.

Las líneas CLA307, CLA308, CLA309 y CLA311, mostraron buen rendimiento de grano perse con valores por encima de la media general, buena capacidad de absorción y translocación de P con valores por encima de la media general (0.17%), efectos de ACG y varianzas de ACG estadísticamente iguales a cero, lo cual indica que a pesar de su buen comportamiento perse en la toma y uso de P, y su rendimiento de grano no tienen la capacidad de transmitir el carácter a su progenie (Cuadro 2.24, Figura 2.16A y 2.17A).

4.4.2.2 Análisis en alto P

En el ambiente de alto P, la media de las líneas perse fue de 2.14 t/ha. Dentro del grupo de líneas susceptibles, las líneas CLA301 y CLA302, mostraron ser las más promisorias para ser tenidas en cuenta como progenitores. La línea CLA301, mostró una media perse por encima de la media general (2.21 t/ha), con poca capacidad de absorción y translocación del P. Los efectos de ACG fueron positivos y estadísticamente diferentes de cero (0.53), con una varianza de los efectos de ACG bastante alta (0.273), estos resultados indican que esta es una línea que muestra un buen comportamiento perse con poca capacidad de usar el P y buena capacidad de pasar sus genes que actúan aditivamente, pero no lo hace de manera consistente a través de los cruzamientos (Cuadro 2.24, Figura 2.16B, 2.17B).

La línea CLA302, mostró un rendimiento perse por debajo de la media general (2.06 t/ha), buena capacidad de usar el P (0.27%), sus efectos de ACG fueron positivos y estadísticamente diferentes de cero, con varianza de los efectos relativamente baja, lo cual indica que es una línea que a pesar de no tener un buen comportamiento perse, si tiene buena capacidad de usar P y de pasar sus genes aditivos a las progenies.

Las líneas CLA303 mostró un rendimiento perse por debajo de la media general (0.93 t/ha), buena capacidad de usar el P tomado, efectos de ACG negativos y estadísticamente diferentes de cero con un varianza de los efectos relativamente alta, lo cual indica que se trata de una línea con buena capacidad de tomar P pero no lo usa eficientemente en la producción de grano, además no contribuye de manera significativa a la acumulación de genes con efectos aditivos a sus progenies. La línea CLA305 en ambientes de alto P, fue la menos promisorias, mostró un rendimiento de grano perse por debajo de la media general (1.79 t/ha), poca capacidad de usar el P, efectos de ACG negativos y estadísticamente diferentes de cero (-0.42) y varianza de los efectos relativamente alta, lo cual hace que esta línea sea poco atractiva para ser incluidas dentro del programa de hibridación. La línea CLA304, mostró un rendimiento de grano perse por debajo de la media general (1.54 t/ha), poca capacidad de usar el P del suelo, efectos de ACG negativos y cercanos a cero, con varianza de los efectos de habilidad combinatoria general relativamente bajo (Cuadro 2.24, Figura 2.16B, 2.17B).

La línea CLA306, mostró un rendimiento de grano perse por encima de la media general (2.33 t/ha), con poca capacidad de usar el P del suelo y efectos y varianza de los efectos de la ACG no significativos y muy cercanos a cero, lo cual indica que esta línea a pesar de su buen comportamiento perse no es un padre promisorio para ser involucrado dentro del programa de mejoramiento (Cuadro 2.24, Figura 2.16B y 2.17B).

En MNAP, de las líneas tolerantes, únicamente la línea CLA312, mostró una media (2.51 t/ha), ligeramente superior a la media general, con efectos de ACG estadísticamente diferentes de cero, y varianza de los efectos de ACG, significativamente diferentes de cero. Adicionalmente mostró el mayor contenido de P total en tejido (0.32), lo cual indica que esta es una línea promisorio por su comportamiento perse, además posee buena habilidad para tomar y usar el P del suelo. Su buena ACG, sugiere que es un progenitor que posee buena capacidad de pasar sus genes a la descendencia (Cuadro 2.24, Figura 2.16B, 2.17B).

La línea CLA307, mostró valores de ACG positivos, no significativos y un rendimiento de grano perse por debajo de la media general. Con base en los conceptos de eficiencia de toma y uso, es una línea eficiente en la absorción de P pero ineficiente en el uso (Cuadro 2.16B, 2.17B). Las líneas CLA308, CLA309, CLA310 y CLA311, mostraron rendimientos de grano perse por encima de la media general, efectos de ACG negativos y no significativos y varianza de los efectos de ACG no fueron estadísticamente diferentes de cero. Con excepción de la línea CLA309, las demás fueron eficientes en el uso de P, pero no poseen la habilidad de pasar los genes a las descendencia (Cuadro 2.24, Figura 2.16B, 2.17B)

4.4.2.3 Análisis de covarianza (YLD BP Cov AP)

En el análisis del rendimiento de MNBP, ajustado por el rendimiento de MNAP (Covarianza), las líneas susceptibles mostraron un rendimiento de grano perse por debajo de la media general, mientras las líneas tolerantes con excepción de la CLA310, mostraron un rendimiento de grano por encima de la media general (Cuadro 2.24). Las líneas CLA301 (0.30 t/ha) y CLA302 (0.20 t/ha) dentro del grupo de las susceptibles a bajo P, mostraron ser promisorias, con rendimiento de grano ajustado por debajo de la media general, con efectos de ACG positivos y estadísticamente diferentes de cero y varianzas de los efectos de ACG diferentes de cero, siendo de mayor magnitud para la CLA302 (Cuadro 2.24, Figura 2.16C). Estos son dos progenitores que tienen la facilidad de pasar sus genes aditivos con facilidad a las progenies.

Las líneas menos promisorias fueron CLA303 y CLA305, con valores de rendimiento de grano ajustado por debajo de la media general, efectos de ACG negativos y estadísticamente

diferentes de cero, las varianzas de los efectos de ACG fueron relativamente altas, lo cual implica que son progenitores con mal comportamiento y cuando son incluidos dentro de cruzamientos son los responsables de acumular genes desfavorables. Las líneas CLA304 y CLA306, mostraron rendimientos de grano por debajo de la media general, con ACG positivos y varianzas de los efectos de ACG estadísticamente iguales a cero (Cuadro 2.24, Figura 2.16C).

Las líneas tolerantes CLA311 (0.60 t/ha) y CLA312 (0.67 t/ha), mostraron un rendimiento de grano ajustado muy similares, con efectos y varianzas de ACG iguales en valor y significancia, pero diferentes en el signo de los efectos, siendo la CLA312 la línea promisoría por poseer la capacidad de pasar su genes de tolerancia a bajo P a las progenies, (Cuadro 2.24, Figura 2.16C). La línea CLA308, mostró un rendimiento de grano perse por encima de la media general con efectos de ACG positivos y una varianza de los efectos de ACG cercanos a cero, lo cual indica que esta puede ser una línea promisoría para ser usada como progenitor dentro del programa de hibridación.

Las líneas CLA307, CLA309 y CLA310, mostraron valores de rendimiento de grano por encima de la media general, con valores de efectos de ACG negativos y estadísticamente similares a cero.

4.4.2.4 Contraste de rendimiento de grano en MNBP vs MNAP

Las líneas CLA301, CLA302 y CLA312, son las que mostraron efectos de ACG positivos tanto en suelos con y sin estrés de P, los resultados indican que estas líneas son eficientes en la toma y uso de P y que ellas están siendo controladas por genes con efectos genéticos aditivos (Figura 2.16D), Las líneas CLA305, CLA310, CLA303 y CLA304, son las que mostraron efectos de ACG negativos, siendo ineficientes en la toma y uso de P, además ellos tiende a disminuir la tolerancia cuando intervienen en cruzamientos. Las líneas CLA309, CLA308 y CLA311, mostraron mejor comportamiento en suelos con estrés aunque sus efectos de ACG fueron muy cercanos a cero, lo cual implica que estas líneas son eficientes en la toma de P, pero son ineficientes en el uso o respuesta a la aplicación del elemento (Figura 2.16D). Las líneas CLA306 y CLA307 mostraron mejor comportamiento en suelos con alto P, con valores de habilidad combinatoria general muy cercanos a cero, implicando que son líneas no son eficientes en la toma de P, pero son eficientes en el uso (Figura 2.16D).

4.4.2.5 Análisis de rendimiento de grano “perse” en suelos sin estrés

En Palmira sin problemas de estrés de bajo P (>50 ppm P), la media de las líneas perse fue de 2.69 t/ha, para las susceptibles la media fue de 2.34 t/ha y de 3.05 t/ha para las líneas tolerantes.

De las líneas susceptibles la línea CLA301 mostró un comportamiento perse y buena ACG tanto en suelo con y sin estrés de bajo P. De las líneas tolerantes, la línea más promisoría por su buen rendimiento perse tanto en suelo con y sin estrés de bajo P y por mostrar una buena ACG fue la CLA312. La línea CLA310, mostró buen comportamiento perse en condiciones de suelo sin estrés de P, es bastante afectada por el estrés de P, el cual hace que línea pase genes que disminuyen la tolerancia al estrés (Cuadro 2.24, Figura 2.17D).

En el ambiente de bajo P las líneas CLA307, CLA309 y CLA312 sobresalen por su capacidad de tomar eficientemente el P disponible en el suelo, mientras que las líneas que no mostraron eficiencia en la toma de P fueron la CLA301, CLA303, CLA304 y CLA306 (Figura 2.18D). Del ambiente en alto P, se observó que el grupo de líneas de mejor respuesta a la aplicación de P fueron las CLA308, CLA310, CLA311 y CLA312 y que las líneas CLA304, CLA305 y CLA306, fueron las que no respondieron a la aplicación de P. Las líneas CLA302 y CLA303, mostraron buena capacidad de tomar el P, pero no lo usan eficientemente y las líneas CLA301, CLA306 y CLA309 son poco hábiles en tomar el P, pero el poco que toman lo usan eficientemente en la formación de grano (Figura 2.18).

4.5 Habilidad combinatoria específica y heterosis

4.5.1 Habilidad combinatoria específica (ACE)

4.5.1.1 Evaluación en alto P

En el cuadro 2.25 se muestran las medias, habilidad combinatoria específica (ACE), heterosis relativa media (HM) y heterosis sobre el mejor progenitor (HMP), evaluado a través de 3 localidades con bajo P y una con alto P.

En MNAP se observaron 32 cruzamientos con efectos de ACE negativos, de los cuales 12 mostraron ser estadísticamente diferentes de cero. 34 cruzamientos mostraron efectos de ACE positivos, de los cuales 15 mostraron ser estadísticamente diferentes de cero. Los efectos de ACE, muestran una dispersión tendiente a ser lineal, en donde los cruzamientos de líneas TxT mostraron un coeficiente de determinación del 97%, seguido de los cruzamientos de líneas TxS (73%) y finalmente los cruzamientos de líneas SxS (58%), lo cual indica que la correlación entre rendimiento y los efectos de ACE, son mayores cuando se cruzan líneas tolerantes x tolerantes y empiezan a disminuir en la medida que se involucran líneas susceptibles (Figura 2.18).

Cuadro 2.23. Medias de rendimiento de grano (t/ha), P total (%), efectos y varianza de habilidad combinatoria general.

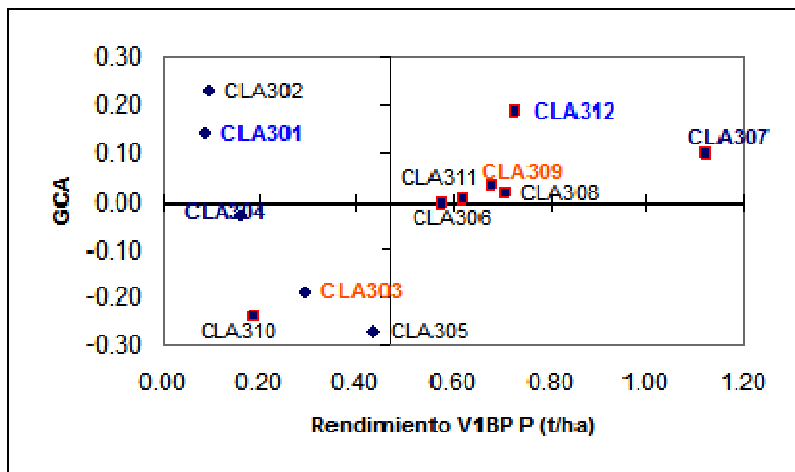
Entry	Línea	Rendimiento de grano y Contenido de P (%)																	
		VIBP				VZBP				MNSP									
		Media	R	ACE	Var	P total	Media	R	ACE	Var	P total	Media	R	ACE	Var	P total			
t/ha				%	t/ha				%	t/ha				%					
1	CLA301	0.09	10	0.14	*	0.017	0.19	0.19	10	-0.01	0.009	0.24	0.99	11	0.26	**	0.060	0.07	
2	CLA302	0.10	10	0.21	**	0.049	0.55	0.19	9	0.06	0.000	0.26	0.52	10	0.41	**	0.159	0.10	
3	CLA303	0.29	11	-0.19	**	0.052	0.94	0.11	11	0.07	0.002	0.22	0.51	12	-0.56	**	0.125	0.02	
4	CLA304	0.16	10	-0.09		0.009	0.97	0.11	12	0.02	0.009	0.20	0.50	11	-0.06		0.002	0.10	
5	CLA305	0.44	7	0.27	**	0.069	0.98	0.96	4	0.04	0.002	0.22	0.56	9	0.56	**	0.125	0.09	
6	CLA306	0.57	8	0.00		0.004	0.70	0.55	5	0.00	0.009	0.21	0.65	8	0.05		0.004	0.07	
7	CLA307	1.12	1	0.10		0.007	0.52	0.47	3	-0.07	0.002	0.90	1.20	2	-0.06		0.002	0.09	
8	CLA308	0.71	3	0.02		0.005	0.70	0.20	8	-0.14	*	0.017	0.20	1.29	1	0.14		0.014	0.15
9	CLA309	0.68	4	0.04		0.002	0.46	0.54	2	0.00	0.009	0.95	1.19	3	0.00		0.005	0.14	
10	CLA310	0.19	9	-0.24	**	0.052	0.60	0.25	6	-0.17	**	0.026	0.19	0.65	7	-0.09		0.004	0.09
11	CLA311	0.62	5	0.01		0.004	0.79	0.23	7	0.17	**	0.026	0.23	0.76	5	-0.14		0.014	0.15
12	CLA312	0.73	2	0.19	**	0.052	0.59	0.76	1	0.12	*	0.011	0.25	0.84	4	0.23	**	0.047	0.19
Media		0.47					0.61	0.31				0.24	0.76						0.10
Error St(G-I)		0.06						0.06					0.07						
Error St(C-I-Cj)		0.09						0.08					0.10						

R=Rank

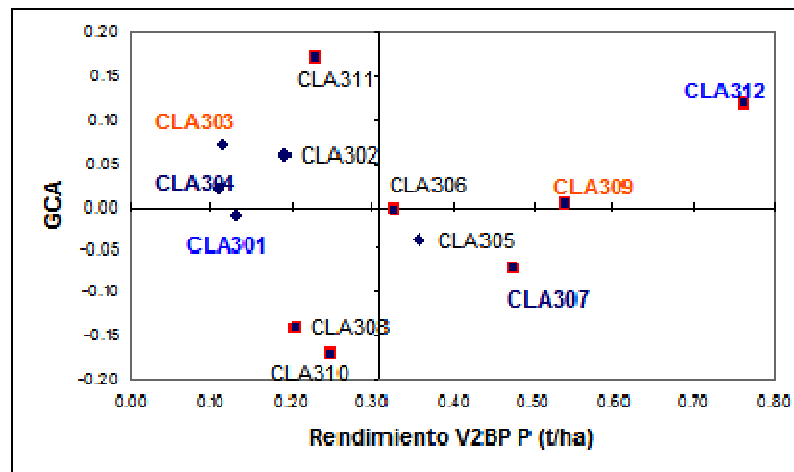
Dentro de los cruzamientos de líneas SxS los cruzamientos CLA301/CLA302, CLA301/CLA303, CLA305/CLA306, CLA302/CLA305, CLA304/CLA306 y CLA304/CLA305, mostraron efectos de ACE positivos, rendimiento perse por encima de la media general y varianzas de los efectos de ACE por encima de cero. Dentro de TxT los cruzamientos de CLA309/CLA312**, CLA308/CLA311**, CLA311/CLA312*, CLA307/CLA308*, CLA310/CLA311**, CLA307/CLA311 y CLA309/CLA310**, mostraron rendimientos de grano perse por encima de la media general, efectos de ACE positivos, estadísticamente diferentes de cero, con varianzas de los efectos de ACE cercanos a cero, lo cual hace que estos cruzamientos se destaque por su ACE, y su comportamiento tiende a ser estable a través de las diferentes evaluaciones. Dentro de TxS se encontró 19 cruzamientos con rendimiento de grano perse por encima de la media general, valores de efectos de ACE positivos y diferentes valores de varianza para los efectos de ACE. Entre estos se destacan los cruzamientos de las líneas CLA301/CLA309, CLA304/CLA308, CLA302/CLA308, CLA303/CLA312, CLA304/CLA312, CLA302/CLA312, CLA305/CLA312, CLA306/CLA309, CLA304/CLA310 y CLA305/CLA308 (Cuadro 2.25).

4.5.1.2 Evaluación a través de tres ambientes con bajo P

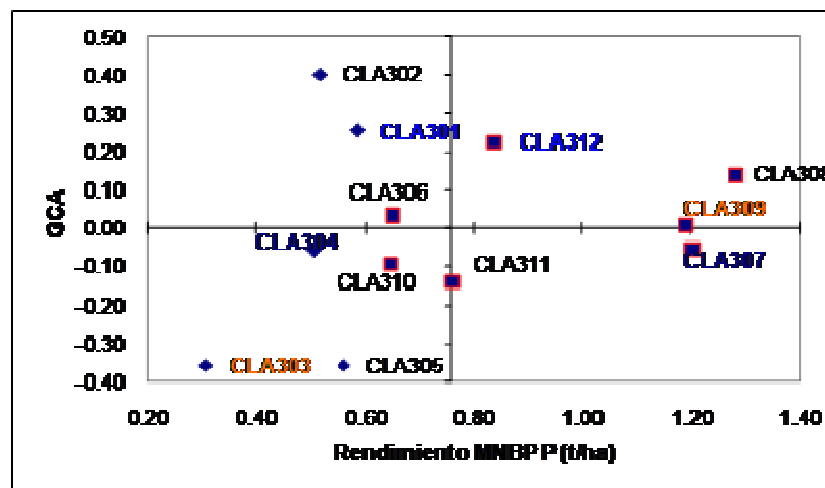
En el cuadro 2.25, se muestran las medias perse, los efectos de ACE, la heterosis relativa media (HM) y heterosis contra el mejor de los progenitores (HMP).



A

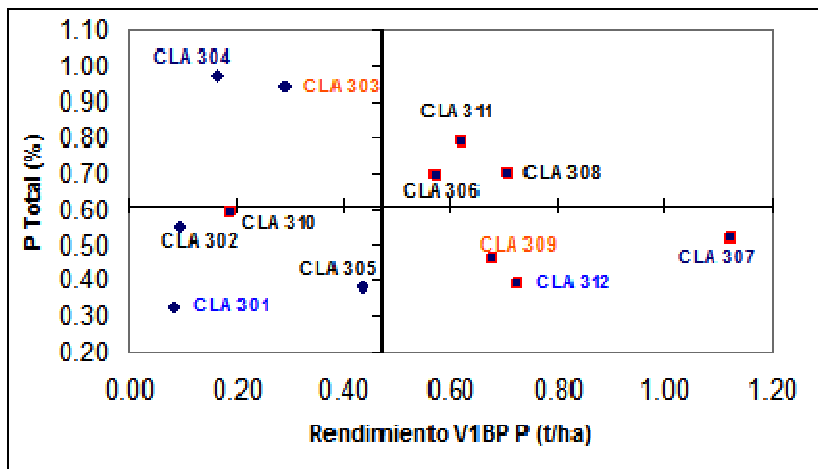


B

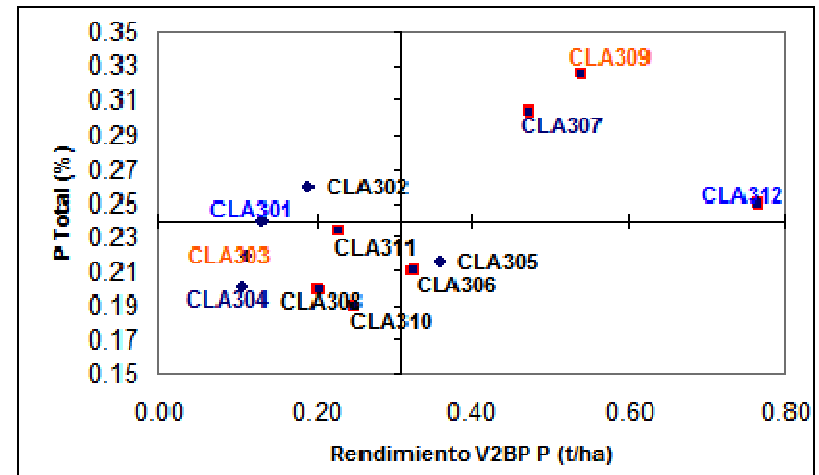


C

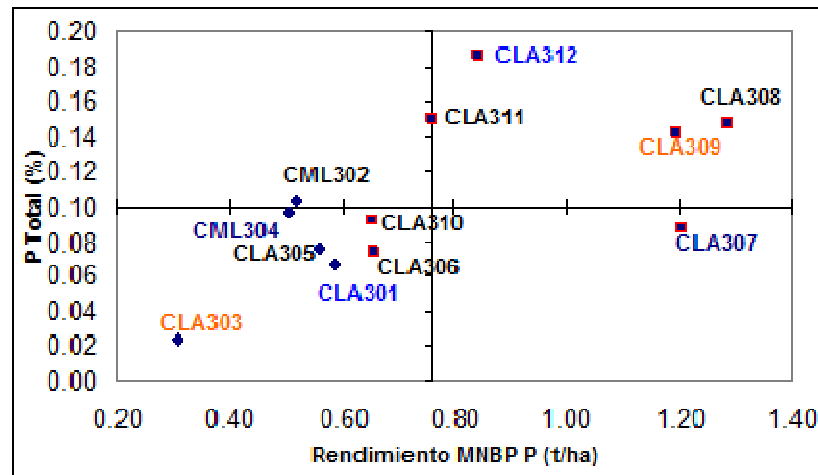
Figura 2.14. Efectos de habilidad combinatoria general vs rendimiento de grano, evaluado en tres localidades con bajo P



A



B



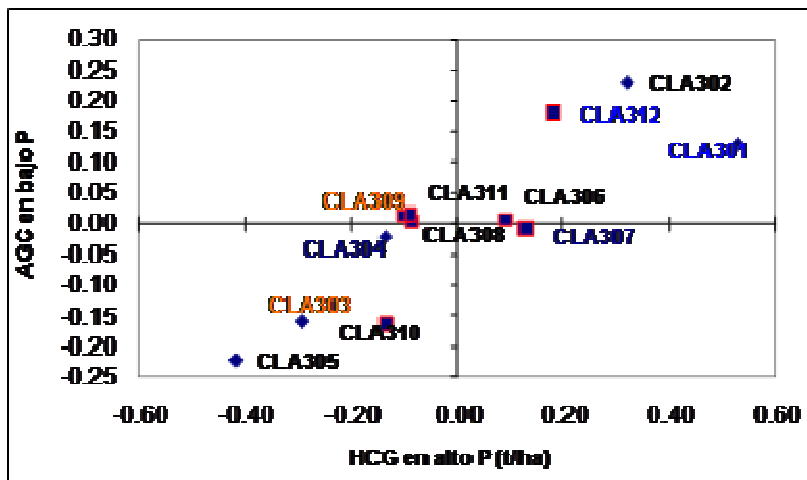
C

Figura 2.15. Contenido de P total (%) vs rendimiento de grano, evaluado en tres localidades con bajo P.

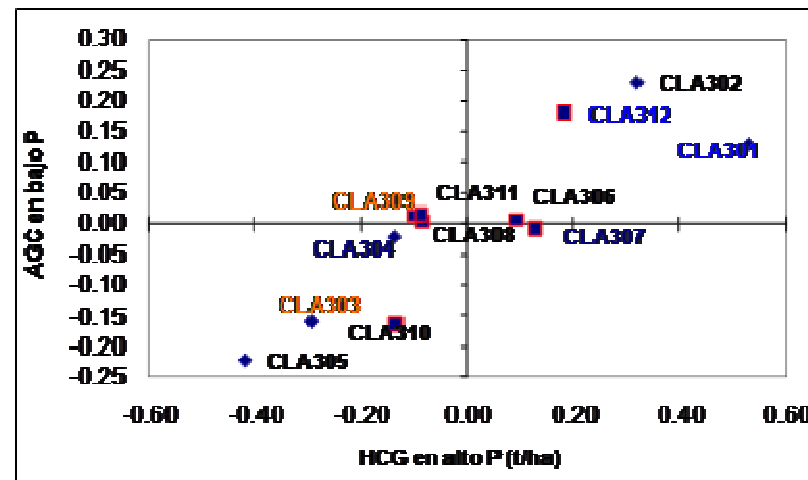
Cuadro 2.24. Media de rendimiento de grano (t/ha), contenido de P total (%), efectos y varianzas de habilidad combinatoria general, evaluado en alto y bajo P.

Entry	Línea		Rendimiento de grano (t/ha) y Contenido de P (%)																			
			Bajo P (Media)				MNAP				Y _i cov Y _j			Falsica								
			Media	E	ACG	Var	P total	Media	E	ACG	Var	P total	Media	E	ACG	Var	Media	E				
t/ha		%		%	t/ha		%		%	t/ha				t/ha								
1	CLAS01	Susc	0.26	9	0.19	**	0.015	0.15	2.21	7	0.59	**	0.279	0.19	0.90	8	0.27	**	0.067	2.89	5	
2	CLAS02	Susc	0.26	10	0.23	**	0.052	0.18	2.06	8	0.92	**	0.094	0.27	0.20	10	0.60	**	0.349	1.80	11	
3	CLAS03	Susc	0.25	11	-0.16	**	0.024	0.12	0.99	12	-0.90	**	0.079	0.26	0.00	13	-0.41	**	0.164	2.92	9	
4	CLAS04	Susc	0.22	12	-0.02		-0.001	0.15	1.54	11	-0.14		0.011	0.20	0.17	11	0.04		0.004	9.19	4	
5	CLAS05	Susc	0.45	7	-0.22	**	0.048	0.15	1.79	9	-0.42	**	0.168	0.22	0.28	9	-0.42	**	0.172	1.71	12	
6	CLAS06	Susc	0.49	6	0.01		-0.001	0.14	2.99	6	0.09		0.001	0.22	0.95	7	0.00		0.005	2.19	10	
7	CLAS07	Tol	0.93	1	-0.01		-0.001	0.20	1.72	10	0.19		0.009	0.25	1.01	9	-0.06		0.001	9.20	3	
8	CLAS08	Tol	0.74	4	0.00		-0.001	0.17	2.68	2	-0.09		0.001	0.28	1.19	1	0.12		0.009	2.56	7	
9	CLAS09	Tol	0.81	2	0.01		-0.001	0.23	2.56	3	-0.10		0.002	0.20	1.11	2	-0.01		0.005	2.79	6	
10	CLAS10	Tol	0.96	3	-0.17	**	0.026	0.14	2.48	5	-0.19		0.010	0.29	0.44	6	-0.12		0.010	9.69	1	
11	CLAS11	Tol	0.52	5	0.01		-0.001	0.19	2.89	1	-0.09		0.000	0.28	0.60	5	-0.21	**	0.037	2.40	8	
12	CLAS12	Tol	0.78	3	0.18	**	0.090	0.22	2.51	4	0.19	*	0.026	0.92	0.67	4	0.21	**	0.098	9.69	2	
Media general			0.51				0.17		2.14					0.25	0.53					2.69		
Media Susceptibles			0.32				0.15		1.81					0.23	0.22						2.34	
Medias Tolerantes			0.69				0.19		2.47					0.27	0.84						3.05	
Error St(Gi)			0.04						0.09													
Error St(Gi-Gj)			0.05						0.13													

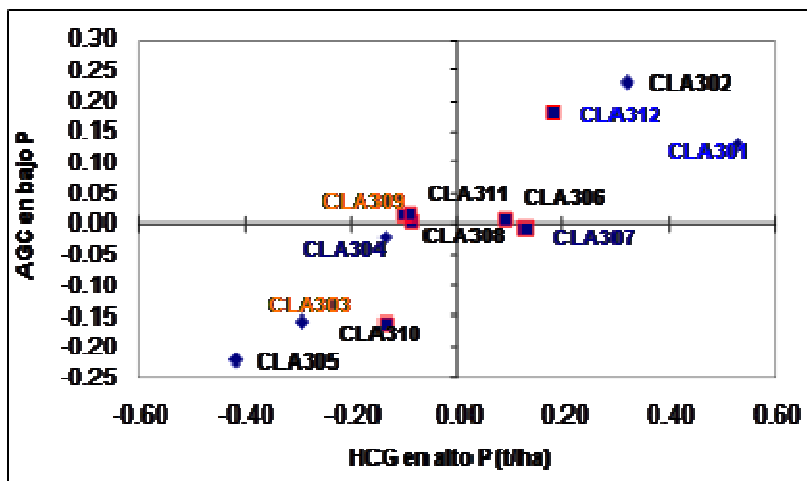
R=Rank



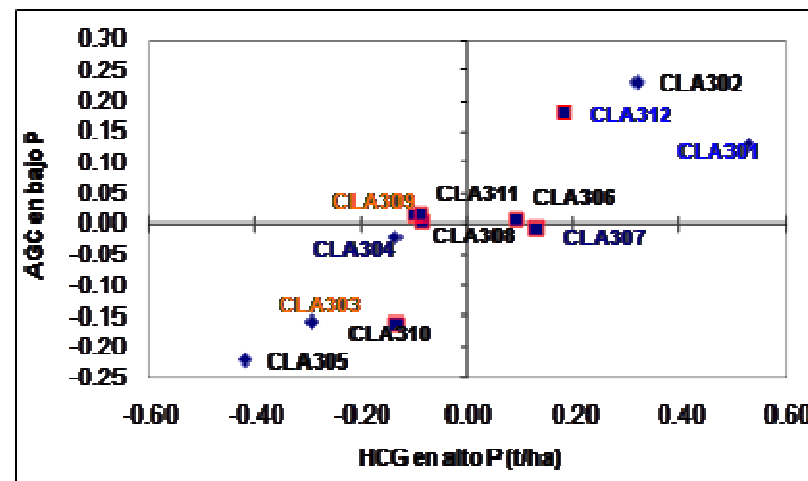
A



B



C



D

Figura 2.17. Efectos de habilidad combinatoria general y rendimiento de grano evaluados en ambientes de alto y bajo P.

A través de los ambientes de bajo P, se observaron 36 cruzamientos con ACE negativos, de los cuales 16 mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y 5 significativas. 30 cruzamientos mostraron efectos de ACE positivos, de los cuales 7 mostraron diferencias estadísticas altamente significativas, y 1 significativos (Cuadro 2.25). Los efectos de ACE, muestran una dispersión tendiente a ser lineal, en donde los cruzamientos de líneas TxT mostraron un coeficiente de determinación del 92%, seguido de los cruzamientos de líneas TxS (77%) y finalmente los cruzamientos de líneas SxS (52%), lo cual indica que la correlación entre rendimiento y los efectos de ACE, es mayor cuando se cruzan líneas TxT y empiezan a disminuir en la medida que se involucran líneas susceptibles (Figura 2.19).

Dentro de los cruzamientos de líneas SxS se observó que los cruzamientos CLA302/CLA303, CLA303/CLA306**, CLA301/CLA303*, CLA304/CLA305**, CLA304/CLA306, CLA301/CLA305 y CLA302/CLA305, mostraron rendimiento de grano perse por encima de la media general, efectos de ACE positivos y varianzas de los efectos de ACE cercanos a cero. Dentro de los cruzamientos de líneas TxT los cruzamientos de CLA309/CLA312**, CLA311/CLA312**, CLA308/CLA311**, CLA307/CLA308*, CLA309/CLA310**, mostraron rendimientos de grano perse por encima de la media general, efectos de ACE positivos, estadísticamente diferentes de cero, con varianzas de los efectos de ACE cercanos a cero, lo cual hace que estos cruzamientos se destaquen por su ACE, ya que su comportamiento tiende a ser estable a través de las diferentes evaluaciones. Dentro de TxS se encontró 16 cruzamientos con rendimiento de grano perse por encima de la media general, valores de efectos de ACE positivos y diferentes valores de varianza para los efectos de ACE. Entre estos se destacan los cruzamientos de las líneas CLA304/CLA308, CLA303/CLA312, CLA304/CLA312, CLA304/CLA310, CLA306/CLA309, CLA305/CLA311, CLA301/CLA309 y CLA302/312, por mostrar efectos de ACE positivos y estadísticamente diferentes de cero.

La Figura 2.20 de los efectos de ACE en bajo P vs los efectos de ACE en alto P, mostró una dispersión lineal para todos los cruzamientos. De aquí se encontró que el cruzamiento E60 (CLA308/CLA312**), mostró el valor más alto y negativo de ACE en los dos ambientes de alto y bajo P, seguido de los cruzamientos E37 (CLA304/CLA311**), E51 (CLA306/CLA312**), E23 (CLA303/CLA305**) y E58 (CLA308/CLA310**). Los cruzamientos E34 (CLA304/CLA308**), E30 (CLA303/CLA312**), E36 (CLA304/CLA310**), E38 (CLA304/CLA312**), E59 (CLA308/CLA311**), E63 (CLA309/CLA312** y E66 (CLA311/CLA312), mostraron los valores más altos y positivos para los efectos de ACE en los dos ambientes de evaluación (Figura 2.20).

4.5.1.3 Evaluación del rendimiento de grano en MNBP usando el análisis de covarianza MNAP

En el cuadro 2.26 se muestran las medias perse de los cruzamientos, los efectos de habilidad combinatoria específica, la heterosis relativa media (HM), heterosis contra el mejor de los progenitores (HMP).

Con base en análisis de covarianza del rendimiento de grano en bajo y alto P, se observaron 37 cruzamientos con efectos de ACE negativos, de los cuales 5 mostraron diferencias estadísticas altamente significativas y 7 significativas. 29 cruzamientos mostraron efectos de ACE positivos, de los cuales 9 mostraron diferencias estadísticas altamente significativas, y 4 significativos (Cuadro 2.26). Los efectos de ACE, muestran una dispersión tendiente a ser lineal, en donde los cruzamientos de líneas TxT mostraron un coeficiente de determinación del 92%, seguido de los cruzamientos de líneas TxS (69%) y finalmente los cruzamientos de líneas SxS (21%), lo cual indica que la correlación entre rendimiento en bajo P ajustado y los efectos de ACE, son mayores cuando se cruzan líneas TxT y empiezan a disminuir en la medida que se involucran líneas susceptibles (Figura 2.21).

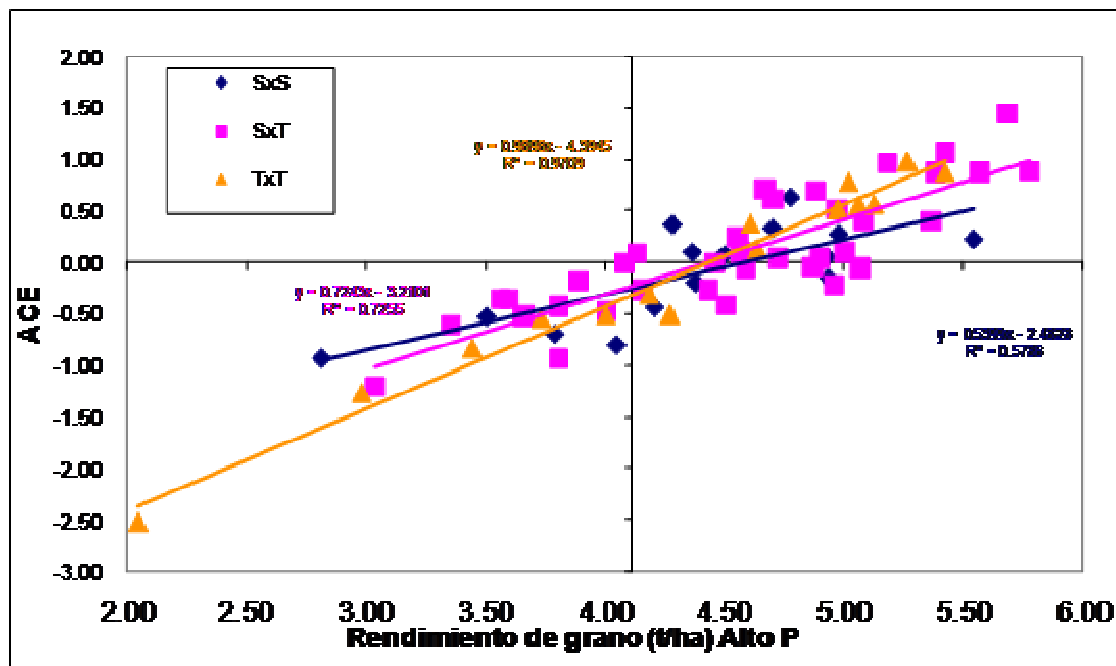


Figura 2.18. Efectos de habilidad combinatoria específica vs rendimiento de grano (t/ha), evaluado en condiciones de alto P, MNAP.

Cuadro 2.25. Media, efectos de habilidad combinatoria específica, heterosis media y heterosis sobre el mejor progenitor de rendimiento de grano, evaluado en tres ambientes de bajo P y uno de alto P.

Entry Cruzamiento	Alto P					P Total	Media Bajo P					P Total
	Rendimiento de grano (t/ha)						Rendimiento de grano (t/ha)					
	Media	R	ACE	HM	HMP		Media	R	ACE	HM	HMP	
1	5.54 ⁴		0.23	160 ^{**}	151 ^{**}	0.17	1.74 ²⁰	-0.19	565 ^{**}	561 ^{**}	0.17	
2	4.98 ¹⁷		0.28	217 ^{**}	126 ^{**}	0.13	1.77 ¹⁷	0.23 [*]	587 ^{**}	571 ^{**}	0.17	
3	4.05 ⁴⁹		-0.81 ^{**}	116 ^{**}	83 ^{**}	0.16	1.39 ⁴⁸	-0.28 [*]	473 ^{**}	428 ^{**}	0.17	
4	4.38 ⁴⁰		-0.20	119 ^{**}	98 ^{**}	0.16	1.68 ²⁸	0.20	373 ^{**}	276 ^{**}	0.18	
5	4.94 ²¹		-0.16	118 ^{**}	112 ^{**}	0.12	1.56 ³⁸	-0.14	314 ^{**}	218 ^{**}	0.17	
6	5.07 ¹⁴		-0.06	158 ^{**}	130 ^{**}	0.17	1.76 ¹⁸	0.07	194 ^{**}	89 ^{**}	0.19	
7	4.87 ²⁵		-0.05	99 ^{**}	82 ^{**}	0.17	1.73 ²²	0.03	245 ^{**}	134 ^{**}	0.18	
8	5.78 ¹		0.88 ^{**}	142 ^{**}	126 ^{**}	0.16	1.97 ⁸	0.26 [*]	267 ^{**}	143 ^{**}	0.18	
9	4.90 ²³		0.04	109 ^{**}	98 ^{**}	0.21	1.64 ³¹	0.11	430 ^{**}	361 ^{**}	0.20	
10	5.00 ¹⁶		0.10	96 ^{**}	73 ^{**}	0.17	1.32 ⁵¹	-0.39 ^{**}	237 ^{**}	154 ^{**}	0.18	
11	4.96 ²⁰		-0.23	110 ^{**}	97 ^{**}	0.23	1.96 ⁹	0.08	277 ^{**}	153 ^{**}	0.21	
12	3.79 ⁵⁵		-0.71 ^{**}	153 ^{**}	84 ^{**}	0.16	1.81 ¹⁴	0.17	608 ^{**}	596 ^{**}	0.12	
13	4.21 ⁴⁴		-0.45	133 ^{**}	104 ^{**}	0.17	1.48 ⁴¹	-0.29 ^{**}	514 ^{**}	469 ^{**}	0.18	
14	4.70 ²⁹		0.33	144 ^{**}	128 ^{**}	0.16	1.63 ³³	0.05	361 ^{**}	265 ^{**}	0.20	
15	4.93 ²²		0.05	125 ^{**}	112 ^{**}	0.23	1.60 ³⁶	-0.21	325 ^{**}	225 ^{**}	0.16	
16	4.51 ³⁶		-0.41	138 ^{**}	118 ^{**}	0.16	1.91 ¹¹	0.13	221 ^{**}	106 ^{**}	0.14	
17	5.57 ³		0.87 ^{**}	135 ^{**}	108 ^{**}	0.20	1.99 ⁷	0.19	298 ^{**}	169 ^{**}	0.22	
18	4.73 ²⁷		0.04	104 ^{**}	85 ^{**}	0.20	1.72 ²³	-0.10	220 ^{**}	112 ^{**}	0.16	
19	4.59 ³³		-0.07	102 ^{**}	85 ^{**}	0.18	1.70 ²⁶	0.07	452 ^{**}	378 ^{**}	0.18	
20	4.43 ³⁹		-0.27	79 ^{**}	53 ^{**}	0.28	1.71 ²⁴	-0.10	337 ^{**}	228 ^{**}	0.12	
21	5.36 ⁸		0.39	134 ^{**}	114 ^{**}	0.25	2.25 ⁴	0.28 [*]	335 ^{**}	190 ^{**}	0.18	
22	3.50 ⁶⁰		-0.54 [*]	183 ^{**}	127 ^{**}	0.19	1.24 ⁵⁴	-0.14	426 ^{**}	395 ^{**}	0.20	
23	2.81 ⁶⁵		-0.95 ^{**}	106 ^{**}	57 [*]	0.18	0.71 ⁶⁵	-0.48 ^{**}	103	58	0.17	
24	4.36 ⁴¹		0.10	168 ^{**}	88 ^{**}	0.18	1.80 ¹⁵	0.38 ^{**}	384 ^{**}	266 ^{**}	0.19	
25	4.55 ³⁵		0.25	243 ^{**}	165 ^{**}	0.17	1.42 ⁴⁵	0.02	140 ^{**}	52	0.18	
26	4.70 ²⁸		0.61 [*]	160 ^{**}	75 ^{**}	0.22	1.25 ⁵³	-0.16	153 [*]	70	0.16	
27	3.89 ⁵²		-0.19	122 ^{**}	52 ^{**}	0.20	1.19 ⁵⁶	-0.23 [*]	125 [*]	47	0.17	
28	4.13 ⁴⁷		0.09	142 ^{**}	66 ^{**}	0.16	1.09 ⁵⁸	-0.16	257 ^{**}	205 [*]	0.20	
29	4.08 ⁴⁸		-0.01	113 ^{**}	41 ^{**}	0.17	1.26 ⁵²	-0.16	226 ^{**}	142 [*]	0.17	
30	5.43 ⁶		1.07 ^{**}	215 ^{**}	116 ^{**}	0.19	2.10 ⁶	0.51 ^{**}	308 ^{**}	170 ^{**}	0.16	
31	4.28 ⁴²		0.37	157 ^{**}	139 ^{**}	0.20	1.70 ²⁵	0.38 ^{**}	410 ^{**}	282 ^{**}	0.16	
32	4.50 ³⁷		0.08	133 ^{**}	94 ^{**}	0.15	1.68 ²⁷	0.13	371 ^{**}	242 ^{**}	0.14	
33	4.46 ³⁸		-0.01	174 ^{**}	160 ^{**}	0.17	1.39 ⁴⁷	-0.14	142 ^{**}	50	0.20	
34	5.68 ²		1.44 ^{**}	169 ^{**}	112 ^{**}	0.13	2.34 ²	0.79 ^{**}	386 ^{**}	216 ^{**}	0.16	
35	3.80 ⁵³		-0.43	86 ^{**}	49 ^{**}	0.13	0.96 ⁶³	-0.60 ^{**}	85	18	0.15	
36	4.88 ²⁴		0.69 [*]	143 ^{**}	97 ^{**}	0.16	1.75 ¹⁹	0.37 ^{**}	505 ^{**}	391 ^{**}	0.12	
37	3.04 ⁶³		-1.21 ^{**}	37	5	0.20	0.94 ⁶⁴	-0.62 ^{**}	153	80	0.17	
38	5.39 ⁷		0.87 ^{**}	166 ^{**}	114 ^{**}	0.12	2.14 ⁵	0.42 ^{**}	329 ^{**}	176 ^{**}	0.19	
39	4.78 ²⁶		0.64 [*]	132 ^{**}	105 ^{**}	0.16	1.49 ⁴⁰	0.14	218 ^{**}	203 ^{**}	0.18	
40	3.66 ⁵⁷		-0.52	109 ^{**}	104 ^{**}	0.17	1.01 ⁶¹	-0.32 ^{**}	47	8	0.17	
41	4.67 ³⁰		0.70 ^{**}	109 ^{**}	74 ^{**}	0.19	1.43 ⁴²	0.09	142 ^{**}	94 [*]	0.15	
42	3.60 ⁵⁸		-0.36	65 ^{**}	41 [*]	0.15	0.97 ⁶²	-0.39 ^{**}	55	20	0.17	
43	3.56 ⁵⁹		-0.36	67 ^{**}	44 [*]	0.16	1.08 ⁵⁹	-0.10	169 [*]	142 [*]	0.18	
44	3.35 ⁶²		-0.61 [*]	43 [*]	16	0.14	1.64 ³⁰	0.29 ^{**}	240 ^{**}	216 ^{**}	0.16	
45	5.18 ¹⁰		0.95 ^{**}	141 ^{**}	106 ^{**}	0.21	1.66 ²⁹	0.14	171 ^{**}	114 ^{**}	0.16	
46	5.09 ¹²		0.39	152 ^{**}	119 ^{**}	0.20	1.77 ¹⁶	0.21	149 ^{**}	90 ^{**}	0.17	
47	4.00 ⁵¹		-0.48	60 ^{**}	49 ^{**}	0.21	1.33 ⁵⁰	-0.25 [*]	116 [*]	80 [*]	0.20	
48	4.97 ¹⁹		0.51	104 ^{**}	94 ^{**}	0.16	1.89 ¹²	0.30 ^{**}	190 ^{**}	133 ^{**}	0.19	
49	4.15 ⁴⁶		-0.28	73 ^{**}	68 ^{**}	0.18	1.36 ⁴⁹	-0.05	221 ^{**}	177 ^{**}	0.16	
50	4.56 ³⁴		0.09	75 ^{**}	58 ^{**}	0.22	1.64 ³²	0.05	224 ^{**}	215 ^{**}	0.25	
51	3.80 ⁵⁴		-0.94 ^{**}	57 ^{**}	51 ^{**}	0.23	1.19 ⁵⁷	-0.56 ^{**}	88	54	0.20	
52	5.07 ¹³		0.55 [*]	131 ^{**}	89 ^{**}	0.19	1.82 ¹³	0.25 [*]	117 ^{**}	95 ^{**}	0.13	
53	4.19 ⁴⁵		-0.31	96 ^{**}	64 ^{**}	0.18	1.61 ³⁵	0.04	85 [*]	73 [*]	0.20	
54	4.98 ¹⁸		0.51	137 ^{**}	101 ^{**}	0.31	1.43 ⁴³	0.04	122 ^{**}	53	0.18	
55	4.64 ³¹		0.13	102 ^{**}	61 ^{**}	0.18	1.61 ³⁴	0.04	122 ^{**}	73 [*]	0.15	
56	4.28 ⁴³		-0.51	102 ^{**}	70 ^{**}	0.20	1.41 ⁴⁶	-0.33 ^{**}	65	51	0.18	
57	3.45 ⁶¹		-0.84 ^{**}	32	29	0.16	1.58 ³⁷	-0.01	103 ^{**}	95 ^{**}	0.18	
58	2.98 ⁶⁴		-1.27 ^{**}	16	11	0.26	1.23 ⁵⁵	-0.17	125 [*]	66	0.18	
59	5.27 ⁹		0.98 ^{**}	89 ^{**}	82 ^{**}	0.14	1.96 ¹⁰	0.37 ^{**}	211 ^{**}	165 ^{**}	0.14	
60	2.05 ⁶⁶		-2.52 ^{**}	-21	-24	0.23	0.63 ⁶⁶	-1.12 ^{**}	-17	-19	0.13	
61	4.61 ³²		0.38	83 ^{**}	80 ^{**}	0.15	1.73 ²¹	0.32 ^{**}	197 ^{**}	114 ^{**}	0.18	
62	3.73 ⁵⁶		-0.55 [*]	37 [*]	29 [*]	0.22	1.42 ⁴⁴	-0.18	113 [*]	75 [*]	0.19	
63	5.43 ⁵		0.87 ^{**}	114 ^{**}	112 ^{**}	0.18	2.34 ¹	0.58 ^{**}	195 ^{**}	189 ^{**}	0.13	
64	5.02 ¹⁵		0.78 ^{**}	87 ^{**}	74 ^{**}	0.22	1.54 ³⁹	0.13	251 ^{**}	196 ^{**}	0.15	
65	4.01 ⁵⁰		-0.51	61 ^{**}	60 ^{**}	0.23	1.02 ⁶⁰	-0.56 ^{**}	80	32	0.19	
66	5.13 ¹¹		0.57 [*]	90 ^{**}	78 ^{**}	0.19	2.33 ³	0.57 ^{**}	259 ^{**}	200 ^{**}	0.20	
Media	4.11		0.00	114	84	0.18	1.57	0.00	245	177	0.17	
Error St(Sij)	0.27						0.08					
Error St(Sij-Sik)	0.40						0.12					
Error St(Sij-SkI)	0.38						0.11					

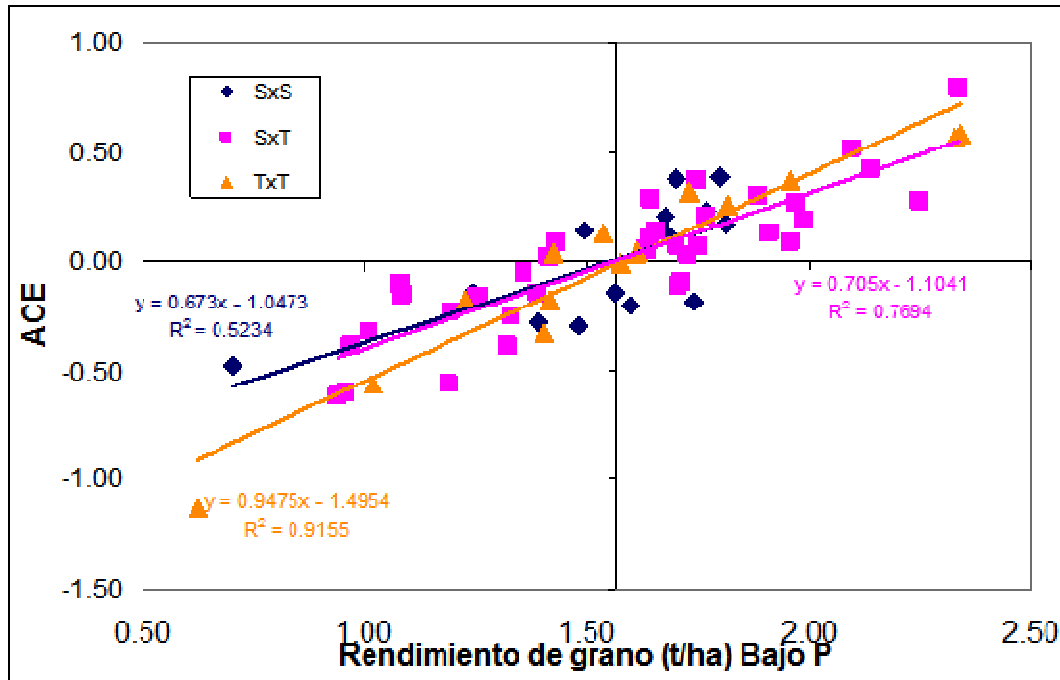


Figura 2.19. Efectos de habilidad combinatoria específica vs rendimiento de grano (t/ha), evaluado a través de tres localidades con bajo P.

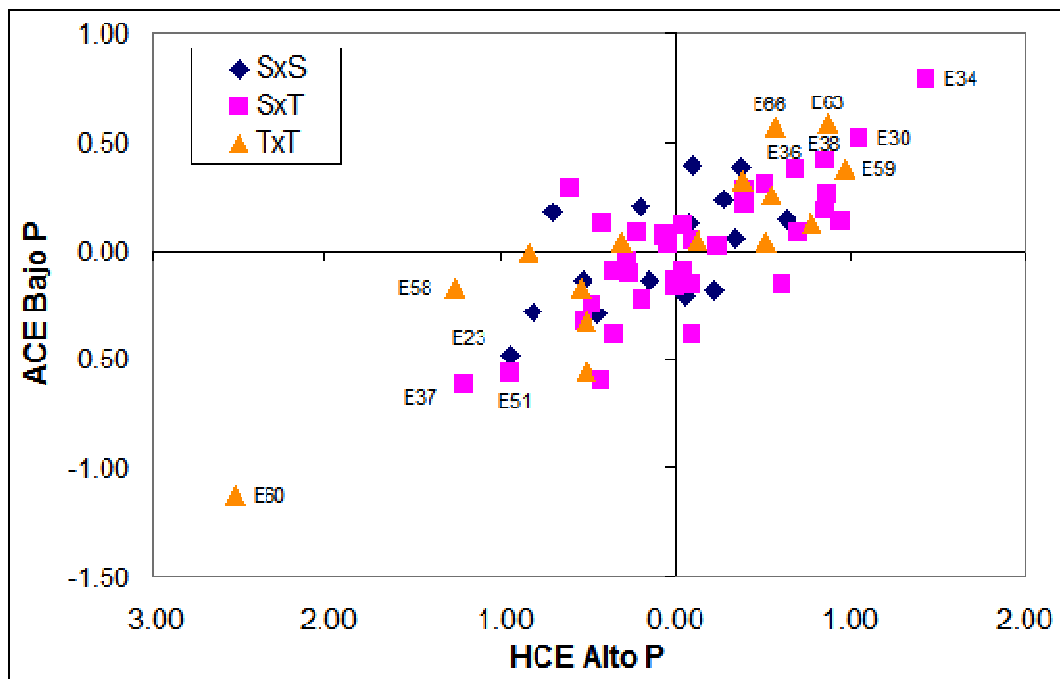


Figura 2.20. Efectos de habilidad combinatoria específica (ACE) en bajo P vs ACE en alto P, evaluado en condiciones de la altillanura Colombiana.

Dentro de los cruzamientos de líneas SxS se observó que los cruzamientos CLA301/CLA303**, CLA304/CLA305**, CLA303/CLA306*, CLA301/CLA305, CLA304/CLA306 y CLA302/CLA306, mostraron rendimiento ajustado de grano perse por encima de la media general, efectos de ACE

positivos y varianzas de los efectos de ACE cercanos a cero. Dentro de los cruzamientos de líneas TxT los cruzamientos de CLA309/CLA312, CLA311/CLA312, CLA307/CLA308 y CLA308/CLA311, mostraron rendimientos de grano perse por encima de la media general, efectos de ACE positivos, estadísticamente diferentes de cero, con varianzas de los efectos de ACE cercanos a cero, lo cual hace que estos cruzamientos se destaquen por su ACE, ya que su comportamiento tiende a ser estable a través de las diferentes evaluaciones. Dentro de los cruzamientos de líneas TxS se encontraron 12 cruzamientos con rendimiento de grano perse por encima de la media general, valores de efectos de ACE positivos y diferentes valores de varianza para los efectos de ACE. Entre estos se destacan los cruzamientos de las líneas CLA304/CLA308, CLA301/CLA309, CLA304/CLA310, CLA303/CLA312, CLA302/CLA312, CLA302/CLA307, CLA306/CLA307 y CLA306/309, por mostrar efectos de ACE positivos y estadísticamente diferentes de cero.

4.5.1.4 Evaluación en bajo P usando el índice de rendimiento relativo BP/AP

En el cuadro 2.26, se muestran las medias del rendimiento relativo de grano de los cruzamientos, los efectos de habilidad combinatoria específica, la heterosis relativa media (HM), heterosis contra el mejor de los progenitores (HMP), estimadas con base en el rendimiento relativo.

A través del análisis del rendimiento relativo de grano en bajo y alto P, se observaron 33 cruzamientos con efectos de ACE negativos, de los cuales uno mostró diferencias estadísticas significativas. 33 cruzamientos mostraron efectos de ACE positivos, de los cuales uno mostró diferencias estadísticas significativas. En general todos los efectos de ACE estimados con base en el rendimiento relativo de grano fueron bajos (Cuadro 2.26). Los efectos de ACE, muestran una dispersión tendiente a ser lineal, en donde los cruzamientos de líneas TxT mostraron un coeficiente de determinación del 87%, seguido de los cruzamientos de líneas TxS (64%) y finalmente los cruzamientos de líneas SxS (54%), lo cual indica que la correlación entre rendimiento relativo de bajo y alto P, y los efectos de ACE, son mayores cuando se cruzan líneas TxT y empiezan a disminuir en la medida que se involucran líneas susceptibles (Figura 2.22).

Dentro de los cruzamientos de líneas SxS los cruzamientos CLA302/CLA305, CLA301/CLA304, CLA301/CLA303, CLA305/CLA306, CLA301/CLA302, CLA303/CLA306, CLA304/CLA306, CLA301/CLA306 y CLA303/CLA304, mostraron rendimiento relativo de grano por encima de la media general, efectos de ACE positivos y varianzas de los efectos de ACE cercanos a cero. Dentro de los cruzamientos de líneas TxT CLA309/CLA312, CLA311/CLA312, CLA307/CLA308 y CLA308/CLA311, mostraron rendimientos de grano perse por encima de la media general, efectos de ACE positivos, estadísticamente diferentes de cero, con varianzas de los efectos de

ACE cercanos a cero, lo cual hace que estos cruzamientos se destaquen por su ACE, ya que su comportamiento tiende a ser estable a través de las diferentes evaluaciones. Dentro de los cruzamientos de líneas TxS se encontraron 12 cruzamientos con rendimiento de grano perse por encima de la media general, valores de efectos de ACE positivos y diferentes valores de varianza para los efectos de ACE. Entre estos se destacan los cruzamientos de las líneas CLA304/CLA308, CLA301/CLA309, CLA304/CLA310, CLA303/CLA312, CLA302/CLA312, CLA302/CLA307, CLA306/CLA307 y CLA306/309, por mostrar efectos de ACE positivos y estadísticamente diferentes de cero.

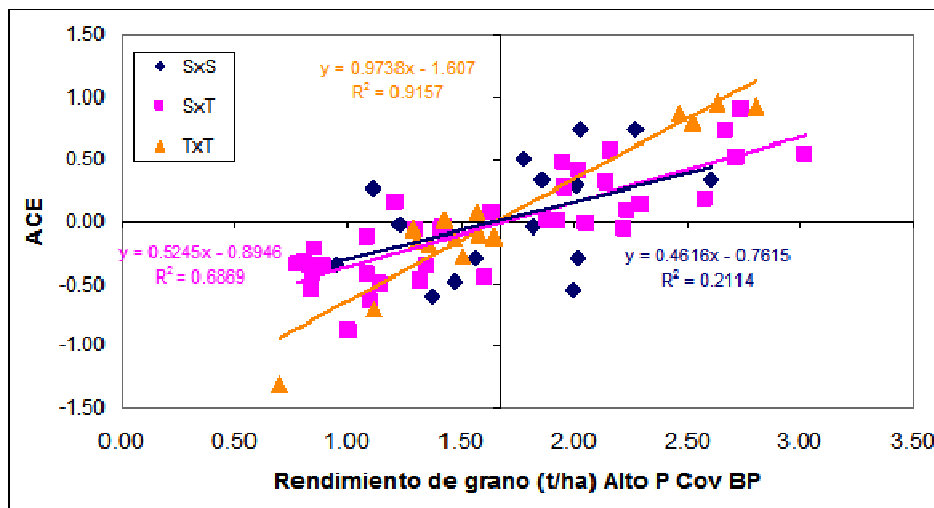


Figura 2.21. Efectos de habilidad combinatoria especifica vs rendimiento de grano (t/ha), evaluado en bajo P y ajustado por alto P, mediante un análisis de covarianza.

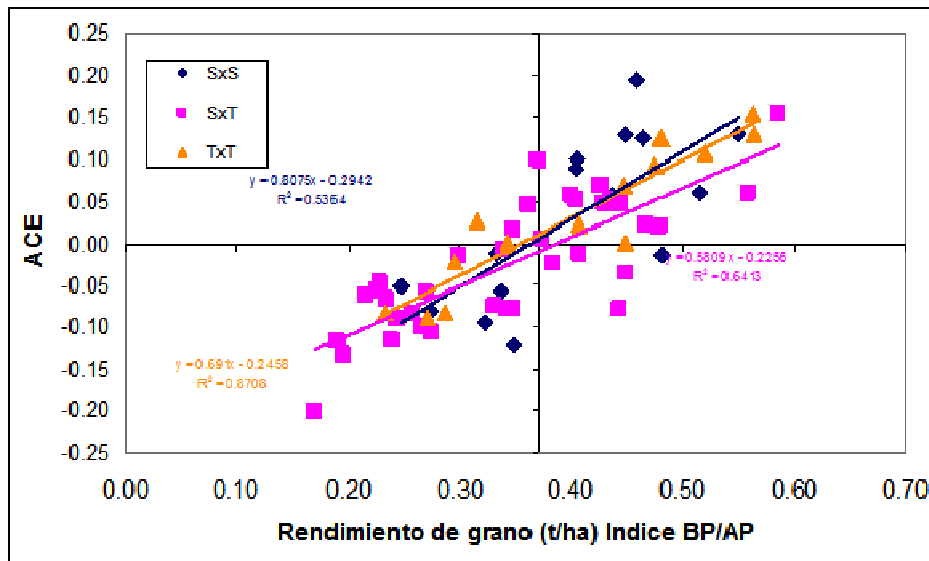


Figura 2.22. Efectos de habilidad combinatoria especifica vs rendimiento de grano (t/ha), evaluado a través del índice relativo de rendimiento bajo P / alto P.

Cuadro 2.26. Media, efectos de habilidad combinatoria específica, heterosis media y heterosis sobre el mejor progenitor de rendimiento de grano, evaluado en tres ambientes de bajo P y uno de alto P.

Entry	Cruzamiento	Rendimiento de grano (t/ha)															
		Análisis de BP Cov AP				Índice de BP/AP											
		Media	R	ACE	HM	HMP	Media	R	ACE	HM	HMP						
1	CLA301/CLA302	2.00	22	-0.54	*	687	**	555	**	0.35	36	-0.12	56	34			
2	CLA301/CLA303	2.27	12	0.74	**	1412	**	644	**	0.45	15	0.13	17	-12			
3	CLA301/CLA304	1.38	42	-0.60	**	478	**	351	**	0.34	42	-0.06	17	6			
4	CLA301/CLA305	1.85	27	0.33		535	**	508	**	0.40	28	0.09	31	13			
5	CLA301/CLA306	1.47	37	-0.47	*	353	**	327	**	0.27	51	-0.08	10	5			
6	CLA301/CLA307	1.89	26	0.01		188	**	87	**	0.35	37	0.02	-44	*	-65	**	
7	CLA301/CLA308	2.05	17	-0.01		174	**	72	*	0.41	25	-0.01	2	-24			
8	CLA301/CLA309	2.67	5	0.73	**	278	**	141	**	0.43	22	0.05	12	-15			
9	CLA301/CLA310	2.14	16	0.32		475	**	388	**	0.43	24	0.07	69	64			
10	CLA301/CLA311	1.10	54	-0.64	**	143		83		0.19	64	-0.13	-22	-25			
11	CLA301/CLA312	2.29	11	0.14		372	**	244	**	0.44	19	0.05	50	34			
12	CLA302/CLA303	1.82	28	-0.04		1742	**	799	**	0.55	5	0.13	58	8			
13	CLA302/CLA304	2.01	20	-0.29		978	**	896	**	0.48	8	-0.01	91	52			
14	CLA302/CLA305	1.56	35	-0.29		549	**	460	**	0.32	45	-0.09	18	-10			
15	CLA302/CLA306	2.61	7	0.34		852	**	655	**	0.51	7	0.06	141	*	115	*	
16	CLA302/CLA307	2.72	4	0.51	*	349	**	170	**	0.59	1	0.15	0	-40	**		
17	CLA302/CLA308	2.58	8	0.19		269	**	116	**	0.44	20	-0.08	23	-17			
18	CLA302/CLA309	2.22	14	-0.05		238	**	100	**	0.45	17	-0.04	28	-13			
19	CLA302/CLA310	2.23	13	0.09		598	**	410	**	0.48	10	0.02	122	*	96		
20	CLA302/CLA311	1.61	32	-0.45	*	302	**	169	**	0.35	35	-0.08	64	46			
21	CLA302/CLA312	3.02	1	0.54	*	594	**	352	**	0.56	4	0.06	115	*	68		
22	CLA303/CLA304	0.96	58	-0.34		1048	**	458	*	0.33	43	-0.01	-20	-35			
23	CLA303/CLA305	1.11	53	0.27		713	**	300	*	0.46	14	0.19	*	5	-10		
24	CLA303/CLA306	1.77	29	0.51	*	941	**	413	**	0.41	27	0.10	8	-20			
25	CLA303/CLA307	1.08	55	-0.12		116		7		0.22	62	-0.06	-70	**	-77	**	
26	CLA303/CLA308	0.84	62	-0.54	*	41		-30		0.17	66	-0.20	*	-67	**	-68	**
27	CLA303/CLA309	0.84	61	-0.42		53		-24		0.24	57	-0.09	-53	*	-53	*	
28	CLA303/CLA310	0.81	64	-0.33		274		85		0.19	65	-0.12	-50	-63	*		
29	CLA303/CLA311	0.85	60	-0.21		186		42		0.22	63	-0.06	-42	-58	*		
30	CLA303/CLA312	1.95	24	0.48	*	489	**	192	**	0.34	41	-0.01	-19	-33			
31	CLA304/CLA305	2.03	18	0.74	**	801	**	628	**	0.46	13	0.12	37	29			
32	CLA304/CLA306	2.01	21	0.30		678	**	483	**	0.44	21	0.06	57	38			
33	CLA304/CLA307	1.14	51	-0.51	*	93		13		0.24	58	-0.12	-63	**	-76	**	
34	CLA304/CLA308	2.74	3	0.91	**	301	**	129	**	0.47	12	0.02	10	-13			
35	CLA304/CLA309	1.35	44	-0.36		110	*	22		0.38	31	-0.02	-8	-25			
36	CLA304/CLA310	2.16	15	0.57	**	609	**	393	**	0.43	23	0.05	53	35			
37	CLA304/CLA311	1.08	56	-0.43	*	181	*	80		0.40	29	0.05	45	27			
38	CLA304/CLA312	1.93	25	0.01		359	**	189	**	0.34	40	-0.08	5	3			
39	CLA305/CLA306	1.23	49	-0.03		294	**	256	**	0.25	56	-0.05	-17	-31			
40	CLA305/CLA307	0.83	63	-0.36		28		-18		0.23	61	-0.05	-66	**	-77	**	
41	CLA305/CLA308	1.30	47	-0.07		76		9		0.27	54	-0.10	-41	-50	*		
42	CLA305/CLA309	0.89	59	-0.36		29		-19		0.27	53	-0.06	-38	-48	*		
43	CLA305/CLA310	0.78	65	-0.35		118		79		0.23	59	-0.07	-22	-35			
44	CLA305/CLA311	1.21	50	0.16		175	*	101		0.37	33	0.10	24	3			
45	CLA305/CLA312	1.42	40	-0.04		200	**	113	*	0.26	55	-0.09	-26	-29			
46	CLA306/CLA307	2.02	19	0.41		199	**	101	**	0.36	34	0.05	-41	*	-63	**	
47	CLA306/CLA308	1.31	45	-0.48	*	71		10		0.33	44	-0.07	-15	-38			
48	CLA306/CLA309	1.96	23	0.28		169	**	77	*	0.37	32	0.01	-1	-27			
49	CLA306/CLA310	1.64	31	0.08		318	**	274	**	0.40	30	0.06	65	64			
50	CLA306/CLA311	1.41	41	-0.06		199	**	136	*	0.30	47	-0.01	25	24			
51	CLA306/CLA312	1.01	57	-0.88	**	99		51		0.27	50	-0.11	-4	-17			
52	CLA307/CLA308	2.53	9	0.80	**	130	**	112	**	0.47	11	0.09	-38	*	-52	**	
53	CLA307/CLA309	1.47	38	-0.14		39		33		0.34	39	0.00	-54	**	-65	**	
54	CLA307/CLA310	1.57	34	0.08		117	*	56		0.30	48	-0.02	-52	*	-70	**	
55	CLA307/CLA311	1.42	39	0.02		77		41		0.31	46	0.03	-48	*	-68	**	
56	CLA307/CLA312	1.11	52	-0.71	**	33		10		0.27	52	-0.09	-59	**	-72	**	
57	CLA308/CLA309	1.51	36	-0.28		31		26		0.56	2	0.13	7	5			
58	CLA308/CLA310	1.58	33	-0.09		93	*	32		0.56	3	0.15	44	5			
59	CLA308/CLA311	2.46	10	0.88	**	175	**	107	**	0.45	18	0.07	15	-17			
60	CLA308/CLA312	0.70	66	-1.30	**	-25		-41		0.45	16	0.00	3	-16			
61	CLA309/CLA310	1.36	43	-0.19		76		23		0.29	49	-0.08	-24	-44			
62	CLA309/CLA311	1.31	46	-0.16		53		18		0.34	38	0.00	-9	-33			
63	CLA309/CLA312	2.80	2	0.92	**	216	**	153	**	0.52	6	0.11	23	1			
64	CLA310/CLA311	1.29	48	-0.06		149	*	115	*	0.23	60	-0.08	-4	-5			
65	CLA310/CLA312	1.64	30	-0.12		197	**	146	**	0.41	26	0.02	41	22			
66	CLA311/CLA312	2.63	6	0.95	**	316	**	294	**	0.48	9	0.13	69	45			
Media		1.67		0.00		337		200		0.37		0.00	7	-12			
Error St(Sij)										0.08							
Error St(Sij-Sik)										0.12							
Error St(Sij-Skl)										0.11							

4.5.2 Heterosis relativa media (HM) y heterosis sobre el mejor padre (HMP)

4.5.2.1 Evaluación de MNAP (repuesta al uso de P)

4.5.2.1.1 Heterosis relativa media

En el Cuadro 2.25 se muestran los valores de heterosis para el carácter rendimiento de grano, evaluado en dos ambientes con diferentes niveles de P.

La respuesta al uso de P, evaluado a través de la respuesta de los genotipos cuando son colocados en un ambiente con alto P, mostró que la heterosis relativa media (HM) a través de los 66 cruzamientos fue de 114%. Solo 4 de los cruzamientos no mostraron HM significativas, 1 cruzamiento (CLA308/CLA312), mostró HM negativa, 2 (3%), mostraron HM significativa y 59 (89%) mostraron HM altamente significativa (Cuadro 2.25). De los cruzamientos que mostraron HM con diferencias estadísticas con respecto a cero altamente significativas, se observó que 18 (27%) cruzamientos tenían una HM menor a 100%, 41 (62%) con HM entre 101 y 200%, y solo 3 cruzamientos (5%), con HM por encima de 200%. Los cruzamientos que expresaron la mayor HM fueron: CLA301/CLA303 (217%), CLA303/CLA307 (243%), y CLA303/CLA312 (215%), el primero es un cruzamiento de SxS y los dos últimos son de TxS. El cruzamiento de CLA308/CLA312 (TxT), mostró el valor de HM más bajo y negativo, igualmente mostró un efecto de ACE alto y negativo y su rendimiento per se del cruzamiento fue uno de los más bajos, mientras que el rendimiento per se de las dos líneas progenitoras fue alto, (Cuadro 2.25).

De manera general se observa que los cruzamientos de TxT, mostraron HM bajas (77%) y en algunos casos no significativas. Los cruzamientos de TxS, una HM de 118% y los cruzamientos de SxS de 144%, esto es explicado por el excelente comportamiento per se de las líneas tolerantes, (Cuadro 2.27).

4.5.2.1.2 Heterosis sobre el mejor progenitor (heterobeltiosis) (HMP)

A través de los cruzamientos la HMP, mostró una media de 84%. Sólo para 5 cruzamientos la HMP, no fue estadísticamente diferente de cero. 57 cruzamientos mostraron diferencias estadísticas altamente significativas para la HMP y solo 4 cruzamientos mostraron diferencias significativas. De estos 38 mostraron HMP con ganancias menores al 100% y 24 cruzamientos con HMP mayores a 100%. Los cruzamientos con mayor HMP fueron: CLA301/CLA302 (151%), CLA303/CLA307 (165%) y CLA304/CLA307 (160%), el primero es un cruzamiento SxS y los dos

últimos son cruzamientos de SxT. El cruzamiento CLA308/CLA312 (-24%) mostró el valor más bajo de HMP, (Cuadro 2.25).

Los mejores cruzamientos a través de su rendimiento de grano perse y por su HMP fueron: CLA301/CLA309 (126%), CLA304/CLA308 (112%), CLA302/CLA308 (108%), todos ellos de cruzamientos de TxS. Los cruzamientos CLA301/CLA302 (151%) y CLA309/CLA312 (112%), mostraron buen rendimiento de grano perse, altos valores de HMP, son cruzamientos de SxS y TxT, respectivamente.

A nivel de cruzamientos, la HMP, mostró un comportamiento similar a la HM, se observó que los cruzamientos de SxS, mostraron en promedio mayor HMP (107%), seguida de los cruzamientos de TxS (85%) y TxT (61%), lo cual indica que los cruzamientos tienden a disminuir la HMP, en la medida que se involucran progenitores tolerantes, (Cuadro 2.27).

4.5.2.2 Evaluación de MNBP (eficiencia en la toma de P)

La evaluación de la eficiencia en la toma de P a través del rendimiento de grano en los ambientes de bajo P, se muestran en el Cuadro 2.25.

4.5.2.2.1 Heterosis relativa media (HM)

En MNBP, la HM evaluada a través de todos los cruzamientos mostró un valor de 245%, siendo más alto el encontrado en los ambientes sin estrés de P. Del total de cruzamientos, 9 mostraron que el valor de HM no fue estadísticamente diferente de cero, en 50 cruzamientos, la HM mostró ser altamente significativa y en 7 la HM fue significativa. En el cruzamiento CLA308/CLA312, la HM fue negativa. El 42% de los cruzamientos mostró una HM menor de 200%, en 41% de los cruzamientos fue entre el 200 y 400% y en el 15% de los cruzamientos fue superior a 400%. En general, se observó tanto para MNBP, como para la media a través de 3 localidades con bajo P, que los cruzamientos de SxS mostraron la HM más alta (219 y 512%, respectivamente), seguida de los cruzamientos de TxS (116 y 284%, respectivamente) y finalmente los cruzamientos de TxT (76 y 165%, respectivamente). A nivel de localidades individuales se observó que las localidades V1BP y V2BP, mostraron valores de HM más altos que MNBP, aunque se mantuvo la misma tendencia en las tres localidades evaluadas y en el análisis a través de las tres localidades (Cuadro 2.27).

4.5.2.2.2 Heterosis sobre el mejor progenitor (heterobeltiosis, HMP)

En MNBP, la HMP evaluada a través de todos los cruzamientos mostró un valor de 177%, el cual es mucho más bajo al presentado por la HM. En general los valores de HMP, son más bajos a los mostrados por HM para la totalidad de los cruzamientos. De estos, 15 cruzamientos

mostraron valores de HMP que no fueron estadísticamente significativos. 8 cruzamientos mostraron diferencias significativa y 43 de los cruzamientos mostraron valores de HMP altamente significativos. El cruzamiento CLA308/CLA312, mostró una HMP negativa (-19%), 22 cruzamientos mostraron valores de HMP inferiores a 100%, 33 cruzamientos mostraron valores entre 100 y 300% y solo 9 cruzamientos mostraron valores superiores a 300%. Los cruzamientos con mayor valor de HMP fueron: CLA301/CLA302 (561%), CLA301/CLA303 (571%) y CLA302/CLA303 (596%), todos ellos provienen de líneas susceptibles. Los cruzamientos muestran la misma tendencia tanto a nivel de localidades individuales, como la media a través de las localidades, en donde los cruzamientos de SxS mostraron el mayor valor de HMP (387%), seguido de los cruzamientos de TxS (185%) y TxT (116%) (Cuadro 2.27).

4.5.2.3 Análisis de covarianza de MNBp y MNAP (respuesta genética de la tolerancia)

La evaluación de la tolerancia a bajo P a través del análisis del rendimiento de grano en MNBp, ajustado por el rendimiento de grano de MNAP, a través de un análisis de covarianza, se muestra en el Cuadro 2.26.

4.5.2.3.1 Heterosis relativa media (HM)

La HM, evaluada a través de todos los cruzamientos mostraron un valor de 337%. Para el 30% de los cruzamientos, la HM no mostró ser significativo, el 9% fue significativa y para el 61% fue altamente significativa. El cruzamiento CLA308/CLA312, mostró una HM negativa y no significativa. El 23% de los cruzamientos mostró valores de HM por debajo de 100%, el 26% mostró valores que van entre 100 y 200% y el 50% mostró valores que van de 200 a 1700%, (Cuadro 2.26). Al igual que las variables anteriores, esta mostró una tendencia similar en donde los cruzamientos en donde intervienen padres tolerantes son los que menos HM muestran. Los cruzamientos de SxS mostraron una HM de 804%, seguida de los cruzamientos TxS (235%) y finalmente están los cruzamientos de TxT (112%) (Cuadro 2.27). Los cruzamientos de CLA301/CLA303, CLA302/CLA303 y CLA303/CLA304, fueron los que mostraron los valores de HM más altos y todos ellos son cruzamientos entre líneas susceptibles.

4.5.2.3.2 Heterosis sobre el mejor progenitor (heterobeltiosis) (HMP)

El análisis de covarianza mostró una HMP a través de los cruzamientos de 200%. Se observó que todos los cruzamientos en general tienden a disminuir su valor. De la totalidad de los cruzamientos el 38% no mostró HMP significativa, para el 11% de los cruzamientos fue significativa y para el 52% fue altamente significativa. El 8% de los cruzamientos mostró valores de HMP negativos y no significativos. El 33% de los cruzamientos mostraron valores de HMP

inferiores a 100%, 26% de los cruzamientos mostró valores comprendido entre 100 y 200% y 33% con valores superiores a 200%, (Cuadro 2.26). La heterosis expresada por los diferentes tipos de cruzamientos, mostró una tendencia similar a la HM, en donde los cruzamientos de SxS mostraron en promedio una HMP de 516%, seguido de los cruzamientos de TxS con 121% y finalmente por los cruzamientos de TxT con 75%. Los cruzamientos que mostraron los valores más altos de HMP fueron: CLA301/CLA303 (644%), CLA302/CLA303 (799%) y CLA302/CLA304 (896%), todos ellos formados con líneas susceptibles, (Cuadro 2.27).

Cuadro 2.27. Heterosis media y heterosis sobre el mejor padre dentro de cruzamientos, evaluado a través de tres ambientes con bajo P y uno con alto P.

Cruzamiento	Bajo P								Alto P		Covariable	
	VIBP		VZBP		MNBP		Media		MNAP		YB Cov A	
	Heterosis (%)		Heterosis (%)		Heterosis (%)		Heterosis (%)		Heterosis (%)		Heterosis (%)	
	HM	HMP	HM	HMP	HM	HMP	HM	HMP	HM	HMP	HM	HMP
SxS	681	486	634	494	219	181	512	387	144	107	804	516
TxS	348	213	308	270	116	71	284	185	118	85	235	121
TxT	168	111	250	183	76	53	165	116	77	61	112	75
General	383	252	413	301	130	92	309	215	114	84	337	200

HM: Heterosis media, HMP: heterosis sobre el mejor progenitor (heterobelliosis)

5. Conclusiones

En la eficiencia en la toma de P (MNBP), los efectos de ACE son más importantes que los efectos de ACG. La heterosis y los efectos genéticos no aditivos juegan un papel importante en la absorción de P. Los genes con efectos aditivos están presentes en la expresión, pero su magnitud es menor a la de los efectos no aditivos. La eficiencia en toma de P es un carácter poligénico con efectos de dominancia. La tolerancia a bajo P mostró resultados similares a los anteriores, solo que en este caso tanto los efectos genéticos aditivos y no aditivos tienen igual importancia en la expresión del carácter.

La heterosis es importante en la expresión del contenido total de P en tejido, pero esta es fuertemente influenciada por el ambiente. En la expresión del carácter los genes con efectos no aditivos mostraron ser más importantes que los aditivos. Además se trata de un carácter de tipo poligénico fuertemente afectado por el ambiente y por el estado de la planta.

El área foliar en estrés de P está controlada por pocos genes con tendencia a ser monogénica, con efectos genéticos aditivos. No hay evidencia estadística de la importancia de los efectos genéticos no aditivos y de heterosis en los cruzamientos. En el mejoramiento del carácter es mejor aprovechar los efectos genéticos aditivos a través de las líneas con buena ACG.

La conductancia eléctrica o volumen la masa radical en estrés de P está controlada por pocos genes con efectos aditivos en donde los efectos heteróticos son poco importantes. El contenido de clorofila mostró ser monogénica dominante, en donde los efectos genéticos aditivos son de mayor importancia.

El general los padres tolerantes fueron estadísticamente diferentes de los padres susceptibles. El estrés de P y aluminio afectan la expresión de todos los caracteres en estudio. Entre los cruzamientos no se observó una clara tendencia para ninguna de las características bajo estudio, lo que hace suponer la tolerancia a bajo P, se trata de una característica poligénica y afecta directa o indirectamente totalmente la fisiología de la planta.

La línea CLA312 tiene buen rendimiento de grano, efectos de habilidad combinatoria general altos y varianza de los efectos relativamente baja, lo cual hace que la capacidad de combinación de esta línea sea consistente a través de diferentes cruzamientos. Su capacidad de acumulación de P en tejido está por debajo de la media general. La CLA 307, mostró un rendimiento por alto, con poca capacidad de acumular P en tejidos, ACG moderada y una varianza de los efectos de ACG relativamente bajos, lo cual la hace una línea promisoría para incorporar la tolerancia a bajo P

Las líneas eficientes en la toma de P, fueron la CLA312, CLA308 y CLA309. Mostraron valores de ACG positivos y baja varianza de los efectos, buena capacidad de absorber y traslocar P y rendimientos de grano por encima de la media general de los padres, lo que sugiere que estas líneas además de ser buenas por sí mismas, tienen buena capacidad de pasar sus genes a la descendencia y que su ocurrencia es de manera consistente a través de los cruzamientos.

6. Bibliografía

1. Alam, M. F., M. R., KHAN, M. NURUZZAMAN, S. PARVEZ, A. M. SWARAZ, I. ALAM, and N. AHSAN. 2004. Genetic basis of heterosis and inbreeding depression in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal Zhejiang University science*. 5(4):406-411.
2. Bahia, A. and P. Pereira. 1978. Avaliacao de Linhagens e populações de milho em condicoes de elevada acidez. p. 51-58. proc. XI Annu. Brazilian Maize Sorghum conf. piracicaba, Brazil.
3. Barreto, H. J., G. O Edmeades, S. C. Chapman y J. Crossa. 1993. El diseño alfa latice en fitomejoramiento y agronomía: generación y análisis. *In: Síntesis de resultados experimentales del PRM 1992*. 4:273-283
4. Barry, A. A. J. and M. H. Miller. 1989. Phosphorus nutritional requeriments of maize seedling for maximun yield. *In: Agron J* 81:95-99
5. Bell, R. W., D. G. Edwards and, C. J. Asher. 1990. Grown and nodulation of tropical food legumes in dilute solution culture. *In: Plant Soil* 122:249-258
6. Borrero, J.C., S. Pandey, H. Ceballos, R. Magnavaca and A.F.C. Bahía Filho. 1995. Genetics variances for tolerance to soil acidity in a tropical maize population. *Maydica* 40:283-288
7. Borlaug, Norman, 1999. Un reconocimiento a MASECA. **50° ANIVERSARIO DE MASECA, 13 DE MAYO DE 1999.** http://www.isop.ucla.edu/profmex/volume4/3summer99/Spanish_version_MASECA.html
8. Cadena, A, *et al.*_2000, User's guide for spatial analysis of field variety trials using asreml. CIMMYT, México.
9. Ceballos, H., S. Pandey, L. Narro, and J. C. Pérez-Velásquez. 1998. Additive, dominant, and epistatic effects for maize grain yield in acid and non-acid soils. *Theor. Appl. Genet.* 96:662-668
10. CIMMYT, 1996. CIMMYT South American Regional Maize Program (SARMP). Final review. CIAT, Cali, Colombia
11. CIMMYT 1999/2000. 2000. World maize facts and trends: Meeting world maize needs: Technology opportunities and priorities for the public sector. 59p
12. Chaubery, C. N., D. Senadhira, and G. B. Gregorio. 1994. Genetics analysis of tolerance for phosphorus deficiency in rice (*Oriza sativa* L.) *In: Theoret Appl Genet* 89:313-317
13. Clark R B and Duncan R R 1991 Improvement of plant mineral nutrition through breeding. *Field Crops Res.* 27, 219–240
14. Clarkson, D. T. and J. B. Hanson. 1980. The mineral nutrition of higher plants. *In: Annu Rev Plant Physiol* 31: 239-298
15. Coltman, R.R.; G.C. Gerloff, and W.H. Gabelman. 1985. Differential tolerance of tomato strains to maintained and deficient levels of phosphorus. *Journal of American Society for Horticultural Science*, Alexandria, **110**(2):140-144.

16. Cruz, C. 2001. Programa Genes V. Windows. Aplicativo computacional em genética e estatística. Editora UFV. Universidade Federal del Vicosa.
17. Da Silva, W.J. 1979. Selection of tolerant corn to aluminum toxicity. p 107-113. XIII Annu. Conf. Genetic Society. Jabotical, S.P. Brazil.
18. Da silva, A. E., W. H. Gabelman and J. Coors. 1992. Inheritance studies of low phosphorus tolerance in maize (*Zea mays* L.), grown in a sand-alumina culture médium. *In: Plant and Soil*. 146:189-197
19. Duque, V. J. 1992. Estudio de la variabilidad genética para tolerancia a suelos ácidos en una población de maíz del CIMMYT. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia. Palmira, Colombia
20. Fakorede, M.A.B., N. N. Mulamba, y J. J. Mock. 1976. A comparative study of methods used for estimating leaf area of Maize (*Zea mays* L.) from nondestructive measurements. *In: Maydica*. XXII:37-46.
21. FAO, 1993. El maíz en la nutrición humana. Colección FAO: Alimentación y nutrición. No. 25. Roma. http://www.fao.org/documents/show_cdr.asp?url_file=/docrep/T0395S/T0395S07.html
22. Fawole, I. , W. H. Gabelman, G. C. Gerloff, and E. U. Hordheim. 1982. Heritability of efficiency in phosphorus utilization in beans (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under phosphorus stress. *In: J Am Soc Hort Sci* 107: 94-97
23. Federer, W.T. y D. Raghavarao. 1975. On augmented designs. *In: Biometrics*, 31, 29-35.
24. Galvao, J.D., y J.C. Silva. 1978. Heranca da tolerancia do Al na variedade de milho "piranao". *Revista Ceres*. 25: 71-78
25. García, O. Jr. y W.J. Silva, 1979. Analise genetica da tolerancia ao aluminio em milho (Abstract). *Ciencia e Cultura* 31: 7, Suplemento 585
26. Gardner, O. and S. A. Eberhart. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *In: Biometrics* 22:439-452
27. Gaume, A., F. Machler, C. De Leon, L. Narro and E. Frossard. 2001. Low P tolerance by maize (*Zea mays* L.) genotypes: Significance of root grown, and organic acids and acid phosphatase root exudation. *In: Plant and Soil* 228:253-264
28. Gorsline, G. W., W. Thomas and D. E. Barker. 1964. Inheritance of P, K, Mg, Cu, B, Zn, Mn, Al, and Fe concentration by corn (*Zea mays* L.) leaves and grain. *In: Crop Sci*. 4: 207-210
29. Griffing, B. 1953. Analysis of tomato yield components in terms of genotypic and environmental effects. Iowa State College, Ames, 10. En: *Research Bulletin* N° 397 p. 327-379.
30. Griffing, B. 1956. Concept and general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *In: Australian J. Biol. Sci*. 9:463-493
31. Hallauer, A. R y J. B. Miranda, 1988. Quantitative genetics in Maize breeding. Second edition. Iowa state University Press. Ames. USA. 468 p.

32. Hallauer, A. R., W.R. Russell, and K.R. Lamkey. 1988. "Corn breeding", in G.F. Sprague and J.W. Dudley (ed.). *Corn and corn improvement* (3rd edition), Agronomy Monograph No. 18, American Agronomy Association, Crop Science Society of American and SSSA, Madison, WI.
33. Hayes, H. K. 1952. Development of the heterosis concept. In: *Heterosis*. Ed. J.W. Gowen. Iowa State College Press. Ames. Iowa. 551 p.
34. Howeler, R.H. 1990. Técnicas efectivas de selección para buscar tolerancia a la toxicidad del aluminio. En: *sorgo para suelos ácidos*. CIAT. Memorias de un taller sobre la evaluación del sorgo por su tolerancia a suelos tropicales de América Latina que contiene aluminio tóxico, Cali, Colombia. Mayo 28 a junio 2 de 1984. Salinas, J.C. y Gourley, L.M. (Eds). Cali, Colombia. 354 p
35. Kasim, F., W.L. Haag, and C.E. Wassom. 1990. Genotypic response of corn to aluminum stress. II. Field performance of corn varieties in acid soils and its relationship with performance at seedling stage. *Indonesian J. Crop Sci.* 5: 53-65.
36. Kendall, H. H y F. R. Immer. 1943. *Métodos fitotécnicos: Procedimientos científicos para mejorar las plantas cultivadas*. Acme Agency. Buenos Aires. 521p
37. León, L. A. 1990. Disponibilidad del fósforo en los suelos ácidos del trópico Americano. In: Salinas, J. C. y Gourley, L. M. (Eds). *Sorgo para suelos ácidos*. CIAT. Memorias de un taller sobre la evaluación del sorgo por su tolerancia a suelos tropicales de América Latina que contiene aluminio tóxico, Cali, Colombia. Mayo 28 a junio 2 de 1984. Cali, Col. 354 p
38. Martínez, R. A. 2006. La cadena avícola porcícola en el caribe húmedo, una visión practica. *El Cerealista*. Dic. No. 80. pp. 16-18
39. Martinez, C.P. y S. Sarkarung, 1990. Tolerancia a la toxicidad del Aluminio en arroz de secano para suelos ácidos. En: *sorgo para suelos ácidos*. CIAT. Memorias de un taller sobre la evaluacion del sorgopor su tolerancia a suelos tropicales de América Latina que contiene aluminio toxico, Cali, Colombia. Mayo 28 a junio 2 de 1984. Salinas, J.C. y Gourley, L.M. (Eds). Cali, Colombia. 354 p
40. Magnavaca, R., C.O. Gardner, and R.B. Clark. 1987b. Inheritance of aluminum tolerance in maize. p 201-212. In: W. H. Gabelman and B.C. Loughman (eds.) *Genetic aspects of plant mineral nutrition*. Martinus Nijhoff publishes, Dordrecht, The Netherlands
41. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Republica de Colombia. 2006. *Perspectivas del sector Agropecuario. Segundo semestre de 2006*
42. Miranda, L.T., P.R. Furlani, L.E.C. Miranda, and E. Sawazaki. 1984. Genetics of environmental resistance and super genes: latent aluminum tolerance. *Maize Genetics coop. Newsl.* 58: 46-48
43. Narro, L. A., Pérez, J.C., Pandey, P., Crossa, J., Salazar, F., Arias, M.P., Franco, J. 2000. Diallel and triallel analysis in an acid soil tolerant maize (*Zea mays* L.) population. *Maydica* 45:302-308
44. Pandey S., C. Gardner y H. Ceballos. 1991. Selección recurrente en maíces tropicales. Experiencias en el cultivo del maíz en el área andina. PROCIANDINAO. IICA., BID. Quito, Ecuador.

45. Pandey, S. y C. O. Gardner. 1992. Recurrent selection for populations, variety, and hybrid improvement in tropical maize. *Adv. agron.* 48:1-87
46. Pandey, S., H. Ceballos, R. Magnavaca, A.F.C. Bahía Filo, J. Duque and L.E. Vinasco. 1994b. Genetics of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sc.* 34:1511-1514
47. Pandey, Shivaji, Luis Alberto Narro León, Dennis Keith Friesen, and Stephen Robert Waddington. 2007. Breeding Maize for Tolerance to Soil Acidity. *Plant Breeding Reviews.* 28: 59-100
48. Paterniani E. 2000. Origen y evolución de la especie. Evolución del maíz. En: *El Maíz en Venezuela.* Eds. Fontana H. y C. González. Fundación Polar. Venezuela. 15-25p
49. Perez, J. C., Ceballos, H.; Pandey, S. and Diaz, C. 1995. Analysis of Diallel Crosses among Colombian Landraces and Improved Populations of Maize. *Crop. Sci.* 35: 572-578
50. Rao, I. M. And N. Terry. 1995. Leaf phosphate status, photosynthesis, and, carbon partitioning in sugar beer. IV. Changes whit time following increased of phosphate to low phosphate plants. *In: Plant Physiol* 107:1313-1321
51. Rao, I. M. 1996. The role of phosphorus in photosynthesis. *In: M. Pessarakli, Ed. Handbook of Photosynthesis.* Marcel Dekker, Inc. New York
52. Rao, I. M., D. K. Friesen, and M. Osaki, 1999. Plant adaptation to phosphorus-limited tropical soil. *In: M. Pessarakli. Ed. Handbook of plant and crops stress. Second edition. Chap. 4.* Marcel Dekker, Inc. New York
53. Rao. I M. 2001. Role of physiology in improving crop adaptation to abiotic stress in the tropics: The case of common bean and tropical forages. M. Pessarakli, ed. *In: Handbook of plant and crop physiology.* Marcel Dekker, Inc. New York. 583-613
54. Rhue, R.D. and C.O. Grogan. 1977. Screening corn for Al tolerance using different Ca and Mg concentrations. *Agron. J.* 69: 755-760
55. Rhue, R.D., C.O. Grogan, E.W. Stockmeyer, and H.L. Everett. 1978. Genetic control of aluminum tolerance in corn. *Crop. Sci.* 18: 1063-1067
56. Rossiter, R. C. 1978. Phosphorus deficiency and flowering in subterranean clover (*Tr. Subterraneum* L). *In: Ann Bot* 42: 325-329
57. Salazar, F.S., S. Pandey, L. Narro, J.C. Perez, H. Ceballos, S.N. Parentoni, and A.F.C. Bahia Filho. 1997. Diallel analysis of acid-soil tolerant and intolerant tropical maize populations. *Crop Sci.* 37: 1457-1462
58. Salinas, J.G. 1978. Differential response of some cereal and bean cultivars to Al and P stress in an Oxisol of Central Brasil. Ph. D. thesis. Dept. Soil Sci. NCSU.
59. Salinas, J.G.; R. Garcia. 1985. Métodos químicos para el análisis de suelos ácidos y plantas forrajeras . Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, CO. 87 p.
60. Salinas, J.G. y C.E. Castilla, 1990. Estrategias para el uso y manejo de los suelos ácidos en América Tropical. En: *sorgo para suelos ácidos.* CIAT. Memorias de un taller sobre la evaluación del sorgo por su tolerancia a suelos tropicales de América Latina que contiene aluminio tóxico, Cali, Colombia. Mayo 28 a junio 2 de 1984. Salinas, J.C. y Gourley, L.M. (Eds). Cali, Colombia. 354 p

61. SAS. 1986. SAS/STAT Guide for personal computers.
62. Schaffert, R. E., V. M. C. Alves, S. N. Parentoni, and K. G. Raghothama. 1999. Genetic control of phosphorus uptake and utilization efficiency in maize and sorghum under marginal soil conditions. *In*:
63. http://www.cimmyt.org/ABC/map/research_tools_results/wsmolecular/workshopmolecular/WSdroughtGeneticcontrol.htm
64. Schaffert, R.E., et al., 2001. Genetic variability in sorghum for P efficiency and responsiveness. In: W. J. Horst et al. (Eds). Plant Nutrition. Netherlands.
65. Sprague, G.F., y L.A. Tatum. 1942. General vs. Specific combining ability in single crosses of corn. In: J. Am. Soc. Agron. 34:923-932
66. SPDA,
http://www.inta.gov.ar/parana/info/documentos/produccion_vegetal/soja/evaluacion_man_ejo/fijacion.htm
67. Sussman, M. R. and W. H. Gabelman. 1989. Genetics aspects of mineral nutrition: Future challenges and directions. *In*: HorstScience 24:591-594
68. Vallejo, F. A. y E. Estrada, S. 2002. Mejoramiento Genético de Plantas. Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira. Editorial Feriva S.A. Colombia. 402 p
69. Van Beem, J., M.E. Smith and R.W. Zobel. 1998. Estimating root mass in maize using portable capacitance meter. *In*: Agron. J. 90:566-570.
70. Vega, P. C. 1987. Introducción a la teoría de la genética cuantitativa con especial referencia al mejoramiento de plantas. Univ. Central de Venezuela. Caracas. Biblioteca, 398 pp.
71. Vélez, German. Grupo Semillas. <http://www.semillas.org.co/articulos2.htm?x=49172>

Capítulo 3

Contribución de los componentes aditivos, no aditivos y de interacción en la tolerancia a bajo P

Contribución de los componentes aditivos, no aditivos y de interacción en la tolerancia a bajo P

Resumen

La acidez del suelo es una de las principales limitantes de los suelos tropicales. Adicionalmente el bajo contenido de P, hacen que estos suelos no sean usados de manera extensiva. En los últimos 10 años la población Colombiana se ha incrementado en un 20%, al igual que el consumo nacional de maíz, siendo en la actualidad de 3.5 millones de t/año. Lo anterior hace necesario identificar genotipos de alto potencial de producción y generar tecnología adecuadas para la habilitación de nuevas áreas de producción. El conocimiento de la genética de la tolerancia a suelo ácido y a bajo P, es de importancia para obtener avances significativos en el proceso de mejoramiento. Con el objeto de conocer sobre la genética y la importancia relativa de los efectos genéticos aditivos, no aditivos y epistáticos, se diseñó un estudio de medias y varianzas generacionales. Se seleccionaron seis líneas contrastantes en la toma y uso de P. Se hicieron cruzamientos dirigidos con cada par de líneas, generando tres familias, formadas por los retrocruzamientos (RC1 y RC2), F1, F2 y los padres. Las generaciones fueron sembradas en un diseño de bloques completos al azar, con 3 repeticiones. De las poblaciones segregantes se sembraron 60 plantas por parcela y 20 de las no segregantes. En el análisis genético se usó la metodología de medias / varianzas generacionales (Mather y Jinks, 1971). La eficiencia en toma y uso de P, fue evaluado a través de la variable rendimiento de grano en dos ambientes con alto y bajo P. El comportamiento en bajo P se interpretó como la eficiencia en la toma de P; la evaluación en alto P, como la capacidad de responder o usar P. Adicionalmente se construyeron dos índices uno que mide la pérdida al estrés y el segundo la tolerancia genética del material. La eficiencia en la toma y uso de P, y la tolerancia genética se ajustan a un modelo aditivo dominante en donde los efectos genéticos aditivos y no aditivos son importantes, siendo los últimos los de mayor importancia relativa. Los efectos genéticos epistáticos no mostraron ser significativos en la tolerancia a bajo P. El carácter es de tipo Poligénico e involucra de siete y 26 genes, dependiendo del estrés, con una heredabilidad en sentido estrecho entre 13.3 y 29.7%.

Summary

Soil acidity is one of the main limitations of tropical soils. In addition, these soils are not used extensively because of their low P content. In the past 10 years, Colombia's population has increased by 20% and the domestic consumption of maize has also increased, currently being 3.5 million t/year. Therefore, it is necessary to identify genotypes with high potential production and generate appropriate technology for the incorporation of new production areas. To advance in a maize breeding work, it is important to understand the genetics of the acid soils tolerance with low P. A study of generational means and variance was accordingly designed to examine the genetics and relative importance of additive, non-additive and epistatic genetic effects. Six contrasting in P absorption and use lines were selected. Three families were generated, backcrosses (BC1 and BC2), F1, F2, and parental materials. Materials were planted in a randomized complete block design, with 3 replicates. Sixty plants from segregating populations and 20 plants from non-segregating populations were planted per plot. Genetic analysis was performed using the Mather and Jinks generational mean and variances methodology (1971). Efficiency in P absorption and use was assessed based on grain yield obtained in two environments, one with low P and the other with high P. The performance of maize in the low-P environment was interpreted as P efficiency absorption and its performance in the high-P environment as the capacity to respond or P use. Two indexes were also built: one measured the loss due to stress and the other the genetic tolerance of each material. The efficiency in P absorption and use and the genetic tolerance were adjusted to a dominant additive model, where additive and non-additive genetic effects are important. In most cases, the relative importance of non-additive effects was greater. Epistatic genetic effects were found to be non-significant in terms of tolerance to low P. This polygenic trait involves from seven to 26 genes depending on the stress level, presenting a narrow-sense heritability of 13.3%-29.7%.

1. Introducción

Las crecientes importaciones de maíz y soya en Colombia (3.40 y 1.11 millones de t*año⁻¹ en 2006, respectivamente), podrían disminuir o eliminarse si se dispusiera de la tecnología y decisión política para cumplir este objetivo (Fenalce, 2007). La explotación racional y sostenible de los Llanos Orientales de Colombia debe contribuir en gran medida a este propósito donde se podría disponer de 3.4 millones de ha de suelos de sabanas tropicales aptos para la agricultura una vez se corrija la acidez con enmiendas (Bernal et al. 2005). La generación de nuevos cultivares de maíz adaptados a las condiciones de los Llanos Orientales de Colombia, es fundamental para poder organizar un eficiente sistema de producción sostenible y ecológicamente viable.

La importancia de los cereales en la nutrición de millones de personas de todo el mundo es ampliamente reconocida. No se les puede considerar sólo una fuente de energía, sino que además suministran cantidades notables de proteínas. El contenido de hidratos de carbono y proteínas de los granos de maíz depende del endospermo y del germen. El maíz aporta aproximadamente el 10% de proteína, con una variación entre el 5% y 14%, y aproximadamente el 72% de carbohidratos con una variación entre el 66 y 76%.

El maíz, junto con el trigo y el arroz son los cereales más importantes del mundo, suministran elementos nutritivos a los seres humanos y a los animales y es una materia prima básica de la industria de transformación, con la que se producen almidón, aceite y proteínas, bebidas alcohólicas, edulcorantes alimenticios y, desde hace poco, combustible (FAO, 1993).

Según la FAO, (1993) el maíz tiene tres aplicaciones importantes: alimento, forraje y materia prima para la industria. Como alimento directo para humanos, se utiliza todo el grano, ya sea este seco o tierno. Como forraje, es utilizado en algunos países desarrollados en donde más del 60 por ciento de la producción es ensilada y utilizada en la elaboración de compuestos para aves, cerdos y rumiantes. Con el aumento de los precios del petróleo se ha impulsado la intensificación de las investigaciones sobre la fermentación del maíz para producir alcohol combustible, el cual tiene un uso muy difundido en algunas partes de los Estados Unidos. Con maíz fermentado se elaboran también algunas bebidas alcohólicas como cerveza.

En Colombia, en los últimos 10 años la población se ha incrementado en un 20% (Dane, 2004) al igual que se ha incrementado el consumo nacional de maíz, siendo en la actualidad de 3.2 millones de t*año⁻¹, de las cuales se están importando 2 millones de t*año⁻¹ (FAO, 2004). Lo anterior hace necesario identificar genotipos de alto potencial de producción y generar

tecnología adecuadas para la habilitación de nuevas áreas de producción. El incremento de la producción en nuevas áreas para el cultivo del maíz, significa utilizar suelos marginales con baja fertilidad y expuestos a varios estreses abióticos. Una de las principales causas de la baja productividad de los suelos tropicales es la acidez, que está relacionada con bajo pH, alta saturación de Al y baja disponibilidad de fósforo (P). Estos suelos están disponibles tanto en los trópicos (1500 millones de ha) como en sabanas (300 millones de ha) que pueden ser áreas importantes para la producción de alimentos (Narro et al. 1995)

Colombia, hasta inicios de la década del noventa, fue autosuficiente en el suministro de alimentos y materias primas. Pero en la última década se ha profundizado la crisis del sector agropecuario, especialmente luego de la apertura económica, que el país permitió la importación masiva de productos agrícolas fuertemente subsidiados, principalmente desde Estados Unidos. Esto ha generado que la producción nacional sea inviable y no competitiva. El país, al perder su capacidad productiva de alimentos, ha tenido que importar los productos básicos (Vélez, 2005). Para el año 2006 el país importó más de 3.4 millones de t*año⁻¹ de maíz, que corresponde a más del 70% del consumo nacional (FENALCE, 2007).

Además en el país se ha dado un rápido crecimiento de la industria de balanceados como consecuencia del rápido crecimiento de la industria avícola en respuesta a la ampliación de la demanda de pollo. Para los años de 1960 el consumo per cápita era menos de 2 kg, para el 2005 aumentó a 18.5 kg y se proyectó para el año 2010 a 25.1 kg (Avicultores, 2006). Esto ha motivado a que se incrementen las áreas sembradas con maíz amarillo las cuales se calculan en 633374 ha y se deje de considerar al maíz como un cultivo colonizador de tierras y entre a formar parte de la oferta de materias primas en la industria de alimentos balanceados para animales. La industria de alimentos balanceados para animales ha presentado grandes tasas de crecimiento jalonado por la cadena avícola que crece en el orden del 6.8%. Esto ha ocasionado que los gobiernos orienten la política sectorial hacia el crecimiento del área y mejoramiento de la eficiencia con el fin de ampliar la participación de la materia prima nacional y disminuir el déficit del componente importado el cual supera los 2 millones de t*año⁻¹.

La apertura del mercado y la inminente globalización de la economía han llevado a muchos países en el mundo a realizar tratado de libre comercio con los Estados Unidos. Colombia ha venido adelantando conversación y negociaciones con los estados unidos para hacer un tratado de libre comercio entre los dos países en donde los dos países tendrían un beneficio mutuo y un crecimiento de su economía, ya que se podría incursionar en nuevos mercados. Se han venido negociando reglones importantes del sector agrícola en donde cultivos importantes en la economía de del país e importantes en el desarrollo social de las regiones necesitarán

incrementar sustantivamente su eficiencia con políticas inteligentes del gobierno, este es el caso de cultivares como el maíz, soya, sorgo, entre otros.

Con la entrada en vigencia del tratado de libre comercio, una vez haya sido aprobado por los congresos de Colombia y estados unidos, podrá ingresar a Colombia aproximadamente 2 millones de toneladas de maíz exentas de impuestos y con un incremento anual del 5%, además que no se dispondrá de una salvaguardia para la producción nacional.

Adicionalmente y de acuerdo con los pronósticos del departamento de agricultura de Estados Unidos (USDA), la oferta mundial de maíz disminuyo en 0.79% pasando de 822.86 millones de t*año⁻¹ en el 2005 a 816.35 millones de t*año⁻¹ para el 2006, explicado principalmente por el descenso de la producción de Estados Unidos y la reducción en las reservas. El consumo aumentó en 3.97% lo que representa 27.65 millones de t*año⁻¹ mas respecto al período inmediatamente anterior (695.82 millones de t*año⁻¹) debido al incremento en la utilización del maíz para la producción de etanol. En respuesta a una pronunciada disminución de los inventarios de maíz en Estados Unidos, China y la Unión Europea, las existencias finales para el año 2006 se redujeron en 26.89% alcanzando 92.87 millones de t*año⁻¹, La disminución en la oferta y el incremento del consumo hacen prever un aumento del precio del maíz en los mercados mundiales (MADR, 2006). En la próxima campaña se dedicaron 80 millones de t*año⁻¹ de maíz para producir etanol, estimando superar los 100 millones de t*año⁻¹ hacia el ciclo 2009/10 (94 millones de t*año⁻¹ en el peor de los casos si los beneficios fiscales no se renueven). Si todo sigue como hasta ahora, el consumo para energía representaría nada menos que 30 por ciento de la producción estadounidense, creciendo un 80 por ciento desde los 55 millones de t*año⁻¹ de la campaña actual (Noticias Agropecuarias, 2007).

Un cambio en la demanda global de cereales se espera que ocurra para el año 2020. La demanda de maíz en los países en desarrollo llegará a pasar la demanda de arroz y trigo. Este cambio puede ser un incremento del 50% en la demanda global del maíz desde 1995 con un nivel de 558 millones de t*año⁻¹ a 837 millones de t*año⁻¹ para el año 2020 (CIMMYT, 1999/2000). Sumado esto a que los suelos ácidos cubren una parte significativa de 48 países desarrollados e involucra 1660 millones de ha, se hace necesario la búsqueda a través del mejoramiento genético de nuevos cultivares que no solamente toleren altas saturaciones de aluminio, sino que además sean eficientes en la toma y uso de P.

Teniendo en cuenta el estado agrícola actual del país, las zonas de alto potencial para la producción de maíz están ocupada por cultivos como la caña de azúcar en su gran totalidad, por lo tanto no se disponen de áreas planas y lo bastante grandes para la producción de maíz

tecnificado y así minimizar las importaciones. La apertura y firmas de tratados de libre comercio, los precios internacionales del maíz, la disminución en las reservas internacionales, los altos costos de producción nacional y la escasez de áreas planas de producción, han llevado a mirar la región de los llanos Orientales Colombianos debido a que poseen grandes extensiones planas en donde se puede desarrollar la agricultura fundamentada en cultivos como el maíz, la soya, yuca, arroz y pastos mejorados. La limitante bien grande que tiene la región está en la pobreza química de los suelos lo que conlleva a buscar cultivares tolerantes a suelos ácidos y/o a hacer correcciones de tipo agronómicas y edáficas.

La acidez del suelo también está asociada a cambios físicos y químicos del suelo, como la reducción de la suma de bases intercambiales (Ca^{2+} , Mg^{2+} y K^+), disminuyendo la cantidad de estos elementos disponibles en el suelo para la planta. Por lo tanto la acidez del suelo afecta el desarrollo de la planta, debido a una disminución de la disponibilidad de estos nutrientes en la solución del suelo. Adicionalmente tiene un fuerte efecto sobre la absorción del fósforo, el cual está correlacionado con el efecto sobre el desarrollo del sistema radicular y el desarrollo de la planta. La disponibilidad de micronutrientes como el zinc y el hierro disminuyen en suelos con pH bajos.

Para poder cultivar los suelos ácidos se requiere del desarrollo de una tecnología adecuada, que se puede lograr modificando las condiciones edáficas para permitir el desarrollo de cultivos o manipulando la estructura genética de la planta para conseguir que éstas crezcan favorablemente bajo las condiciones de estrés. El CIMMYT, en colaboración con muchos programas nacionales en el mundo ha estado trabajando en el desarrollo de cultivares de maíz que puedan crecer en condiciones de suelo ácido y de esta forma contribuir con una solución permanente, ecológicamente limpia y económicamente factible, tanto para la generación de tecnología como para su adopción por parte de los agricultores. Adicionalmente a las limitaciones edáficas de los suelos ácidos, los nuevos cultivares deben ser tolerantes a las limitaciones bióticas (principalmente enfermedades) en estos ambientes.

1.2 Herencia de la tolerancia a suelo ácido

La herencia a suelo ácido en maíz ha sido propuesta por diferentes autores. Algunos autores reportaron que la tolerancia a suelos ácidos es controlada por un solo gen dominante con alelos múltiples (Rhue y Grogan, 1977; Rhue et al. 1978), o por un gen dominante con efectos modificadores (García y Silva, 1979) o que puede ser controlada por genes con efectos pleiotrópicos (Miranda et al. 1987a). Otros autores reportaron la herencia cuantitativa controlada por efectos genéticos aditivos principalmente (Magnavaca et al. 1987b) o por efectos genéticos no aditivos (Galvao y Silva, 1978). Duque et al. (1994) encontraron en la población de maíz SA3

tolerante a suelo ácido, que la varianza aditiva es el componente principal de la varianza genética, pero la varianza dominante existe y que ésta podría ser explotada. Pandey et al. (1994) mostraron que la variación genética aditiva es dos veces más importante en la tolerancia a Al que la varianza genética de dominancia. Borrero et al. (1995), en trabajos en la población SA4 encontraron que la tolerancia a suelos ácidos es de tipo cuantitativo, de mediana heredabilidad (39%), en donde la varianza aditiva y la varianza dominante son importantes, lo que permite mejorar la población por selección, y derivar líneas para la posterior generación de híbridos. En la tolerancia no se encontraron efectos recíprocos, siendo de herencia únicamente nuclear, además encontró que en las variedades derivadas de las poblaciones tolerantes a suelo ácido son importantes los efectos genéticos aditivos y no aditivos, siendo los primeros de mayor magnitud, (Salazar et al. 1997). Efectos de epistasis fueron reportados también en poblaciones tolerantes a suelos ácidos (Ceballos et al. 1998; Narro et al. 2000). Con base en los resultados anteriores se ha venido utilizando el método de selección recurrente recíproca para capitalizar tanto los efectos aditivos como no aditivos en el mejoramiento de poblaciones (Pandey et al. 1991; Pandey et al. 1992; Pandey et al. 2007). El método pedigree se viene utilizando actualmente como una alternativa para obtener cultivares superiores capitalizando las buenas características genéticas de progenitores de estrecha base genética.

Se han buscado nuevas técnicas que permitan hacer más eficiente el proceso de selección de genotipos tolerantes a suelos ácidos (Horst et al. 1997; Collet et al. 2002). Estas técnicas generalmente involucraron la medición del sistema de raíces (Magnavaca et al. 1987; Llungany et al. 1994) y el contenido de carbohidratos asociados a la tolerancia. Entre los carbohidratos esta la calosa que se presenta como una reacción o respuesta a choques o estrés causado por aluminio. Este compuesto se forma ante la presencia de Al en los ápices radicales de las plantas sensibles a este factor de toxicidad. La función de la calosa es la de constituir un sistema de sellamiento, involucrado en la regulación del transporte de simplasto entre células, también juega un papel importante en la toma de agua (Bhalla y Slatry, 1984). Este compuesto se forma ante la presencia de Aluminio debido a un incremento intracelular de calcio, alterando la estructura y función de los plasmodesmos, limitando el paso de agua y nutrientes entre las células de los ápices radicales de las plantas sensibles a este factor de toxicidad. Parece que existe un amplio rango de variabilidad genética en maíz para la acumulación de calosa en respuesta a Al en la solución de cultivo hidropónico, siendo la heredabilidad en sentido amplio relativamente elevada ($h^2 = 0.7$). Además resultados preliminares indicaron que existe una buena correlación genética entre la acumulación de calosa en ápices radicales tratados con Al y las diferencias relativas en producción de grano de los mismos cruces evaluados en diferentes ambientes tropicales (Eticha et al. 2005).

1.3 Análisis de medias generacionales

Muchos estudios básicos relacionados con el mejoramiento genético de las plantas giran en torno al tipo y magnitud de la variabilidad genética. Cuando el investigador sospecha que el carácter a estudiar es de herencia relativamente simple es posible plantear un tipo de diseño genético que brinde al fitomejorador el tipo de información que necesita (Ceballos, 2005). Los estudios de medias generacionales pueden ser apropiados y se realizan para estimar la magnitud de las diferentes clases de efectos genéticos, usando diferentes poblaciones de generaciones obtenidas del cruzamiento entre dos progenitores. Generalmente, las poblaciones utilizadas en medias generacionales son: los progenitores P1 y P2, la primera generación o F1, la generación F2 y las retrocruzas hacia P1 (RC1) y hacia P2 (RC2), adicionalmente se pueden incluir otras generaciones como la F3, F4 etc. Aun si el carácter es de herencia poligénica, se puede utilizar el método de medias generacionales, no obstante debe tenerse en cuenta que la población de referencia la constituyen únicamente los materiales a evaluar, por lo tanto se trata de un modelo fijo (Ceballos, 2005)

El mayor inconveniente del análisis de medias generacionales es que está restringido a unos pocos genotipos con efectos genéticos fijos, lo cual hace que las conclusiones solo deben ser tomadas a los genotipos involucrados y en la mayoría de los casos no son extrapolables a otros genotipos o poblaciones. Adicional a lo anterior, el análisis solo permite hacer el análisis de una sola variable de respuesta (Ceballos, 2005).

1.4 Metodología de análisis

Anderson y Kempthorne, (1954), propusieron un modelo factorial para el análisis de medias generacionales, en el cual toda la información de los efectos aditivos, dominantes y epistáticos que se encuentran en las medias de las generaciones obtenidas de dos líneas endogámicas, estaba contenida en seis parámetros: K2, E, F, G, L y M, donde K2 representa los efectos medios, E y F representan los efectos no epistáticos y G, L y M son los efectos epistáticos.

Hayman (1958, 1960), propuso un modelo que permite la estimación de efectos genéticos aditivos, dominantes, e interacciones digénicas aditivo x aditivo, aditivo x dominante y dominante x dominante para el cruzamiento entre dos líneas.

El método propuesto por Mather y Jinks (1971) es el de uso más frecuente y se ha seleccionado para la presente investigación. En este método, se consideran dos progenitores P1 y P2 de genotipos homocigotos dominantes y homocigotos recesivos respectivamente y sus generaciones derivadas F1, F2, RC1 y RC2. Los valores esperados de las medias se pueden expresar de la siguiente forma.

1.4.1 Padres P₁ y P₂

Asumiendo que el P₁ es el que acumula mayor cantidad de genes favorables y por lo tanto P₂ es que padre que acumula la menor cantidad de alelos favorables, entonces el valor esperado será;

$$P_1 = m + a_A + a_B + a_A a_B$$

$$P_2 = m - a_A - a_B + a_A a_B$$

Para n locus, será:

$$P_1 = m + a + aa$$

$$P_2 = m - a + aa$$

En donde:

m : parámetro que expresa la media de los homocigotos que se concentran entre los varios genotipos de una población

a_A : Valor genotípico de AA

a_B : Valor genotípico de BB

$a_A a_B$: Efecto resultante de la interacción génica Inter-alelica

$$a = a_A a_B = \sum a_j \text{ (para n locus)}$$

$$aa = a_A a_B = \sum a_i a_j \text{ (para n locus)}$$

1.4.2 Generación F₁

Una generación F₁, obtenida de cruzamientos entre progenitores homocigotos y contrastantes, representa el heterocigoto y por tanto su media genotípica esperada estará dada por:

$$F_1 = m + d_A + d_B + d_A d_B$$

$$F_1 = m + d + dd$$

En donde:

d_A : valor genotípico del genotipo Aa

d_B : valor genotípico del genotipo Bb

$d_A d_B$: efecto resultante de la acción génica inter-alelica,

$$d = d_A d_B = \sum d_i \text{ (para n locus)}$$

$$dd = d_A d_B = \sum d_i d_j \text{ (para n locus)}$$

1.4.3 Generación F₂ y RC

Utilizando el mismo concepto anterior se puede estimar los siguientes componentes:

$$F_2 = m + \frac{1}{2}d + \frac{1}{4}dd$$

$$RC_1 = m + \frac{1}{2}a + \frac{1}{2}d + \frac{1}{2}aa + \frac{1}{2}ad + \frac{1}{2}dd$$

$$RC_2 = m - \frac{1}{2}a + \frac{1}{2}d + \frac{1}{2}aa - \frac{1}{2}ad + \frac{1}{2}dd$$

En donde:

$$ad = da = a_A d_B + d_A + d_A d_B = \sum a_i d_j$$

La estimación de los diferentes efectos génicos según Mather y Jinks (1971) se obtienen de las siguientes expresiones generales:

$$\hat{m} = \frac{1}{2}\bar{P}_1 + \frac{1}{2}\bar{P}_2 + 4F_2 - 2\overline{RC}_1 - 2\overline{RC}_2$$

$$\hat{a} = \frac{1}{2}\bar{P}_1 - \frac{1}{2}\bar{P}_2$$

$$\hat{d} = -\frac{3}{2}\bar{P}_1 - \frac{3}{2}\bar{P}_2 - \bar{F}_1 + 8\bar{F}_2 + 6\overline{RC}_1 + 6\overline{RC}_2$$

$$aa = -4\bar{F}_2 + 2\overline{RC}_1 + 2\overline{RC}_2$$

$$a\hat{d} = -\bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\overline{RC}_1 - 2\overline{RC}_2$$

$$\hat{d}\hat{d} = \bar{P}_1 + \bar{P}_2 - 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 + 4\overline{RC}_1 - 4\overline{RC}_2$$

Hallauer y Miranda (1988), propusieron destinar un mayor número de parcelas o plantas en las generaciones segregantes F₂, F₃ y retrocruzamientos, con el fin de garantizar una población con suficiente tamaño para la ocurrencia de los genotipos resultantes de las recombinaciones genéticas

Hayman, (1958) propuso que el primer paso para dar validez a un modelo que incluye la media (m), los efectos aditivos (a) y los efectos de dominancia (d), es evaluar si hay un ajuste adecuado. Cuando los cuadrados de los desvíos entre los valores observados y los valores esperados para cada generación son significativos, se concluye que los parámetros estimados no son suficientes para explicar la variación entre las generaciones. Hallauer y Miranda (1988), recomendaron realizar el ajuste de forma secuencial, iniciando con una media y adicionando un término a cada ajuste sucesivo. En cada modelo obtenido, se debe probar el cuadrado medio residual y se determina si es necesario adicionar más parámetros para explicar la variación entre las generaciones.

Diferentes procedimientos son usados para determinar el ajuste del modelo en el estudio de medias generacionales. Mather y Jinks (1971) formularon un procedimiento conocido como test de escala, el cual puede ser elaborado cuando se dispone de observaciones sobre diferentes tipos de generaciones y se pueden establecer diferentes relaciones entre ellas.

Cavalli (1952), desarrolló un procedimiento general conocido como test de escala conjunta. La metodología es simplemente un análisis de cuadrados mínimos ponderados, regresión lineal múltiple con pesos que son los recíprocos de los errores de los padres de las medias de las generaciones. La razón principal para la ponderación, es la reducción del error de las medias de las generaciones segregantes, ocasionado por el número diferente de plantas evaluadas en las diversas generaciones. Otra razón se refiere a lo que Hayman (1958) llamó efecto de generación, observado en algodón y maíz, lo cual podría ocurrir debido a las diferencias entre generaciones homocigotas y heterocigotas o entre generaciones segregantes y no segregantes.

Ceballos (2005), presentó en forma detallada los procesos computacionales a realizar, cuando se utiliza el método de medias generacionales, comenzando con la metodología matricial para efectuar el análisis de la prueba de escalas agrupadas ponderadas y terminando en la descripción de las metodologías que utilizan la regresión para estimar los parámetros y sumas de cuadrados (SC) correspondientes, usando el paquete estadístico de SAS. Para establecer la significancia de la SC, con que un determinado parámetro contribuye al modelo, fue desarrollado el test falta de ajuste.

2. Objetivos

El objetivo del trabajo investigación, fue estimar la magnitud relativa de los efectos y parámetros genéticos para la eficiencia en la toma y uso de P, y para la tolerancia a bajo P, mediante un análisis de medias generacionales entre líneas de maíz tolerantes y no tolerantes a bajo P en suelo ácido.

3. Materiales y métodos

3.1 Localización

En el presente estudio se trabajaron tres familias provenientes de padres contrastantes y se desarrolló en dos etapas de campo. En la primera etapa se aumentaron las líneas parentales y se hicieron las diferentes generaciones dentro de cada familia (P1, P2, F1, F2, RC1 y RC2), se desarrolló en los campos de investigación del CIMMYT / CIAT, en la Ciudad de Palmira, Departamento del valle del Cauca, durante el semestre 2004B. Las progenies generadas fueron llevadas a campo bajo condiciones de suelo ácido y estrés de P en las estaciones experimentales La Libertad de Corpoica (Villavicencio, Departamento del Meta), Finca Menegua y la Finca El Tomate, cerca del municipio de Puerto López (Departamento del Meta). La etapa de evaluación se hizo entre los meses de Abril a Octubre del 2005. En el cuadro 3.1, se muestran la ubicación geográfica y características climáticas de los campos de generación y evaluación de progenies.

Cuadro 3.1 Características climáticas de los sitios de evaluación y selección de líneas y F1s tolerantes a bajo P

Sitio	Latitud	Longitud	Altitud	Precipitación mm	Días de Lluvia #	Temperatura			Humedad
						Min °C	Max °C	Media °C	Relativa %
Villavicencio	4° 3' N	72° 28' O	467	4145	210	20.5	30.7	27.0	77.0
Puerto Lopez	4° 6' N	72° 53' O	181	2821	137	13.6	39.4	27.0	75.0
Palmira	3° 32' N	76° 18' O	1000	1100	135	18.2	29.7	23.4	72.6

3.2 Ambientes de evaluación

En el cuadro 3.2, se muestran las características químicas de los suelos en donde se establecieron los ambientes de evaluación y los niveles de fertilización usados.

En general los suelos de la altillanura Colombiana son suelos ácidos y se caracteriza por presentar baja cantidad de bases intercambiables, altos niveles de saturación de aluminio y Manganeso, deficientes en P y algunos elementos menores. En los sitios donde se evaluaron los ensayos, la saturación de aluminio (Al) fue superior al 80%, con pH entre 4.7 y 4.8. La materia orgánica fue inferior al 3.5% y contenidos de P inferiores a 1 ppm. Adicionalmente estos suelos presentaron sumatoria de bases intercambiables muy bajas.

Para la evaluación se usó un nivel crítico de saturación de aluminio del 55%, por lo cual el suelo se corrigió haciendo adición de Cal dolomítica. Se adicionó 1.5 y 1.6 t ha⁻¹ de cal dolomita en Mengua y el Tomate, respectivamente.

En cada uno de los sitios de evaluación se estableció un lote con dos niveles de fósforo (P) (4 y 15 ppm). En la localidad Menegua se adiciono 170 y 718 kg del fertilizante Superfosfato triple (SFT) para obtener los niveles críticos de bajo P (BP=4 ppm) y alto P (AP=15 ppm). En el Tomate se adicionaron 177 y 724 kg de SFT para obtener los dos niveles de evaluación, respectivamente.

Los lotes de evaluación fueron fertilizados con base al análisis de suelos (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2 Características químicas de los lotes de evaluación y selección de fenotipos tolerantes a bajo P

Sitio	Lote	M.O %	pH	P ppm	Al Ca Mg K Zn					Sat Al %	Urea SFT KCl SO ₂ Zn			
					meq/100 gr de suelo						Kg/ha			
El Tomate	Alto P	3.5	4.8	0.6	3.4	0.2	0.1	0.0	0.6	92	300	718	241	67
	Bajo P	3.5	4.8	0.6	3.4	0.2	0.1	0.0	0.6	92	300	170	241	67
Menegua	Alto P	3.1	4.7	0.5	2.3	0.2	0.1	0.1	0.5	88	300	724	208	68
	Bajo P	3.1	4.7	0.5	2.3	0.2	0.1	0.1	0.5	88	300	177	208	68

3.3 Material genético

3.3.1 Parentales

Las líneas usadas como padres fueron seleccionadas de estudios previos realizados en suelos de la altillanura en condiciones de altos niveles de aluminio y bajo P. Pertenecen al programa de mejoramiento de maíz, del CIMMYT. Además de presentar diferentes respuesta en el uso y toma de P, presentan otras características como son la tolerancia a enfermedades e insectos plagas de importancia económica. En el Cuadro 3.3, se muestran los pedigríes, familia que forman y su respuesta al uso y toma de P. Las líneas CLA301, CLA304 y CLA303, son susceptibles a bajos niveles de P, mientras las CLA308, CLA309 y CLA12 fueron tolerantes y eficientes en la toma y

uso de P. Con estas 6 líneas se formaron 3 cruzamientos dirigidos o familias en donde en cada familia estaría conformada por el cruzamiento de una línea susceptible y una línea tolerante.

Cuadro 3.3 Líneas susceptibles y tolerantes a bajo P, seleccionas e incluidas en el diseño dialélico

Entry	Familia	Pedigree	CLA	Respuesta a bajo P
1	1	Gordita Am-S4,5(Mez)-S1-S2B-S3B-S4B-9-B-B-B	CLA301	Susceptible
2	1	Pob Tol a Insect-S1-25-1-3-B-B-B	CLA312	Tolerante
3	2	(CLA27xCML357)HC10-3-3-3-1-B-B-B	CLA304	Susceptible
4	2	Pob Tol a Insect-S1-25-1-2-B-B-B	CLA308	Tolerante
5	3	Pob Phaeosp01-S1-23-2-1-B-B-B	CLA303	Susceptible
6	3	(CLA27xCML357)HC12-1-1-1-4-B-B-B	CLA309	Tolerante

En el Cuadro 3.4, se muestra la caracterización agronómica de las líneas parentales, evaluadas en suelos con diferentes niveles de P y en la localidad de Palmira, en donde no se tiene estrés de Al y P. En general en Palmira, el comportamiento de las líneas tolerantes y susceptibles presentaron los siguientes promedios: rindieron 2.886 t ha⁻¹ con un porte de planta y de mazorca de 178 y 92 cm, respectivamente, mostraron una prolificidad por encima de 1 y aspecto de planta y de mazorca de 2.4 y 1.7 (En escala de 1 a 5), respectivamente. En el ambiente de bajo P y 55% de saturación de Al, el rendimiento medio de las líneas fue 0.932 t*ha⁻¹ con una disminución del porte de planta y de mazorca a 110 y 46 cm respectivamente. El aspecto de la planta y de la mazorca se ve ligeramente afectado por los bajos niveles de P. En condiciones de Palmira, las líneas que componen cada cruzamiento mostraron ser estadísticamente similares, mientras en condiciones de estrés son estadísticamente diferentes.

CLA301 Gordita Am-S4,5(Mez)-S1-S2B-S3B-S4B-9-B-B-B

Línea S5 con endospermo de color amarillo, desarrollada por el programa de mejoramiento de maíz del CIMMYT, Colombia. Tolerante a suelo ácido y susceptible a bajos niveles de P. Se obtuvo por el método de pedigree. En condiciones de no s estrés produce 2.83 t ha⁻¹, 0.190 t ha⁻¹ en 4 ppm de P y 1.54 t ha⁻¹, en 15 ppm de P. El contenido de P total en bajo P es de 1.3% y en alto P es de 2.8%.

CLA312 Pob Tol a Insect-S1-25-1-3-B-B-B

Línea S4, con endospermo de color amarillo. Desarrollada por el programa de mejoramiento de maíz del CIMMYT, Colombia. Tolerante a suelo ácido, eficiente en la toma y uso de bajos niveles de P. Se obtuvo por el método de pedigree, a partir de una población tolerantes a insectos (Spodoptera). En condiciones de no estrés produce 3.627 t ha⁻¹, 1.630 t ha⁻¹ en 4 ppm de P y 2.75 t ha⁻¹, en 15 ppm de P. El contenido de P total en bajo P es de 3.0% y en alto P es de 2.5%.

CLA303 Pob Phaeosp01-S1-23-2-1-B-B-B

Línea S4, con endospermo de color amarillo. Desarrollada por el programa de mejoramiento de maíz del CIMMYT, Colombia. Tolerante a suelo ácido, no eficiente en la toma y uso de bajos niveles de P. Se obtuvo por el método de pedigree, a partir de una población tolerante a Phaeosphaeria. En condiciones de no estrés produce 2.319 t ha⁻¹, 0.263 t ha⁻¹ en 4 ppm de P y 0.935 t ha⁻¹, en 15 ppm de P. El contenido de P total en bajo P es de 1.5% y en alto P es de 2.1%.

CLA309 (CLA27xCML357)HC12-1-1-1-4-B-B-B

Línea S4, con endospermo de color amarillo. Desarrollada por el programa de mejoramiento de maíz del CIMMYT, Colombia. Tolerante a suelo ácido, eficiente en la toma y uso de bajos niveles de P. Se obtuvo por el método de reciclaje de líneas a partir de un cruzamiento de una línea precoz con una tardía. En condiciones de no estrés produce 2.794 t ha⁻¹, 1.619 t ha⁻¹ en 4 ppm de P y 03.025 t ha⁻¹, en 15 ppm de P. El contenido de P total en bajo P es de 2.0% y en alto P es de 2.6%.

CLA304 (CLA27xCML357)HC10-3-3-3-1-B-B-B

Línea S4, con endospermo de color amarillo. Desarrollada por el programa de mejoramiento de maíz del CIMMYT, Colombia. Tolerante a suelo ácido, no eficiente en la toma y uso de bajos niveles de P. Se obtuvo por el método de reciclaje de líneas a partir de un cruzamiento de una línea precoz con una tardía. En condiciones de no estrés produce 3.189 t ha⁻¹, 0.392 t ha⁻¹ en 4 ppm de P y 0.960 t ha⁻¹, en 15 ppm de P. El contenido de P total en bajo P es de 1.5% y en alto P es de 3.2%.

CLA308 Pob Tol a Insect-S1-25-1-2-B-B-B

Línea S4, con endospermo de color amarillo. Desarrollada por el programa de mejoramiento de maíz del CIMMYT, Colombia. Tolerante a suelo ácido, eficiente en la toma y uso de bajos niveles de P. Se obtuvo por el método de pedigree a partir de una población tolerante a Insectos (Spodoptera). En condiciones de no estrés produce 2.557 t ha⁻¹, 1.495 t ha⁻¹ en 4 ppm de P y 2.335 t ha⁻¹, en 15 ppm de P. El contenido de P total en bajo P es de 3.0% y en alto P es de 3.7%.

3.3.2 Cruzamientos y obtención de las generaciones

El aumento de las líneas parentales fue realizado en los lotes experimentales del CIMMYT, en CIAT, Cali, durante el semestre B, del 2004. Para el aumento se sembraron parcelas de 5 surcos de 5 metros. Las plantas fuera de tipo se eliminaron antes de la fecha de floración. Las

polinizaciones se hicieron de manera controlada y a través de autofecundaciones de plantas individuales. Las mazorcas polinizadas se cosecharon a los 120 días después de la siembra con una humedad aproximada al 15%. Una vez cosechada cada una de las parcelas se eliminaron las mazorcas atípicas y las que presentaron pudrición. Las mazorcas seleccionadas se desgranaron en un compuesto balanceado.

Cuadro 3.4 Caracteres agronómicos de seis líneas susceptibles y tolerantes a bajo P, evaluados a través de tres ambientes con suelo ácido y normal.

Ent	Pedigree	CLA	Rend	Prot	Fem	Alp	Almz	Asp	Asm	AF	MS	P
			t/ha	Prop	days	cm	cm	1-5	1-5	cm ²	rF	%
Bajo P, Puerto Lopez (55% Al, 4 ppm P)												
1	Gondita Am-S4_5(Mez)-S1-S2B-S3B-S4B-9-B	CLA301	0.190	0.5	70	87	46	3.6	3.9	3336	16.2	1.3
2	Pob Phaeosp01-S1-Z3-2-1-B	CLA303	0.263	0.3	66	106	35	3.3	3.2	4249	11.3	1.5
3	(CLA27xCM1357)HC10-3-3-3-1-B	CLA304	0.392	0.4	70	96	34	2.9	3.0	2153	8.1	1.5
4	Pob Tola InsectS1-25-1-2-B	CLA308	1.495	0.7	63	100	41	2.4	2.1	2931	10.1	3.0
5	(CLA27xCM1357)HC12-1-1-1-4-B	CLA309	1.619	0.6	63	127	60	2.2	1.9	2885	15.5	2.0
6	Pob Tola InsectS1-25-1-3-B	CLA312	1.630	0.8	66	140	61	2.4	1.4	3855	18.0	3.0
Media			0.532	0.6	66	110	46	2.8	2.6	3295	13.2	2.0
Alto P, Puerto Lopez (55% Al, 15 ppm P)												
1	Gondita Am-S4_5(Mez)-S1-S2B-S3B-S4B-9-B	CLA301	1.540	0.9	68	119	65	3.6	2.6	3581	12.4	2.8
2	Pob Phaeosp01-S1-Z3-2-1-B	CLA303	0.935	0.7	64	152	55	2.3	3.6	4761	19.5	2.1
3	(CLA27xCM1357)HC10-3-3-3-1-B	CLA304	0.960	0.8	57	132	49	3.2	3.3	2484	11.8	3.2
4	Pob Tola InsectS1-25-1-2-B	CLA308	2.335	0.9	61	132	63	2.7	2.7	4374	16.4	3.7
5	(CLA27xCM1357)HC12-1-1-1-4-B	CLA309	3.025	0.9	58	144	60	2.2	1.7	3886	18.6	2.6
6	Pob Tola InsectS1-25-1-3-B	CLA312	2.750	0.9	62	147	74	2.4	3.1	3733	15.1	2.5
Media			1.924	0.8	62	136	61	2.7	2.8	3803	15.6	2.8
Palmdra, (70% Al, 80 ppm P)												
1	Gondita Am-S4_5(Mez)-S1-S2B-S3B-S4B-9-B	CLA301	2.832	1.1	67	168	90	2.6	1.4			
2	Pob Phaeosp01-S1-Z3-2-1-B-B-B	CLA303	2.319	1.1	65	160	103	3.3	2.1			
3	(CLA27xCM1357)HC10-3-3-3-1-B-B-B	CLA304	3.189	1.0	62	174	88	2.5	1.5			
4	Pob Tola InsectS1-25-1-2-B-B-B	CLA308	2.557	1.3	66	195	99	2.1	1.7			
5	(CLA27xCM1357)HC12-1-1-1-4-B-B-B	CLA309	2.794	1.0	69	173	80	1.8	2.0			
6	Pob Tola InsectS1-25-1-3-B-B-B	CLA312	3.627	1.3	66	180	91	2.3	1.6			
Media			2.816	1.1	66	176	92	2.4	1.7			

Con las líneas seleccionadas se plantearon 3 cruzamientos dirigidos teniendo en cuenta su rendimiento y contenido de P en condiciones de no estrés y en condiciones de estrés de aluminio y P. Los rendimientos en ambientes sin estrés de P para el par de líneas que conforman la familia o cruzamiento fueron estadísticamente similares, pero en condiciones de bajo P fueron contratantes tanto para el rendimiento de grano perse como para la cantidad de P total medico en la hoja de la mazorca.

Los cruzamientos planteados fueron:

1. CLA301 x CLA312
2. CLA303 x CLA309
3. CLA304 x CLA308

En el Primer semestre del 2004, se sembraron las líneas parentales de acuerdo al cruzamiento programado en forma pareada. De cada una de las líneas se sembraron 5 surcos de 5 metros. Los cruzamientos F1 se realizaron con polinizaciones controladas y se hicieron los cruzamientos directos y recíprocos. Antes de la floración se eliminaron todas las plantas atípicas dentro de cada una de las líneas. Una vez realizada la cosecha de los cruzamientos F1, se desgranaron en una mezcla balanceada. Simultáneamente a la generación de los cruzamientos se aumentaron las líneas parentales. Para el aumento se sembraron parcelas de 5 surcos de 5 metros. Las plantas fuera de tipo se eliminaron antes de la fecha de floración. Las polinizaciones se hicieron de manera controlada y a través de autofecundaciones de plantas individuales. Las mazorcas polinizadas se cosecharon a los 120 días después de la siembra con una humedad aproximada al 15%. Una vez cosechada cada una de las parcelas se eliminaron las mazorcas atípicas y las que presentaron pudrición. Las mazorcas seleccionadas se desgranaron en un compuesto balanceado.

El segundo semestre del 2004, se sembraron las tres F1 y las 6 líneas parentales, para hacer las generaciones F1, F2, retrocruzamiento contra el padre uno (RC1), padre dos (RC2) y el respectivo aumento de las líneas parentales

Los cruzamientos F1 y el aumento de los parentales se hicieron de la forma descrita anteriormente para los semestres anteriores. Para la formación de las generaciones se sembraron los parentales que darían origen a cada una de las generaciones de forma pareada y de cada uno de ellos se sembró 5 surcos. Para el caso de la generación F2, se sembró cada una de las 3 F1 en parcelas de 5 surcos de 5 metros y se hicieron autofecundaciones, de las mazorcas cosechadas se hizo una mezcla balanceada. Para la generación de los 6 retrocruzamientos se sembraron parcelas de 5 metros y se llevo polen de las líneas a su respectiva F1 y en las líneas se hicieron autofecundaciones. La cosecha de las F1 polinizadas dio origen las diferentes retrocruzamientos. Estos se cosecharon en una mezcla balanceada. Las líneas que sirvieron de parentales en los retrocruzamientos fueron cosechados en mezclas balanceadas y se tomo como un aumento de cada uno de los progenitores.

3.4 Manejo agronómico

Una vez, encalado el lote, se hizo una preparación convencional, con un pase de cincel vertical se hicieron los surcos espaciados a 80 cm. La siembra se hizo manual, colocando la semilla a una profundidad de 5 cm de profundidad en la parte superior del surco.

La fertilización con Nitrógeno (N) se hizo mediante la aplicación de Urea y se colocaron 300 Kg ha⁻¹. El Potasio (K), fue puesto en forma de cloruro de potasio (KCl) y se adicionaron 208 y 241

Kg ha⁻¹ para Mengua y el Tomate, respectivamente. El Zinc (Z), fue puesto en forma de Sulfato de Zn (SO₄Zn) y se adicionaron 67 y 68 Kg ha⁻¹ para Menegua y el Tomate respectivamente. La fertilización con cal dolomita fue realizada entre 1 y 2 meses antes de la siembra y la forma de aplicación del fertilizante se hizo de acuerdo al plan de fertilización parra todos los ensayos conducidos por el CIMMYT, en la altillanura y consistió en la adición total del SFT, el 50% de KCl, una tercera parte de la Urea y todo el Sulfato de Zn durante la siembra. A los 35 días después de la siembra se le hizo la segunda aplicación en donde se coloco lo restante de la urea y el 50% del KCl. La primera aplicación del fertilizante fue realizada de forma mecánica, mientras que la segunda aplicación fue colocada de forma manual y aplicada el fertilizante en banda y tapado para disminuir las perdidas por evaporación y lixiviación.

Para el control de malezas de los ensayos se hizo una aplicación de Atrazina y Dual en preemergencia, en dosis de 1.5 kg/ha y 1.5 l/ha, respectivamente. Una vez emergido el cultivo el control se hizo de manera manual y se realizaron dos limpiezas durante el desarrollo del cultivo. En el control de los insectos de utilizó Clorpirifos al momento de la siembra y 4 aplicaciones posteriores a la emergencia hasta la floración.

Cuadro 3.5. Número de plantas evaluadas en el análisis de medias generacionales de tres cruzamientos.

Generación	No plantas/rep	Total plts/evaluadas
Padre1	20	60
Padre2	20	60
F1	20	60
F2	60	180
RC1	60	180
RC2	60	180

3.5 Caracteres evaluados

3.5.1 Fisiológicos

3.5.1.1 Conductividad eléctrica

Fue tomada en las horas de la mañana, cuando cada una de las plantas de las diferentes generaciones alcanzó el 50% de la floración masculina. Se uso un capacitómetro BK Precision 810C, siguiendo la metodología propuesta por Van Beem et al. 1998, la cual consiste en el uso del capacitómetro y sus dos electrodos. El electrodo positivo va conectado mediante un gancho a una varilla de cobre de 55 cm, de los cuales 15 cm son introducidos en el suelo. El electrodo

negativo va conectado con otro gancho al tallo de la planta (se le debe quitar la lígula), a una altura de 10 cm del suelo. El medidor se calibra en la escala de 20 nF en donde se ajusta a cero, mientras las lecturas son realizadas en la escala de 200 nF. Una vez conectados el electrodo en el tallo de la planta se debe esperar entre cinco y diez segundos para que el capacitómetro se estabilice y así poder tomar una lectura correcta. El suelo debe estar en capacidad de campo o tener buena humedad para que el flujo de corriente no sea interrumpido y la lectura sea lo más precisa (Figura 3.1).



Figura 3.1 Capacitómetro BK PRECISION 810C y forma de uso en maíz

3.5.1.2 El área foliar

Se tomo según lo propuso Fakorede, et al. 1976. Es un método no destructivo que se realizó durante la época de la floración masculina y se tomó sobre la hoja de la mazorca, en donde se midió la longitud y ancho máximo y se ajustó por el número de hojas, por un factor de ajuste de área de la hoja de 0.75 y una constante que corresponde al coeficiente de regresión entre el área total de la planta y el área de la hoja de la mazorca, (Figura 3.2). El área foliar de la planta estuvo dada por la ecuación:

$$AF = 9.39 \times 0.75 \times L_{MAX} \times A_{MAX}$$

Donde:

AF = área foliar,

0.75 = factor de ajuste para el área de la hoja de la mazorca,

9.39 = coeficiente de regresión entre área total y área de la hoja de la mazorca,

L_{MAX} y A_{MAX} = longitud y ancho máximo de la hoja de la mazorca.



Figura 3.2 Estimación del área foliar en maíz

3.5.1.3 Contenido de P total.

La cuantificación de este parámetro se realizó a los 65 días después de la siembra cuando las plantas estaban en floración masculina. Se tomó la hoja de la mazorca de 3 plantas por cada una de las generaciones que componen la familia. Las hojas fueron lavadas con agua destilada por dos ocasiones, secada en un horno a una temperatura de 70 °C durante 72 horas, posteriormente se molió y envió al laboratorio para estimar el porcentaje de fósforo total, (Salinas y García, 1985).

3.5.1.4 Contenido de clorofila.

Esta variable fue medida mediante un clorofilometro marca SPAD Minolta (Figura 3.3), al momento de la floración masculina. Su medición se hizo sobre la hoja de la mazorca de 3 plantas por cada una de las generaciones de la familia.



Figura 3.3 Clorofilometro SPAD Minolta y su uso

3.5.2 Variables agronómicas, rendimiento y sus componentes

Las variables agronómicas fueron evaluadas entre los 90 y 120 días después de la siembra. Las variables relacionadas con el rendimiento se tomaron al momento de la cosecha.

3.5.2.1 Rendimiento de grano seco ($t \cdot \text{año}^{-1}$)

Se tomo al momento de la cosecha para lo cual se tomo el peso de cada una de las mazorcas por planta. Para el estudio de medias generacionales se usaron los pesos de plantas individuales en kg. En el rendimiento total de la parcela se tomo el peso de todas las mazorcas y se extrapolo a $t \cdot \text{año}^{-1}$, usando la siguiente fórmula:

$$(t / ha) = \frac{10Pc * Id}{Area} * \frac{(100 - Hum)}{85},$$

Donde:

t/ha = peso de grano seco al 15 % de Humedad en t/ha

Pc = peso de grano por parcela en Kg.

Id = índice de desgrane por parcela

Hum = porcentaje de humedad en campo

Área = referida a la parcela cosechada.

Floración femenina (días): se tomó como el número de días transcurridos desde el momento de la siembra hasta la aparición del 50% de plantas con estigmas que conforman la parcela o unidad experimental.

Floración masculina (días): se tomó como el número de días transcurridos desde el momento de la siembra hasta que el 50% de las plantas espigadas empieza la emisión del polen.

Humedad del grano (%): se tomó al momento de la cosecha mediante un determinador de humedad a una muestra representativa de todas las mazorcas de la parcela.

ASI (días): Se tomó como la diferencia entre los días a floración masculina y femenina.

3.5.2.2 Características relacionadas con el crecimiento de la planta

Altura de la planta (cm): se tomó como la distancia desde la parte basal de la planta hasta el punto de inserción de la espiga. Para su evaluación se tomaron 10 plantas al azar de cada una de las parcelas o unidades experimentales.

Altura de la mazorca superior (cm): se tomó como la distancia de la parte basal de la planta hasta el punto de inserción de la mazorca superior. La evaluación se hizo sobre las 10 plantas en las cuales se tomó la altura de la planta.

Acame de tallo (%): se tomó en términos porcentuales el número de plantas con acame de tallo con respecto al número total de plantas de la parcela o unidad experimental. El acame de tallo ocurre cuando la planta se quiebra entre la parte basal y la mazorca superior.

Acame de raíz (%): se tomó en términos porcentuales el número de plantas con acame de raíz con respecto al número total de plantas de la parcela o unidad experimental. El acame de raíz ocurre cuando la planta muestra una inclinación con respecto al suelo inferior a 30 grados

3.5.2.3 Características relacionadas con el aspecto de la planta y la mazorca

Aspecto de la planta (escala: 1-5): se tomó como el conjunto de caracteres asociados a la planta como son altura de planta y de mazorcas homogéneas, buen llenado de la mazorca, que no presente ninguna o muy poca enfermedad foliar, buena cobertura, entre otras. Su evaluación se hizo a los 90 días después de la siembra. Se calificó en escala de 1 a 5, en donde 1 corresponde a una familia con buen aspecto y buen potencial de rendimiento y 5 fue una familia que no deseable y mostró bajo potencial de rendimiento.

Aspecto de la mazorca (escala: 1-5): Se tomó como el conjuntote caracteres relacionados con el aspecto y la sanidad de la mazorca, entre ellos el número de mazorcas sanas, forma y llenado de la mazorca, homogeneidad en las hileras de granos, número de hileras por mazorca, sanidad del grano, entre otras. La evaluación de este carácter se tomó al momento de la cosecha y se hizo la calificación sobre el total de las mazorcas cosechadas de la parcela o unidad experimental.

Cobertura de la mazorca (%): se tomó en porcentaje, el número de mazorcas con punta descubierta sobre el total de plantas de la parcela o unidad experimental. La evaluación se hizo a partir de los 90 días.

Pudrición de la mazorca (%): se tomó el número de mazorcas con algún grado de pudrición sobre el total de las mazorcas de la familia en términos de porcentaje. La evaluación se hizo al momento de la cosecha.

Textura del grano (escala: 1-5): se tomó la dureza del grano como la moda de la totalidad de las mazorcas, donde 1 corresponde a un grano cristalino y 5 a un grano dentado. La evaluación se hizo al momento de la cosecha.

3.5.2.4 Características relacionadas con la sanidad de planta y mazorca

Enfermedades (escala: 1-5): se evaluó la incidencia y la severidad de las enfermedades prevalentes en la región 90 días después de la siembra. La infección por enfermedades foliares y de la mazorca se registró según una escala de 1 a 5, donde 1 indica la ausencia de la enfermedad y 5, una infección muy severa. Se registró la calificación en números enteros o con una media unidad.

3.6 Diseño experimental

Las seis generaciones de cada uno de los cruzamientos fueron colocados en un diseño de bloques completos al azar, con tres repeticiones. Los tres cruzamientos fueron arreglados en campo en un diseño de parcelas divididas, en donde la parcela principal fue cada uno de los cruzamientos y las subparcelas fueron las 6 generaciones que componen el cruzamiento. La parcela útil de las generaciones no segregantes fue de 2 surcos de 5 metros, 0.80 metros entre surcos y 5 plantas por metro lineal. En las poblaciones segregantes la parcela útil fue de 4 surcos de 5 metros, 0.80 metros entre surcos y 5 plantas por metro. En las parcelas segregantes en todos los casos se sembró mayor cantidad de plantas con el objeto de hacer una buena evaluación de la variabilidad presente dentro de ellas. El número de plantas evaluadas dentro de cada generación se muestra en el Cuadro 3.5.

3.7 Análisis estadístico

3.7.1 Análisis de varianza

Se realizó un análisis de varianza de acuerdo al modelo del diseño de parcelas divididas.

El modelo matemático utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + r_j + f_i + \varepsilon_{ij} + g_{k(i)} + e_{ijk}$$

En donde:

- Y_{ij} = promedio del tratamiento o generación i en la repetición j
- μ = media general del experimento
- f_i = efecto del tratamiento o familia i ($i= 1,2,3$)
- r_j = efecto de la repetición j ($j = 1,2,3$)
- \square_{ij} = error experimental asociado a parcela i dentro de la repetición j .
- $g_{k(i)}$ = efecto de generación k dentro de la familia i .
- e_{ijk} = error a nivel de una parcela simple, (Pereira et al. 1989).

Este modelo difiere significativamente del modelo de parcelas divididas convencional, porque los cruzamientos no son los mismos dentro de la familia y por lo tanto la interacción de familia x generación no existe. Para efectos de este modelo se asumió que los errores \square_{ij} y e_{ijk} son independientes con una distribución normal, con una media cero y con varianzas σ_a^2 y σ_b^2 , respectivamente.

El análisis de varianza asociado al modelo matemático se muestra a en el Cuadro 3.6

Cuadro 3.6 Análisis de varianza para el modelo de parcelas divididas

Fuente de variacion	gl	Cuadrados medios	F
Repeticiones (r)	r-1 2	CMr	CMr/CMEa
Familias (f)	f-1 1	CMf	CMf/CMEa
Error (a)	(r-1)(f-1) 2	CMEa	
Generaciones (Familia)	(g-1)f 15	CMg(f)	CMg(f)/CMEb
Error (b)		CMEb	

3.7.2 Comparación de medias

En el análisis o comparación de medias, solo se usaron aquellas variables en las cuales el análisis de varianza mostró diferencias significativas entre generaciones. Para la comparación de medias se usó el estadístico de LSD, cuyo comparador se obtuvo mediante el uso de la siguiente fórmula:

$$LSD = t_{(\alpha,0.05)} \sqrt{\frac{2 * CMerror}{r}}$$

Donde:

- LSD = diferencia mínima significativa
- CMerror = cuadrado medio del error

$t_{(\alpha,0.05)}$ = valor de probabilidad de t, a un nivel de significancia del 5%
 r = número de repeticiones o numero de datos que dieron origen a la media.

3.8 Prueba de homogeneidad de varianzas

Se realizaron pruebas de homogeneidad de varianzas a través del test de Bartlett, para verificar la necesidad de usar la ponderación por el inverso de la varianza promedio, en la aplicación del modelo genético de medias generacionales

3.9 Modelo genético y estimación de los efectos genéticos

Las variables de respuesta a bajo P, que mostraron diferencias significativas entre parentales P1 y P2, con promedios contratantes, se sometieron a análisis de medias generacionales, utilizando la metodología propuesta por Mather y Jinks (1971), con el fin de estimar los efectos genéticos.

Inicialmente se planteó el modelo completo de Mather y Jinks (1971) para una media observada en la k-ésima generación, incluyendo todos los efectos que de acuerdo con la notación de Gamble (1962) es:

$$g_k = m + (\alpha_k)a + (\delta_k)d + (\alpha_k^2)aa + (\alpha_k\delta_k)ad + (\delta_k^2)dd$$

- g_k = media de la generación k
- m = media de los parentales homocigóticos
- $\alpha_k\delta_k$ = coeficientes determinados por el grado de parentesco de la k-ésima generación
- a = efectos genéticos aditivos
- d = efectos genéticos dominantes
- aa = efectos epistáticos de tipo aditivo x aditivo
- ad = efectos epistáticos de tipo aditivo x dominante
- dd = efectos epistáticos de tipo dominante x dominante

Considerando dos progenitores P_1 y P_2 cuyos genotipos serán AABB y aabb, respectivamente y las generaciones derivadas de ellos (F_1 , F_2 , RC_1 y RC_2), se pueden expresar las medias, excluyendo los errores experimentales por medio de los siguientes componentes genéticos:

3.9.1 Padres P_1 y P_2

Asumiendo que el P_1 es el que acumula mayor cantidad de genes favorables y por lo tanto P_2 es que padre que acumula la menor cantidad de alelos favorables, entonces el valor esperado será;

$$P_1 = m + a_A + a_B + a_A a_B$$

$$P_2 = m - a_A - a_B + a_A a_B$$

Para n locus, será:

$$P_1 = m + a + aa$$

$$P_2 = m - a + aa$$

En donde:

m : parámetro que expresa la media de los homocigotos que se concentran entre los varios genotipos de una población

a_A : valor genotípico de AA

a_B : valor genotípico de BB

$a_A a_B$: efecto resultante de la interacción génica Inter-alelica

$$a = a_A a_B = \sum a_j \text{ (para n locus)}$$

$$aa = a_A a_B = \sum a_i a_j \text{ (para n locus)}$$

3.9.2 Generación F₁

Una generación F₁, obtenida de cruzamientos entre progenitores homocigotos y contrastantes, representa el heterocigoto y por tanto su media genotípica esperada estará dada por:

$$F_1 = m + d_A + d_B + d_A d_B$$

$$F_1 = m + d + dd$$

En donde:

d_A : valor genotípico del genotipo Aa

d_B : valor genotípico del genotipo Bb

$d_A d_B$: efecto resultante de la acción génica inter-alelica,

$$d = d_A d_B = \sum d_i \text{ (para n locus)}$$

$$dd = d_A d_B = \sum d_i d_j \text{ (para n locus)}$$

$$Y = \begin{pmatrix} P_1 \\ P_2 \\ F_1 \\ F_2 \\ RC_1 \\ RC_2 \end{pmatrix}, X = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & -1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0.5 & 0 & 0 & 0 & 0.25 \\ 1 & 0.5 & 0.5 & 0.25 & 0.25 & 0.25 \\ 1 & -0.5 & 0.5 & 0.25 & -0.25 & 0.25 \end{pmatrix}, \beta = \begin{pmatrix} m \\ a \\ d \\ aa \\ ad \\ dd \end{pmatrix}, \varepsilon = \begin{pmatrix} e_1 \\ e_2 \\ e_3 \\ e_4 \\ e_5 \\ e_6 \end{pmatrix}$$

N: matriz diagonal con el número de individuos o parcelas analizadas en cada generación

S: matriz diagonal con la varianza de la muestra evaluada en cada generación.

Y: vector de medias de generaciones

X: matriz de coeficientes, de acuerdo a los componentes genéticos que expresa cada media de la generación, considerada en el análisis

β : vector de efectos génicos

ε : vector de errores asociados a las medias.

(Rowe, K. E y W. L. Alexander, 1980)

Los valores de la matriz diagonal resultante de NS, corresponden al inverso de las varianzas promedias (σ^2/n) de cada generación.

Los análisis fueron realizados con el paquete estadístico SAS 9.1, para lo cual se hizo un programa de regresión múltiple (Ceballos 2003). En la programación de la rutina de SAS, se tuvo en cuenta para cada variable los promedios de las generaciones, el peso de ponderación (inverso de la varianza de medias) y la matriz de los parámetros o coeficiente de efectos genéticos, la cual se observa en el Cuadro 3.7.

El programa desarrollado en SAS se hizo para correr todos los modelos comprendidos entre el modelo que involucra un solo parámetro (modelo aditivo) hasta el modelo con 6 parámetros (con efectos epistáticos). El modelo de mejor ajuste se escogió mediante el uso de coeficiente de determinación (R^2) y la prueba de Falta de Ajuste (Test de F) (Ceballos, 2003).

La fórmula utilizada para la prueba de falta de ajuste (Test de F), fue la siguiente:

$$F_c = \frac{\frac{(SC_{MG} - SC_{MR})}{Gl_{Dif}}}{\frac{SCR_{MG}}{Gl_{RMG}}}$$

Donde:

SC_{MG}=suma de cuadrados del modelo general,

SC_{MR}=suma de cuadrados del modelo reducido,

SCR_{MG}=suma de cuadrados residual del modelo general

Gl_{Dif}=diferencia entre los grados de libertad de la suma de cuadrados del modelo general y reducido

Gl_{RMG}=grados de libertad del residuo del modelo general

Cuadro 3.7 Matriz de coeficientes de los parámetros genéticos utilizados en el estudio de medias generacionales.

Generacion	Coeficientes					
	m	[a]	[d]	[aa]	[ad]	[dd]
P ₁	1	1	0	1	0	0
P ₂	1	-1	0	1	0	0
F ₁	1	0	1	0	0	1
F ₂	1	0	0.5	0	0	0.25
RC ₁	1	0.5	0.5	0.25	0.25	0.25
RC ₂	1	-0.5	0.5	0.25	-0.25	0.25

[m]= media de los padres.; [a]= efectos genéticos aditivos; [d]= efectos genéticos dominantes; [aa]= efectos genéticos epistáticos aditivo x aditivo; [ad]= efectos genéticos epistáticos aditivo x dominante; [dd]= efectos genéticos epistáticos aditivo por dominante.

Con la solución al sistema de ecuaciones por el método de los mínimos cuadrados, se pueden obtener las siguientes estimaciones de los parámetros a partir de las medias de las generaciones bajo estudio:

$$\bar{m} = \frac{1}{2}\bar{P}_1 + \frac{1}{2}\bar{P}_2 + 4\bar{F}_2 - 2\bar{RC}_1 - 2\bar{RC}_2$$

$$\bar{a} = \frac{1}{2}\bar{P}_1 - \frac{1}{2}\bar{P}_2$$

$$\hat{d} = -\frac{3}{2}\bar{P}_1 - \frac{3}{2}\bar{P}_2 - \bar{F}_1 + 8\bar{F}_2 + 6\overline{RC}_1 + 6\overline{RC}_2$$

$$aa = -4\bar{F}_2 + 2\overline{RC}_1 + 2\overline{RC}_2$$

$$a\hat{d} = -\bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\overline{RC}_1 - 2\overline{RC}_2$$

$$\hat{d}\hat{d} = \bar{P}_1 + \bar{P}_2 - 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 + 4\overline{RC}_1 - 4\overline{RC}_2$$

Estas ecuaciones permiten estimar las magnitudes de los diferentes efectos genéticos involucrados en la expresión del carácter bajo estudio.

Las pruebas de hipótesis nula y significancias estadísticas para cada uno de los parámetros fueron hechas por una prueba de t dado por la siguiente formula;

La hipótesis nula es:

$$H_o = \beta_i = 0$$

$$t = \frac{\hat{\beta}_i - \beta_i}{\sqrt{\hat{V}(\hat{\beta}_i)}}, \text{ si } H_o: \beta_i = 0, \text{ entonces } t = \frac{\hat{\beta}_i}{\sqrt{\hat{V}(\hat{\beta}_i)}}$$

Las varianzas para cada uno de los parámetros se obtuvieron aplicando las propiedades de la varianza en cada una de las expresiones que se uso para estimar los parámetros del modelo, asumiendo que cada una de las medias de las generaciones son independientes. Los estimados de varianza se obtuvieron usando las siguientes ecuaciones:

$$\hat{V}_m = \frac{1}{4}\hat{V}_{\bar{P}_1} + \frac{1}{4}\hat{V}_{\bar{P}_2} + 16\hat{V}_{\bar{F}_2} + 4\hat{V}_{\overline{RC}_1} + 4\hat{V}_{\overline{RC}_2}$$

$$\hat{V}_d = \frac{1}{4}\hat{V}_{\bar{P}_1} + \frac{1}{4}\hat{V}_{\bar{P}_2}$$

$$\hat{V}_{\hat{d}} = \frac{9}{4}\hat{V}_{\bar{P}_1} + \frac{9}{4}\hat{V}_{\bar{P}_2} + \hat{V}_{\bar{F}_1} + 64\hat{V}_{\bar{F}_2} + 36\hat{V}_{\overline{RC}_1} + 36\hat{V}_{\overline{RC}_2}$$

$$\hat{V}_{aa} = 16\hat{V}_{\bar{F}_2} + 4\hat{V}_{\overline{RC}_1} + 4\hat{V}_{\overline{RC}_2}$$

$$\hat{V}_{a\hat{d}} = \hat{V}_{\bar{P}_1} + \hat{V}_{\bar{P}_2} + 4\hat{V}_{\overline{RC}_1} + 4\hat{V}_{\overline{RC}_2}$$

$$\hat{V}_{dd} = \hat{V}_{\bar{P}_1} + \hat{V}_{\bar{P}_2} + 4\hat{V}_{\bar{F}_1} + 16\hat{V}_{\bar{F}_2} + 16\hat{V}_{\bar{RC}_1} + 16\hat{V}_{\bar{RC}_2}$$

3.10 Parámetros genéticos de los caracteres estudiados

Este proceso se realizó a través del Método de Medias/Varianzas Generacionales, propuesto por Mather y Jinks (1971) de la siguiente forma:

Varianza fenotípica en F_2	$\sigma_{F_2}^2 = \sigma^2$
Varianza ambiental o error en F_2	$\sigma_{e_{F_2}}^2 = \frac{1}{4}(\sigma_{P_1}^2 + \sigma_{P_2}^2 + 2\sigma_{F_1}^2)$
Varianza genotípica en la F_2	$\sigma_{G_{F_2}}^2 = \sigma_{F_2}^2 - \sigma_{e_{F_2}}^2$
Varianza aditiva en la F_2	$\sigma_{a_{F_2}}^2 = \frac{1}{2}a^2 = 2\sigma_{F_2}^2 - (\sigma_{RC_1}^2 + \sigma_{RC_2}^2)$
Varianza de dominancia en la F_2	$\sigma_{d_{F_2}}^2 = \frac{1}{4}d^2 = \sigma_{G_{F_2}}^2 - \sigma_{a_{F_2}}^2$
Heredabilidad en sentido amplio	$h_a^2 = \left(\frac{\sigma_{G_{F_2}}^2}{\sigma_{F_2}^2}\right) * 100$
Heredabilidad en sentido estricto	$h_e^2 = \left(\frac{\sigma_{a_{F_2}}^2}{\sigma_{F_2}^2}\right) * 100$
Grado medio de dominancia (Var)	$k = \frac{d}{a} = \sqrt{\frac{d^2}{a^2}} = \sqrt{\frac{2\sigma_d^2}{\sigma_a^2}}$
Grado medio de dominancia (medias)	$k_m = \frac{2F_1 - (\bar{P}_1 + \bar{P}_2)}{\bar{P}_1 + \bar{P}_2}$
Número de genes	$\eta = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2(1 + 0.5k^2)}{8\sigma_g^2}$

(Cruz, 2001).

4. Resultados y discusión

4.1 Análisis de varianza por localidad

4.1.1 Ambiente de bajo P

En el Cuadro 3.8, se muestran los cuadrados medios para peso de grano por planta (gr), contenido de clorofila (Spad), Conductividad eléctrica (nF) y contenido de P total (%), evaluado en condiciones de bajo P en la localidad de Puerto López, Finca Menegua (MNBP). Los análisis se hicieron con base en plantas individuales.

4.1.1.1 Peso de grano planta (eficiencia en la toma de P)

Mostró un coeficiente de variación (CV) de 25.64%, el cual es relativamente alto y puede ser explicado porque se tiene unas condiciones de estrés muy fuerte tanto de aluminio (Al) como de fósforo (P). El coeficiente de determinación es de 75%, lo que sugiere que el modelo está recogiendo un alto porcentaje de la variación observada en campo.

No se encontraron diferencias estadísticas significativas entre las repeticiones. Se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas entre las familias, lo cual indica la presencia de variabilidad genética a nivel de cada una de las tres familias en la expresión del carácter bajo evaluación. La fuente de variación de generaciones dentro de familias mostró diferencias altamente significativas, lo cual sugiere que dentro de cada una de las familias hay evidencia de variabilidad para la respuesta a la expresión del carácter. Se encontraron diferencias altamente significativas entre las generaciones que compone cada familia en las tres familias analizadas, lo cual indica la presencia de diferencias genéticas en cada una de las generaciones de la familia.

4.1.1.2 Contenido de P total (%)

Mostró un coeficiente de variación de 8.13% y un coeficiente de determinación del 81%, lo cual indica un buen control del error experimental y que el modelo matemático usado recoge un gran porcentaje de la variación observada en campo. No se detectaron diferencias significativas entre repeticiones y entre familias. Las generaciones dentro de cada familia mostraron diferencias estadísticas altamente significativas al igual que se detectaron diferencias altamente significativas a nivel de cada familia, lo cual indica la presencia de diferencias genéticas entre y dentro las generaciones y de las familias.

4.1.1.3 Contenido de clorofila

Mostró un coeficiente de variación de 9.48 (%) y un coeficiente de determinación del 64%, lo cual indica que se hizo un buen control del error experimental, pero el modelo matemático usado no explica completamente la variabilidad observada en campo. No se encontraron diferencias significativas entre las repeticiones y fueron altamente significativas ($P < 1\%$) entre las familias y generaciones dentro de familias. Cada una de las tres familias evaluadas mostró diferencias estadísticas altamente significativas entre las generaciones que las componen. Estos resultados sugieren la presencia de variabilidad genéticas entre y dentro de las familias y generaciones evaluadas.

4.1.1.4 Conductividad eléctrica (nF)

Mostró un coeficiente de variación de 27.24%, y un coeficiente de determinación del 45%, lo cual sugiere que los componentes incluidos en el modelo de la conductividad no son suficientes para explicar la variabilidad expresada. No se detectaron diferencias estadísticas significativas entre repeticiones y familias. Las generaciones dentro de familias mostraron diferencias estadísticas altamente significativas, lo cual manifiesta la variabilidad genética entre las generaciones de cada una de las familias.

4.1.1.5 Área foliar (cm²)

Mostró un coeficiente de variación del 14% y un coeficiente de determinación del 100%, lo cual indica que se hizo un buen control del error experimental y las fuentes de variación incluidas en el modelo matemático explican completamente la variación observada en campo. No se detectaron diferencias significativas entre las repeticiones y si altamente significativas entre las familias, lo que sugiere las diferencias entre cada una de las familias evaluadas. Las diferencias para generaciones dentro de familia fueron altamente significativas, lo cual indica la presencia de diferencias entre las generaciones que conforman cada una de las familias.

4.1.2 Ambiente de alto P (respuesta a P)

En el Cuadro 3.9, se muestran los cuadrados medios para peso de grano por planta (gr), contenido de clorofila (Spad), Conductividad eléctrica (nF) y contenido de P total (%), evaluado en condiciones de alto P en la localidad de Puerto López, Finca Menegua. Los análisis se hicieron con base en plantas individuales.

4.1.2.1 Peso de grano por planta

Mostró un coeficiente de variación de 24.40% y un coeficiente de determinación de 75%, el valor alto del CV, puede ser explicado debido a la evaluación de plantas individuales y el aluminio. El

coeficiente de determinación indica que un modelo lineal no es el adecuado para explicar la variabilidad observada en condiciones de alto P. No se detectaron diferencias estadísticas entre repeticiones. Entre las familias, generaciones dentro de familias y dentro de familias se detectaron diferencias estadísticas altamente significativas. Estos resultados indican la presencia de variabilidad genética para la respuesta a la aplicación de P, entre las familias y entre las generaciones dentro de cada una de las familias bajo evaluación.

4.1.2.2 Contenido de P total (%)

Mostró un coeficiente de variación de 8.20% y un coeficiente de determinación de 79%, lo cual indica que bajo alto P, se logra un mejor control del ambiente y hay un mejor ajuste del modelo matemático. No se detectaron diferencias estadísticas significativas entre repeticiones. Entre familias y generaciones dentro de familias, se detectaron diferencias altamente significativas. Estos resultados sugieren la presencia de variabilidad genética entre las familias y entre las generaciones dentro de cada una de las familias evaluadas. Las diferencias entre generaciones se encontraron en las tres familias bajo evaluación.

Cuadro 3.8 Análisis de varianza para Peso de grano por planta (gr), clorofila (Spad), conductividad eléctrica (nF), área foliar (cm²) y contenido de P total (%), evaluado en condiciones de bajo P en la Finca lagos e Menegua, 2005A. (Plantas individuales)

Fuentes de variación	gl	Peso grano planta (gr)	P total (%)	Clorofila (Spad)	Conductividad (nF)	Área foliar (cm ²)
Rep	2	1927.48 ns	0.00 ns	28.18 ns	480.05 ns	1213010 ns
Familia	2	18799.48 **	0.00 ns	13067.69 **	1460.44 ns	152293748 **
Rep*Familia	4	719.67	0.00	27.98	555.28	611831
Generaciones (Familia)	15	20769.52 **	0.00 **	487.29 **	608.87 **	16702392 **
Familia 1	5	23576.53 **	0.00 **	455.04 **	1170.85 **	17577395 **
Familia 2	5	14344.00 **	0.00 **	604.49 **	572.90 **	18895492 **
Familia 3	5	24388.04 **	0.00 **	402.34 **	82.86 *	13634290 **
Plt(Familia*Gen)	522	855.98	0.00	27.73	30.63	361377
Error	1074	248.13	0.00	27.00	35.44	400468
R²		0.75	0.81	0.64	0.45	1
CV(%)		25.64	8.13	9.48	27.24	14
Medio		61.43	0.25	54.80	21.86	4431
LSD (Familia, 0.05)		4.81	0.01	0.95	4.22	140
LSD (Gen(Fam)), 0.05)		7.40	0.00	1.33	1.40	152

4.1.2.3 Contenido de clorofila (Spad)

Mostró un coeficiente de variación de 10.52% y un coeficiente de determinación de 60%, lo cual indica que se hizo un buen control del ambiente, pero el modelo lineal usado en el análisis no es el adecuado para explicar la variabilidad observada en el campo. No se detectaron diferencias estadísticas significativas entre las repeticiones. Para las fuentes de variación familias y

generaciones dentro de familia el análisis detecto diferencias estadísticas altamente significativas lo cual sugiere la presencia de diferencias genéticas entre y dentro de familias. En las tres familias bajo evaluación se detectaron las diferencias estadísticas entre las generaciones.

4.1.2.4 Conductividad eléctrica (nF)

Mostró un coeficiente de variación de 24.61% y un coeficiente de determinación de 47%. El CV es relativamente alto y el modelo matemático no es el adecuado para explicar la variación observada. El modelo detectó diferencias estadísticas altamente significativas para todas las fuentes de variación incluidas en el modelo. Lo cual sugiere la presencia de variabilidad genética al nivel de familias y entre generaciones dentro de familias. Las tres familias analizadas mostraron diferencias altamente significativas entre sus generaciones.

4.1.2.5 Área foliar (cm²)

Mostró un coeficiente de variación de 14% y un coeficiente de determinación del 100%, lo cual indica que los parámetros incluidos en el modelo explican la variación observada. El análisis no detectó diferencias entre las repeticiones. Se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas entre familias y generaciones dentro de familias. En las tres familias analizadas se encontró diferencias altamente significativas entre las generaciones. Los resultados indican la presencia de variación genética entre y dentro de cada familia.

Cuadro 3.9 Análisis de varianza para Peso de grano por planta (gr), clorofila (Spad), conductividad eléctrica (nF), área foliar (cm²) y contenido de P total (%), evaluado en condiciones de Alto P en la Finca Lagos de Menegua, 2005A. (Plantas individuales)

Fuentes de variación		Peso grano planta (gr)	P total (%)	Clorofila (Spad)	Conductividad (nF)	Área foliar (cm ²)
Rep	2	9.3 ns	0.000 ns	32.3 ns	407.0 **	974010 ns
Familia	2	43417.8 **	0.031 **	13766.2 **	2038.8 **	164876177 **
Rep*Familia	4	916.9	0.000	13.4	13.1	2694462
Generación (Familia)	15	30800.4 **	0.004 **	780.6 **	702.1 **	21710560 **
Familia 1	5	36419.6 **	0.006 **	958.5 **	846.9 **	27094895 **
Familia 2	5	18050.6 **	0.001 *	1047.1 **	997.8 **	18691213 **
Familia 3	5	37930.9 **	0.004 **	336.2 **	261.5 **	19345573 **
Plt(Familia*Gen)	522	770.7	0.001	33.4	54.5	477432
Error	1074	295.2	0.001	35.3	46.7	477142
R2		0.76	0.704	0.60	0.47	1
CV(%)		24.40	8.205	10.52	24.61	14
Media		70.42	0.394	56.48	27.78	4853
LSD (Familia, 0.05)		5.43	0.001	0.66	0.66	294
LSD (Gen(Fam)), 0.05)		7.02	0.006	1.46	1.67	175

4.1.3 Análisis de covarianza bajo y alto P (tolerancia a bajo P)

En el Cuadro 3.10, se muestran los cuadrados medios para peso de grano por planta (gr), contenido de clorofila (Spad), Conductividad eléctrica (nF) y contenido de P total (%), evaluado en bajo P y ajustado por alto P en la localidad de Puerto López, Finca Menegua. Los análisis se hicieron con base en plantas individuales.

4.1.3.1 Peso de grano por planta

Mostró un coeficiente de variación de 8.37% y un coeficiente de determinación de 79%, lo cual indica un control adecuado del ambiente y además que un modelo lineal no es el adecuado para explicar la variabilidad observada en condiciones de bajo P ajustado. No se detectaron diferencias estadísticas entre repeticiones. Entre y dentro de las familias se detectaron diferencias estadísticas altamente significativas, excepto para la familia 3 en donde no se detectaron diferencias estadísticas entre las generaciones. Estos resultados indican la presencia de variabilidad genética entre las familias y entre las generaciones dentro de cada una de las familias bajo evaluación.

4.1.3.2 Contenido de P total (%)

Mostró un coeficiente de variación de 8.22% y un coeficiente de determinación de 81%, lo cual indica que en el modelo ajustado por alto P, se logra un mejor control del ambiente y hay un mejor ajuste del modelo matemático usado en el análisis. No se detectaron diferencias estadísticas significativas entre repeticiones y familias. Se detectaron diferencias altamente significativas entre generaciones dentro de familias. Estos resultados sugieren la presencia de variabilidad genética entre y dentro de las familias. Las diferencias entre generaciones dentro de familias se encontraron en las tres familias bajo evaluación.

4.1.3.3 Contenido de clorofila (Spad)

Mostró un coeficiente de variación de 9.95% y un coeficiente de determinación de 66%, lo cual indica que se hizo un buen control del ambiente, pero el modelo lineal usado en el análisis no es el adecuado para explicar la variabilidad observada en el campo. No se detectaron diferencias estadísticas significativas entre las repeticiones. Para las fuentes de variación familias se detectaron diferencias significativas y altamente significativas para generaciones, el análisis detectó diferencias estadísticas altamente significativas para la familia 1 significativa para la familia 2 y no significativa para la familia 3. Lo cual sugiere la presencia de diferencias genéticas entre familias y entre generaciones dentro de familias.

4.1.3.4 Conductividad eléctrica (nF)

Mostró un coeficiente de variación de 24% y un coeficiente de determinación de 46%. El CV es relativamente alto y el modelo matemático no explica la variación observada. No se detectaron diferencias estadísticas significativas entre las fuentes de variación repeticiones y familias. En las familias 1 y 2 se detectaron diferencias estadísticas altamente significativas y la familia 3 significativa entre las generaciones. Lo cual sugiere la presencia de variabilidad genética entre generaciones dentro de familia.

4.1.3.5 Área foliar (cm²)

Mostró un coeficiente de variación de 0% y un coeficiente de determinación del 100%, lo cual indica que los parámetros incluidos en el modelo explican la variación observada. El análisis no detectó diferencias entre las repeticiones. Se encontraron diferencias estadísticas altamente significativas entre familias y generaciones dentro de familias. En las familias 2 y 3 se encontró diferencias altamente significativas entre las generaciones. Los resultados indican la presencia de variación genética entre y dentro de cada familia.

4.2 Análisis de medias

El análisis de medias mostró diferencias estadísticas altamente significativas entre el ambiente de alto y bajo P, para los caracteres Rendimiento de grano (t ha⁻¹) y contenido de P total (%), (Cuadro 3.11). Para el carácter rendimiento de grano (t ha⁻¹), el LSD (0.05), en los ambientes de alto, bajo P y para el análisis de bajo P ajustado por alto P, (0.18, 0.20 y 0.17 t* ha⁻¹) mostraron diferencias estadísticas significativas entre las familias, siendo la familia 1 (CLA308xCLA312), la que mostró el mayor valor de rendimiento de grano, seguida de la familia 3 (CLA303xCLA309) y la familia 2 (CLA304xCLA307). En las tres familias analizadas la media del ambiente con alto P fue superior a ambiente de bajo P (Figura 3.4).

El contenido de P total (%), en bajo P, fue superior en la familia 2, seguido de la familia 3 y 1. En alto P fue superior en la familia 2, seguida de la familia 1 y 3. En el análisis de covarianza las familias 2 y 3 mostraron la media más alta seguida de la familia 1 (Figura 3.5, Cuadro 3.11).

Cuadro 3.10 Análisis de varianza para peso de grano por planta (gr), clorofila (Spad), conductividad eléctrica (nF), área foliar (cm²) y contenido de P total (%), evaluado en condiciones de bajo P ajustado por alto P, en la Finca Menegua, 2005A. (Plantas individuales)

Fuentes de variación	gl	Peso grano planta (gr)	Clorofila (Spad)	Conductividad (nF)	Área foliar (cm ²)	P total (%)
Rep	2	8128 ns	43.92 ns	194.91 ns	54 ns	0.002 ns
Familia	2	923.18 *	485.93 *	187.51 ns	1404 **	0.005 ns
Rep*Familia	4	90.16	32.52	361.30	37	0.001
Generación (Familia)	15	352.91 **	151.87 **	455.47 **	440 **	0.003 **
Familia 1	5	470.65 **	125.03 **	872.23 **	62 ns	0.002 **
Familia 2	5	506.69 **	96.06 *	307.68 **	840 **	0.002 **
Familia 3	5	56.98 ns	37.61 ns	62.03 *	197 **	0.003 **
Plt(Familia*Gen)	522	7.2.17	36.17	23.62	34	0.000
Error	1074	20.68	29.21	27.30	32	0.000
R²		0.79	0.66	0.46	1	0.812
CV(%)		8.37	9.95	24.00	0	8.226
Media		54.35	54.31	21.77	4263	0.255
LSD (Familia, 0.05)		1.70	1.02	3.41	1	0.005
LSD (Gen(Fam)), 0.05)		2.15	1.52	1.23	1	0.004

4.2.1 Rendimiento de grano

4.2.1.1 Familia 1 (CLA301 x CLA312)

En bajo P, se tomo como medida de la eficiencia en la toma de P. En general mostró una media de 3.68 t ha⁻¹ y un LSD (0.05) de 0.56 t, detectando diferencias estadísticas entre las dos líneas parentales. Todas las generaciones que hacen parte de la familia mostraron ser estadísticamente diferentes entre si, (Cuadro 3.11). La generación F1 (5.04 t ha⁻¹) fue superior al padre tolerante P2 (4.04 t ha⁻¹), lo cual indica que la heterosis y los efectos genéticos no aditivos juegan un papel importante en la expresión de toma de P, además que los genes que controlan la expresión de este carácter presentan una acción de sobredominancia. En general todas las generaciones segregantes tienden a presentar un comportamiento superior al padre susceptible (Figura 3.6). En la Figura 3.7A, se muestran la dispersión del rendimiento a nivel de plantas individuales dentro de las generaciones P1, P2, F1 y F2.

El ambiente de alto P, da una medida de la respuesta o uso a la aplicación de P. Se encontró una media de 4.45 t ha⁻¹ con un LSD (0.05) de 0.66 t, lo cual indica que hay diferencias estadísticas significativas entre los dos padres y entre las generaciones. No se detectaron diferencias entre la generación F2 y el RC1, (Cuadro 3.11). La F1, mostró una media superior a la del padre tolerante, lo cual indica que se trata de un carácter con acción de sobredominancia y efectos genéticos no aditivos. Las generaciones segregantes mostraron una media muy similar a la del padre tolerante (Figura 3.6). En la Figura 3.7, se observan la distribución de frecuencias a nivel de la generación F2, F1 y padres, observándose que la variabilidad a nivel de la población

F2 es bastante amplia. A pesar que los dos progenitores son líneas endogámicas aún presentan variabilidad.

El análisis de covarianza, en donde la covariable es la media de las generaciones en alto P, permite hacer una mejor estimación de las diferencias genéticas a estrés de P, ya que estamos controlando la respuesta de cada genotipo al estrés cuando partimos de un supuesto de buena respuesta. Se encontró una media de 3.82 t ha⁻¹ y un LSD (0.05) de 0.48 t, el cual permitió detectar diferencias estadísticas entre los dos progenitores y de estos contra la generación F1 y las segregantes. No se detectaron diferencias entre la generación F2 y el retrocruzamiento RC1, (Cuadro 3.11). La generación F1, mostró una media de 5.58 t ha⁻¹, lo cual indica que la tolerancia a bajo P está siendo controlada por genes con acción de sobredominancia y efectos genéticos no aditivos. En general se observa que las generaciones P2, RC2 y F1, tiende a mostrar la misma tendencia en cuanto a su rendimiento, el cual es superior a las demás generaciones (Figura 3.6).

Todas las generaciones en bajo P mostraron un rendimiento inferior al rendimiento en alto P, presentando pérdidas comprendidas entre el 6% para P2 (CLA312) y 26% en la F2, estos resultados sugieren que las generaciones responden de manera diferente a la aplicación de P (Cuadro 3.11)

4.2.1.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)

En bajo P (eficiencia en la toma), se estimó una media general de 3.02 t ha⁻¹ y un LSD (0.05) de 0.56 t, el cual permitió detectar diferencias estadísticas entre los dos progenitores. Los dos retrocruzamientos no mostraron ser estadísticamente diferentes, pero si mostraron diferencias con respecto a las otras generaciones. El rendimiento más alto lo mostró la generación F1 con 4.45 t ha⁻¹ y el más bajo el padre 1 (CLA304). La F2 mostró una media similar a la del padre tolerante. La superioridad de F1 con respecto a P2 tolerante (CLA307), indica que la eficiencia en la toma de P, está controlada por genes con efectos genéticos no aditivos y ejercen una acción génica de sobredominancia (Cuadro 3.11 y Figura 3.6). En la Figura 3.7 se muestran las frecuencias a nivel de plantas individuales para las generaciones parentales, F1 y F2, se observa que la F2 mostró una variación comprendida entre 0.44 a 4.67 t ha⁻¹, los dos progenitores a pesar de ser líneas endogámicas, muestran la presencia de variabilidad genética en la toma de P, la F1 muestran un valor superior al padre tolerante.

En alto P (eficiencia en la respuesta a P), se estimó una media general de 3.42 t ha⁻¹ y un LSD (0.05) de 0.27 t, permitiendo detectar diferencias estadísticas significativas entre los dos padres, la F1 y RC2. Entre la F2 y el RC1 no se detectaron diferencias estadísticas significativas, pero

estas dos generaciones si fueron diferentes de las demás. En Figura 3.6, puede observarse que las generaciones de retrocruzamientos, y la F2 tienden a presentar un rendimiento de grano ligeramente superior al padre tolerante. La F1, es la de mayor rendimiento siendo estadísticamente superior al padre tolerante, estos resultados indican que la eficiencia en el uso de P está siendo controlado por genes con efectos no aditivos con acción génica de sobredominancia. En la Figura 3.8 se muestran las frecuencias a nivel de plantas individuales de las generaciones no segregantes y la F2, se puede observar que el progenitor susceptible (P1) encierra poca variabilidad, mientras el progenitor tolerante (P2) presenta un mayor rango de variación presentándose la mayor frecuencia entre 1.83 y 4.00 t ha⁻¹. La generación F1, mostró una variación entre 1.83 y 6.17 t ha⁻¹ encontrándose la mayor frecuencia entre 5.06 y 6.17 t ha⁻¹. La generación F2, mostró una variación entre 0.72 y 8.33 t ha⁻¹.

El análisis de bajo P usando como covariable alto P (tolerancia a estrés de P), mostró una media de 2.91 t ha⁻¹ y un LSD (0.05) de 0.58 t, permitiendo detectar diferencias estadísticas entre los dos progenitores. No se detectaron diferencias entre las generaciones RC1 y RC2, y la F2. La F1 mostró ser estadísticamente diferentes de todas las generaciones de la familia (Cuadro 3.11). De la Figura 3.6 puede observarse que las tres generaciones segregantes, muestran un rendimiento ligeramente superior al progenitor tolerante (P2), pero no es significativo estadísticamente. La generación F1, mostró una superioridad a todas las generaciones segregantes y una tendencia al comportamiento del padre tolerante (P2), lo cual indica que la tolerancia a bajo P está siendo controlada por genes con efectos genéticos no aditivos y de acción sobredominante. En el cuadro 3.11, puede observarse que todas las generaciones con excepción del retrocruzamiento RC1, perdieron rendimiento con respecto al ambiente de alto P, produciéndose disminuciones entre el 7 y 20 % del rendimiento de grano por efecto del estrés de P.

4.2.1.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)

En bajo P (eficiencia en la toma), se estimó una media general de 3.54 t ha⁻¹ y un LSD (0.05) de 0.46 t, el cual permitió detectar diferencias estadísticas entre los dos padres y entre todas las generaciones segregantes. El rendimiento más alto lo mostró la F1 con 5.12 t ha⁻¹ y el más bajo el padre susceptible P1 (CLA303). La generación F2 mostró una media similar a la del padre tolerante P2 (CLA309) y no difirieron estadísticamente. La superioridad de la generación F1 con respecto al padre 2 tolerante (CLA303), indica que la eficiencia en la toma de P, está controlada por genes con efectos genéticos no aditivos y con acción de sobredominancia (Cuadro 3.11 y Figura 3.6). En la Figura 3.6, puede observarse que los dos retrocruzamientos mostraron valores por encima de la media del padre tolerante (P2) mientras la media de la generación F2 fue ligeramente inferior. En la figura 3.7, se muestran las frecuencias a nivel de plantas individuales para las generaciones parentales, F1 y F2, se observa que la generación F2 muestra una

variación comprendida entre 0.17 a 7.39 t ha⁻¹, los dos progenitores endogámicos, muestran la presencia de variabilidad genética en la toma de P. La generación F1 muestran un valor superior al padre tolerante, presentando la mayor frecuencia de individuos con rendimiento por encima de 4.29 t ha⁻¹.

En alto P (eficiencia en la respuesta a P), se estimó una media general de 3.84 t ha⁻¹ y un LSD (0.05) de 0.55 t, permitiendo detectar diferencias estadísticas significativas entre los dos padres, la F1 y los retrocruzamientos. Entre el padre tolerante P2 (CML309) y el RC1 no se detectaron diferencias estadísticas significativas. En Figura 3.6C puede observarse que el RC1 mostró una media ligeramente inferior al padre tolerante mientras la RC2 mostró una media superior. La F2 mostró una media que tiende al promedio de los dos padres. La generación F1, es la de mayor rendimiento siendo estadísticamente superior al padre tolerante, estos resultados indican que la eficiencia en el uso de P está siendo controlado por genes con efectos no aditivos y acción génica de sobredominancia. En la Figura 3.8C se muestran las frecuencias a nivel de plantas individuales de las generaciones no segregantes y de la F2, se puede observar que los padres aun tienen variabilidad en la respuesta a la expresión del carácter a pesar de tener un alto grado de endogamia. El padre susceptible mostró la mayor frecuencia de individuos con rendimientos de grano inferiores a 3.26 t ha⁻¹ y el padre tolerante la mayor frecuencia de individuos mostró una media por encima de 3.26 t ha⁻¹. La generación F1, mostró una variación entre 2.23 y 7.39 t ha⁻¹ encontrándose la mayor frecuencia de individuos con medias por encima de 4.29 t. La generación F2, mostró una variación entre 0.17 y 7.39 t ha⁻¹.

El análisis en bajo P usando como covariable alto P (tolerancia a estrés de P), mostró una media de 3.53 t ha⁻¹ y un LSD (0.05) de 0.47 t, permitiendo detectar diferencias estadísticas entre los dos progenitores. Se detectaron diferencias entre las RCs y la F2. La generación F1 mostró ser estadísticamente diferentes de todas las generaciones de la familia (Cuadro 3.11). De la figura 3.6C, puede observarse que las la generaciones de retrocruzamientos, muestran un rendimiento estadísticamente superior al progenitor tolerante (P2). La generación F1, mostró una superioridad a todas generaciones segregantes y una tendencia al comportamiento del padre tolerante (P2), lo cual indica que la tolerancia a bajo P está siendo controlada por genes con efectos genéticos no aditivos y de acción sobredominante. En el Cuadro 3.11, puede observarse que todas las generaciones con excepción del padre susceptible (P1), perdieron rendimiento con respecto al ambiente de alto P, produciéndose disminuciones del rendimiento de grano entre el 7 y 19 % por efecto del estrés de P.

4.2.2 Contenido de P total (%)

4.2.2.1 Familia 1 (CLA301 x CLA312)

En MNBP, en general mostró una media de 0.24% y un LSD (0.05) de 0.02%, permitiendo detectar diferencias estadísticas entre las dos líneas parentales. Todas las generaciones que hacen parte de la familia mostraron ser estadísticamente diferentes estrés si, con excepción de los dos retrocruzamientos que presentaron el mismo valor (Cuadro 3.11). La generación F1 (0.21%) mostró una media inferior a la del padre susceptible P1 (0.25%), lo cual indica que el bajo contenido de P total en la planta muestra una herencia sobredominante o transgresiva, controlada por genes con efectos no aditivos. En general todas las generaciones segregantes tienden a presentar un comportamiento inferior al padre susceptible (Figura 3.10A).

El alto P se encontró una media de 0.41% con un LSD (0.05) de 0.05%, lo cual permitió detectar diferencias estadísticas significativas entre los dos padres, F1 y RC1. No se detectaron diferencias entre los retrocruzamientos y la F2 (Cuadro 3.11). La generación F1 fue igual al padre tolerante (0.45%), lo cual indica que el contenido de P total en suelo sin estrés se comporta como un carácter con herencia dominante. Las generaciones segregantes mostraron un promedio similar a la del padre tolerante (Figura 3.10A).

Con el análisis de covarianza, se encontró una media de 0.24% y un LSD (0.05) de 0.02 %, el cual permitió detectar diferencias estadísticas entre los dos progenitores. No se detectaron diferencias entre la F2 y los RCs (Cuadro 3.11). La generación F1, mostró una media de 0.21%, lo cual indica que el contenido de P total en la planta tiende a disminuir y presentar una media más baja que el padre susceptible y por lo tanto la disminución de P total, está siendo controlada por genes con acción de sobredominancia y efectos genéticos no aditivos, (Figura 3.10A).

Todas las generaciones en bajo P mostraron un contenido de P total inferior al contenido de P total en alto P, presentando pérdidas comprendidas entre el 31% para la padre 1 (CLA301) y 52% en la generación F1, estos resultados sugieren que las pérdidas en el contenido de P total en la planta tiende a ser mayor cuando se tienen problemas de estrés y son más fuertes en las generaciones derivadas de este par de padres que en los mismos padres perse, (Cuadro 3.11).

4.2.2.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)

En bajo P (Eficiencia en la toma), la media general fue de 0.27% y un LSD (0.05) de 0.03%. Los dos progenitores no mostraron diferencias estadísticas significativas. Se detectaron diferencias estadísticas significativas entre las generaciones segregantes. La F1, mostró diferencias estadísticas contra los dos padres presentando un valor más bajo, esto sugiere que la menor

expresión del carácter está controlada por genes no aditivos y acción de sobredominancia (Cuadro 3.11 y Figura 3.10B).

En alto P, la media general de 0.42% y un LSD (0.05) de 0.04%. No se detectaron diferencias estadísticas significativas entre las generaciones que componen la familia. Las generaciones derivadas a partir de los padres mostraron valores más bajo al del padre susceptible, siendo la F1 y la F2 con el valor más bajo (Cuadro 3.11. Figura 3.10B). La generación F1, con respecto al padre susceptible mostró tener menos contenido de P, lo que indica que el menor contenido de P en condiciones de no estrés, está siendo controlado por genes con efectos no aditivos y acción génica de sobredominancia.

El análisis de bajo P ajustado por la covariable alto P, mostró una media de 0.26% y un LSD (0.05) de 0.02%. Los padres y la RC1 no son diferentes estadísticamente al igual que la F2 y RC2. La generación F1 mostró el valor más bajo en el contenido de P total, siendo estadísticamente diferentes de las demás generaciones que conforman la familia. Estos resultados sugieren que las poblaciones segregantes tienen a disminuir la cantidad de P total en la planta cuando son sometidas a estrés de P, además que la disminución del P en los tejidos, está siendo controlada por genes con acción de sobredominancia (Cuadro 3.11, Figura 3.10B). En el cuadro 3.11, puede observarse que todas las generaciones que conforman la familia disminuyeron la cantidad de P total en la planta cuando son sometidos a estrés de bajo P. Las disminuciones del % de P van del 29% en la RC1 hasta el 44% en la F1 y tiende a ser menos fuerte en los padres que en las generaciones obtenidas a partir de ellos.

4.2.2.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)

En bajo P, la media general fue de 0.26% y un LSD (0.05) de 0.02%, el cual permitió detectar diferencias estadísticas entre los dos padres y entre todas las generaciones segregantes. El rendimiento más bajo lo mostraron el P1 y la F1 (0.23 y 0.22%, respectivamente). El padre 2, fue estadísticamente iguales a las generaciones F2 y RC2. La generación F1 tiende a mostrar una media similar a la del Padre 1, lo cual indica que el bajo contenido de P en tejidos está siendo controlado por genes con acción dominante (Cuadro 3.11 y Figura 3.10C).

En alto P, se estimó una media general de 0.35% y un LSD (0.05) de 0.02%, permitiendo detectar diferencias estadísticas significativas entre los dos padres, la F1 y los retrocruzamientos. Las generaciones segregantes no mostraron diferencias estadísticas significativas entre ellos, pero sí contra la generación F1. La generación F1 mostró una de media de 0.38% y tiende a ser similar al padre tolerantes P2, aunque sus medias son estadísticamente diferentes (Figura 3.10C). Esto sugiere que la disminución de P total en la planta en condiciones

de no estrés está controlada por genes con acción de dominancia parcial hacia el padre tolerante.

El análisis de bajo P ajustado por la covariable alto P, mostró una media de 0.26% y un LSD (0.05) de 0.02%, permitiendo detectar diferencias estadísticas entre los dos padres. Las generaciones segregantes mostraron un valor ligeramente inferior al padre tolerante P2, aunque estadísticamente no mostraron ser diferentes. La F1 mostró un valor similar al del padre susceptible, lo cual sugiere que la disminución del contenido de P total en la planta en condiciones de estrés es un carácter dominante hacia el padre susceptible (Cuadro 3.11, Figura 3.10C). En el cuadro 3.11 puede observarse que todas las generaciones disminuyeron el contenido de P total por efecto de estrés de P, estimándose pérdidas en el contenido de P que van desde el 18% en la F2 hasta el 40% en la F1.

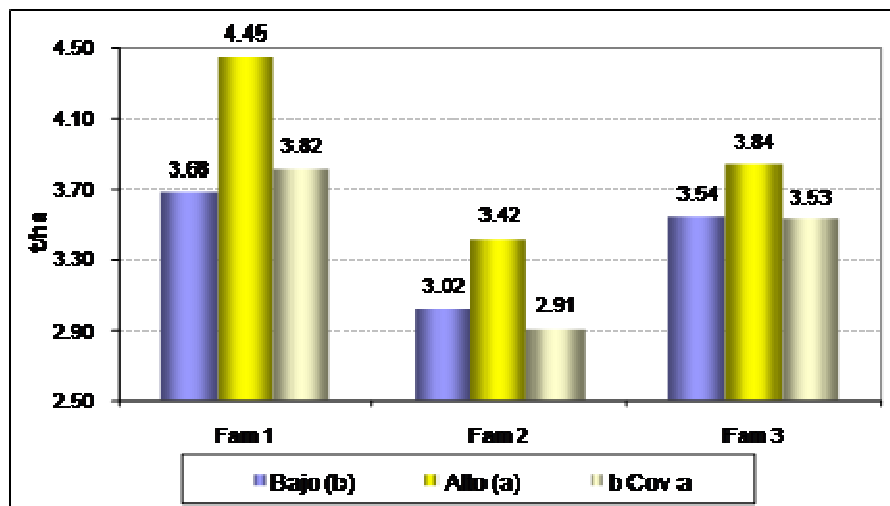


Figura 3.4. Rendimiento promedio por familia, evaluado a través de 2 ambientes con diferentes niveles de P y con control del efecto de P

Cuadro 3.11 Rendimiento de grano ($t\ ha^{-1}$) y contenido de P total (%), para tres familias de maíz tolerante a suelo ácido, evaluado bajo dos ambientes de P. Menegua, Puerto López, Meta.

Familia	Generaciones	Rendimiento de grano (t/ha)				Contenido de P Total (%)			
		Nivel de P				Nivel de P			
		MNEP (BP)	MNAP (AP)	BP Cov AP	% Perdida	MNEP (BP)	MNAP (AP)	BP Cov AP	% Perdida
1	P1 (CLA301)	2.18	2.42	1.82	10	0.25	0.36	0.25	31
	P2 (CLA312)	4.04	4.32	4.14	6	0.28	0.45	0.27	38
	F1	5.04	6.16	5.58	18	0.21	0.45	0.21	52
	F2	3.17	4.26	3.26	26	0.24	0.37	0.24	37
	RC1	3.28	4.10	3.33	20	0.23	0.44	0.22	48
	RC2	4.39	5.45	4.76	19	0.23	0.42	0.23	45
	Me dia	3.68	4.45	3.82		0.24	0.41	0.24	
	LSD (0.05)	0.56	0.66	0.48		0.02	0.05	0.02	
	2	P1 (CLA304)	1.94	2.08	1.50	7	0.29	0.43	0.28
P2 (CLA307)		2.72	3.02	2.50	10	0.29	0.44	0.29	34
F1		4.45	4.96	4.71	10	0.22	0.40	0.22	44
F2		2.72	3.45	2.61	21	0.25	0.39	0.25	37
RC1		3.33	3.25	3.17	-2	0.30	0.43	0.30	29
RC2		2.98	3.73	2.95	20	0.25	0.41	0.24	40
Me dia		3.02	3.42	2.91		0.27	0.42	0.26	
LSD (0.05)		0.56	0.27	0.58		0.03	0.04	0.02	
3		P1 (CLA303)	2.20	2.12	1.77	-4	0.22	0.32	0.23
	P2 (CLA309)	3.16	3.89	3.16	19	0.29	0.40	0.29	29
	F1	5.12	5.85	5.59	12	0.23	0.38	0.23	40
	F2	2.95	2.98	2.73	1	0.28	0.34	0.28	18
	RC1	3.52	3.60	3.44	2	0.26	0.34	0.27	22
	RC2	4.29	4.61	4.46	7	0.27	0.34	0.28	19
	Me dia	3.54	3.84	3.53		0.26	0.35	0.26	
	LSD (0.05)	0.46	0.55	0.47		0.02	0.02	0.02	
	Media General	3.42	3.90	3.42		0.25	0.39	0.25	
Min	1.94	2.08	1.50		0.21	0.32	0.21		
Max	5.12	6.16	5.59		0.30	0.45	0.30		
t (0.05, Alto P Vs Bajo P)		**				**			
LSD (Familia, 0.05)	0.18	0.20	0.17		0.01	0.00			
LSD (Generacion[Familia],0.05)	0.48	0.47	0.47		0.00	0.01			

4.3 Análisis de Medias Generacionales

4.3.1 Rendimiento de grano por planta

4.3.1.1 Ambiente de bajo P

4.3.1.1.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)

En el Cuadro 3.12, se muestran los 9 modelos que incluyen, la media, los modelos con uno, dos, tres y cuatro parámetros, la suma de de cuadrados para determinar la importancia de cada uno de los parámetros al modelo, el coeficiente de determinación y la prueba de Chi cuadrado que estima la importancia de los desvíos del modelo utilizado y los datos de campo.

El modelo 3, 6 y 7, están explicando el 99.1, 99.2 y 99.8% de la variabilidad observada en el cruzamiento y estos a su vez son los que no presentan diferencias significativas entre los modelos observados y los modelos esperados. El modelo que incluye un solo parámetro está explicando tan solo el 64% de la variación, el de dos parámetros (modelos aditivo dominante) explica el 92%. Los modelos de 3 parámetros explican entre el 92.3 y 99.1% de la suma de cuadrados del total. Los modelos de 4 parámetros explican más del 96% de la suma de cuadrados del total. En general todos los modelos con excepción del 3, 6 y 7, mostraron diferencias altamente significativas para la prueba de Chi cuadrado. El modelo completo (5 parámetros), no puede ser probado debido a la falta de grados de libertad.

La suma de cuadrados secuencial del cuadro 3.12, permite definir el orden de entrada de los parámetros al modelo, el cual se muestra en el Cuadro 3.15.

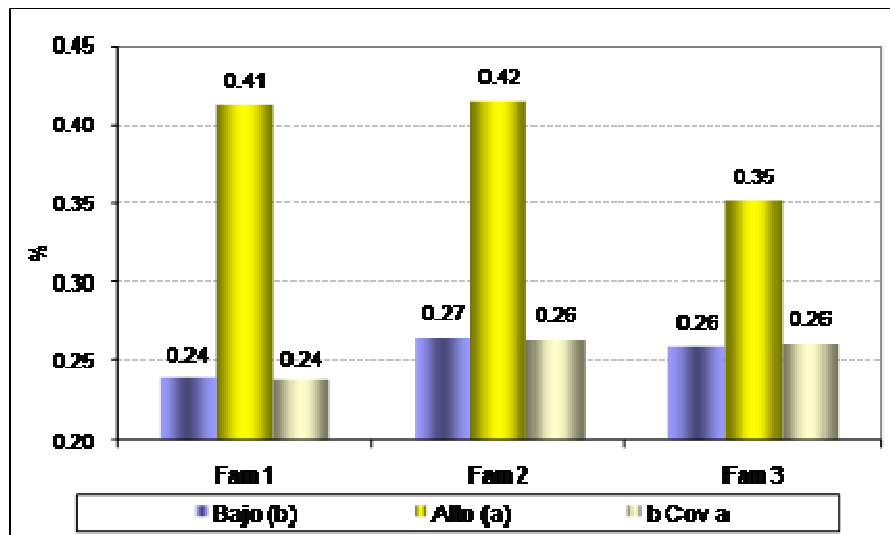
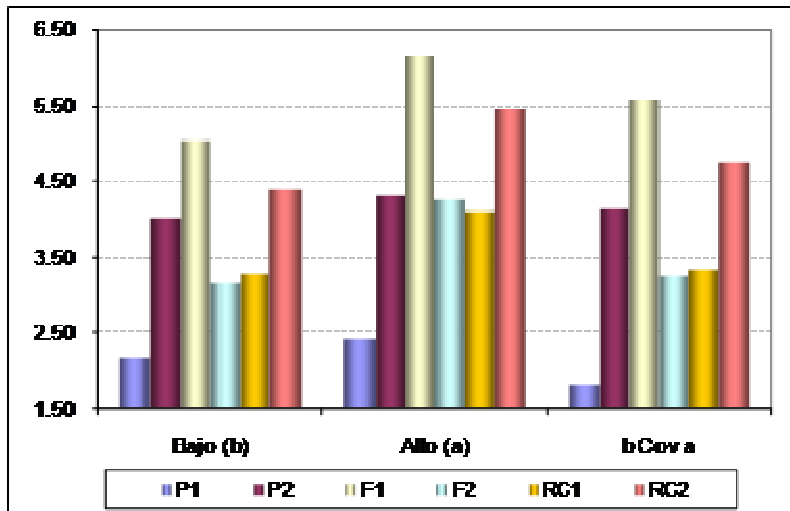
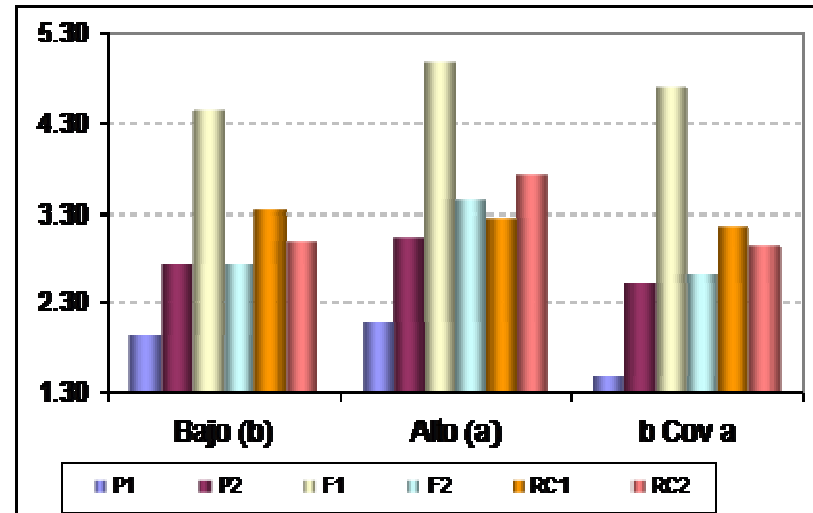


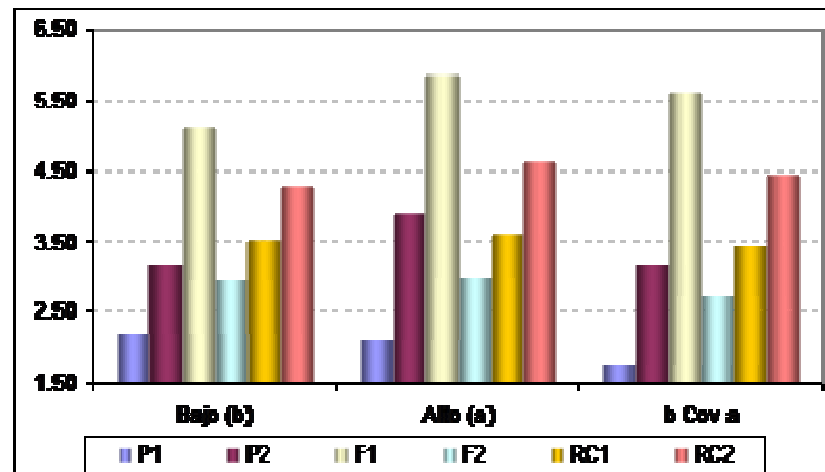
Figura 3.5. Contenido de P total por familia, evaluado a través de 2 ambientes con diferentes niveles de P y con control del efecto de P



A. Familia 1

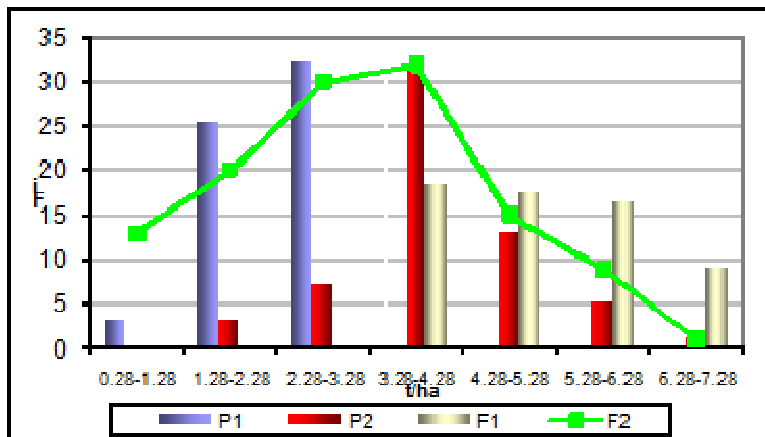


B. Familia 2

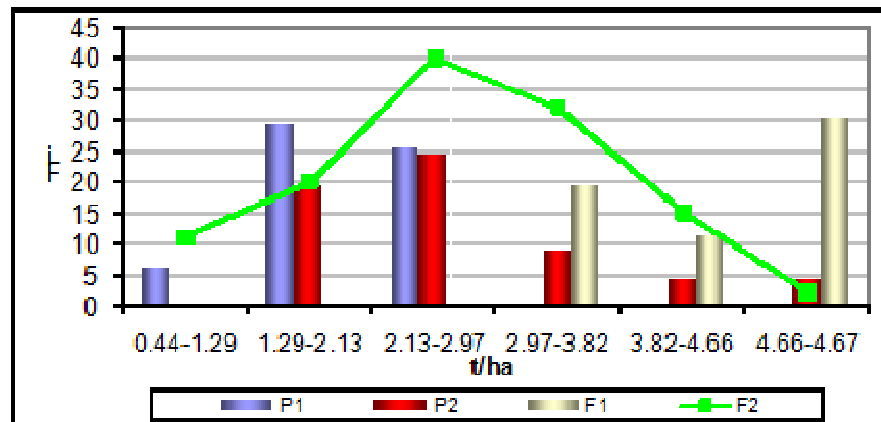


C. Familia 3

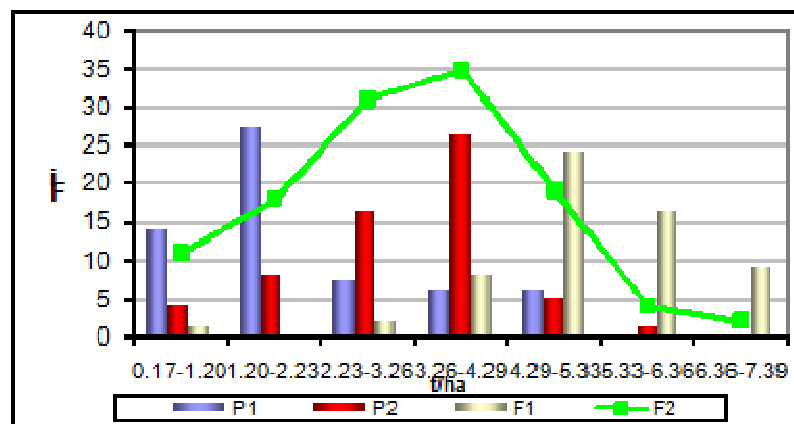
Figura 3.6 Rendimiento de grano ($t \cdot ha^{-1}$) de tres familias evaluadas a través de diferentes ambientes de P.



A. Familia 1

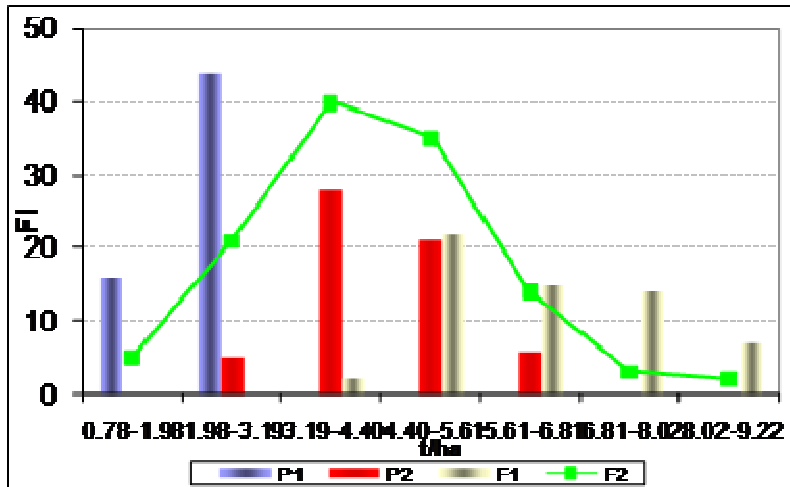


B. Familia 2

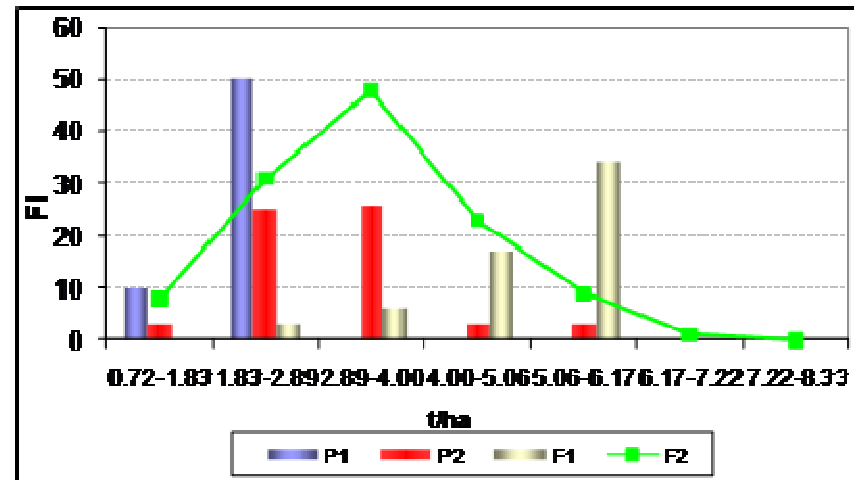


C. Familia 3

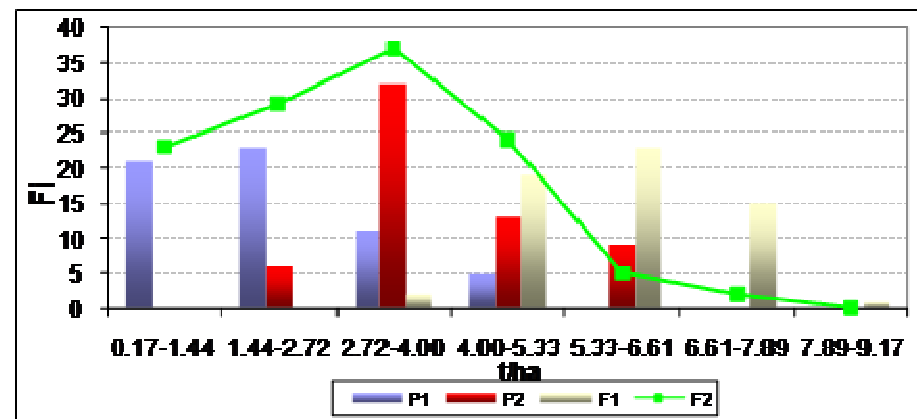
Figura 3.7 Distribución de rendimiento de grano por planta por familia, en un ambiente de bajo P



A. Familia 1

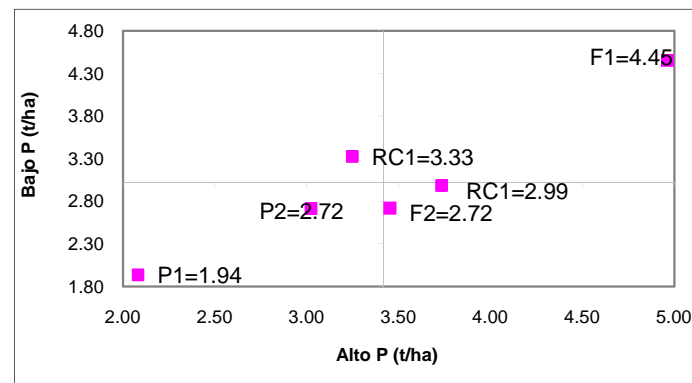
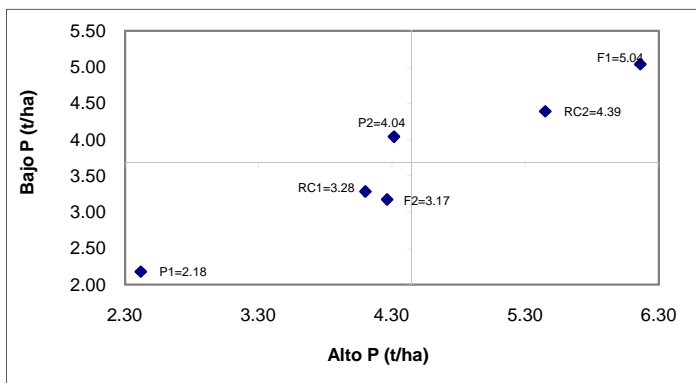


B. Familia 2



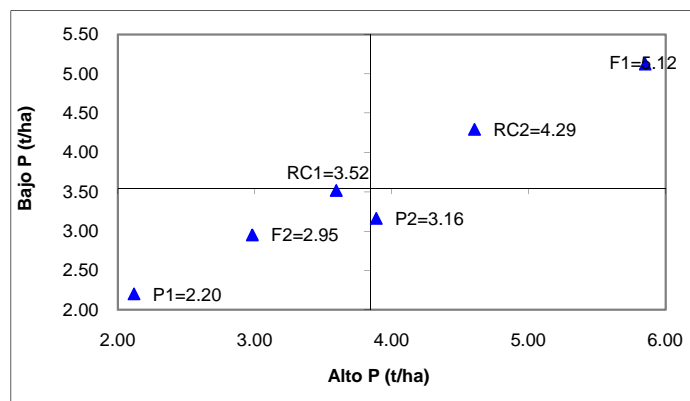
C. Familia 3

Figura 3.8 Distribución de rendimiento de grano por planta por familia en un ambiente de Alto P



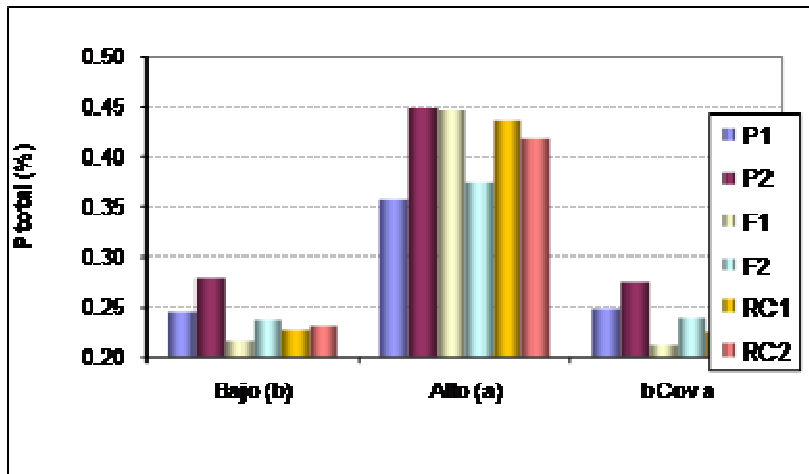
A. Familia 1

B. Familia 2

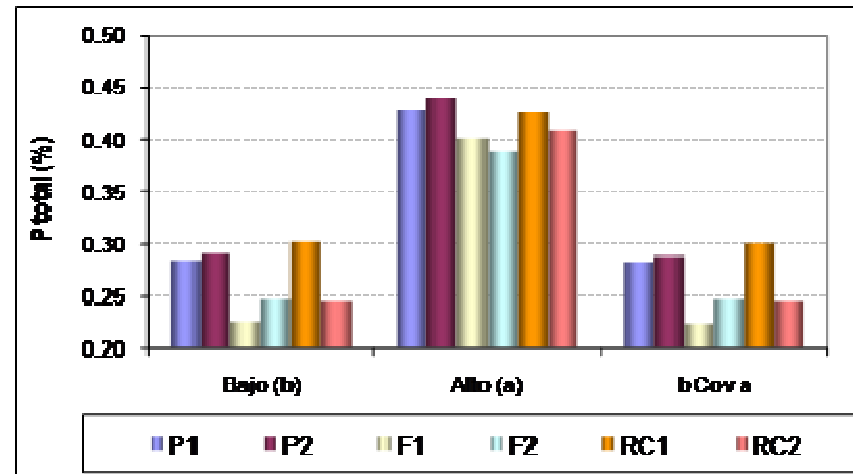


C. Familia 3

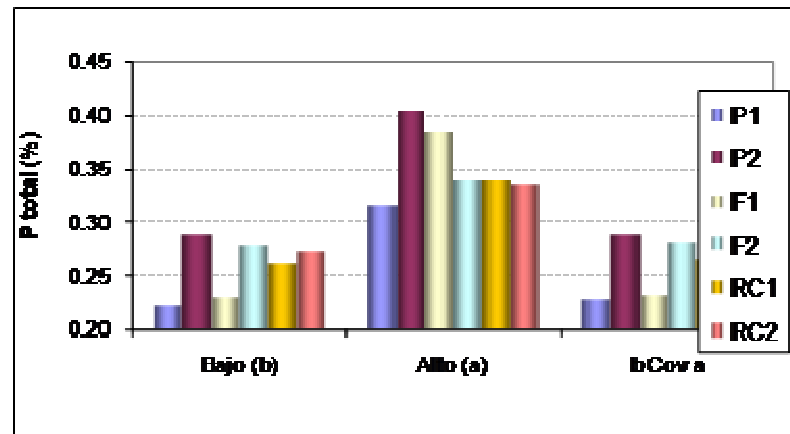
Figura 3.9 Rendimiento de grano ($t \cdot ha^{-1}$) por familia, evaluado en un ambiente de alto P Vs Bajo P



A. Familia 1



B. Familia 2



C. Familia 3

Figura 3.10 Contenido de P total (%) por familia, evaluado en dos ambientes de bajo y alto P

Del cuadro 3.15A, se observa que la eficiencia en la toma de P (ambiente de bajo P), se ajusta a un modelo aditivo dominante ($m + a + d$), la prueba de falta de ajuste encontró diferencias altamente significativas para el parámetro [d]. El parámetro aditivo y de dominancia están explicando el 64.3% y 27.7% de la suma de cuadrados del total, respectivamente y recogen el 92% de la variación total del modelo, mientras que los parámetros de interacción solo explican el 8% de la suma de cuadrados del total y no muestran ser significativos para ser incluidos en el modelo general.

4.3.1.1.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)

Del Cuadro 3.13B, se observa que todos los modelos con más de dos parámetros explican más del 90% de la suma de cuadrados del total ($R^2 > 90\%$) y todos muestran un Chi cuadrado altamente significativo con excepción del modelo 6 que mostró un coeficiente R^2 de 99.7% y un Chi cuadrado no significativo. El modelo que incluye un solo parámetro está explicando el 21.5% de la variación, el de dos parámetros (modelos aditivo dominante) explica el 88.4%. Los modelos de 3 parámetros explican entre el 91.2 y 94.0% de la suma de cuadrados del total. Los modelos de 4 parámetros explican más del 94.8% de la suma de cuadrados del total. El modelo completo (5 parámetros), no puede ser probado debido a la falta de grados de libertad.

La suma de cuadrados secuencial del Cuadro 3.12B, permite definir el orden de entrada de los parámetros al modelo, el cual se muestra en la cuadro 3.15B.

En el cuadro 3.15B, se observa el orden de entradas de los parámetros al modelo general. Para esta familia al igual que en la familia 1, la eficiencia en la toma de P (ambiente de bajo P), se ajusta a un modelo aditivo dominante ($m + a + d$), la prueba de falta de ajuste encontró diferencias altamente significativas para el parámetro [d]. El parámetro aditivo y de dominancia están explicando el 21.5 y 66.9% de la suma de cuadrados del total, respectivamente y recogen el 88.4% de la variación total del modelo, con un R^2 del 80.6%, mientras que los parámetros de interacción solo explican el 13.6% de la suma de cuadrados del total y no muestran ser significativos para ser incluidos en el modelo general.

4.3.1.1.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)

En el Cuadro 3.13C se observa que en general todos los modelos muestran un R^2 superior al 80%, siendo el de mejor ajuste el modelo 7 ($m + [a] + [d] + [aa] + [dd]$) que está explicando el 99.2 de la suma de cuadrados del total y la prueba de X^2 no mostró diferencias estadísticas significativas entre los valores observados en campo y los valores observados a partir de los parámetros estimados. El modelo con un solo parámetro está explicando el 9.1% de la variación,

con dos parámetros (modelos aditivo dominante) explica el 82.5%. Los modelos de 3 parámetros explican entre el 83.4 y 92.5% de la suma de cuadrados del total. Los modelos de 4 parámetros explican más del 86.18% de la suma de cuadrados del total. El modelo completo (5 parámetros), no puede ser probado debido a la falta de grados de libertad.

La suma de cuadrados secuencial del Cuadro 3.12C, permite definir el orden de entrada de los parámetros al modelo, el cual se muestra en el Cuadro 3.15C.

En el cuadro 3.15C, se muestra el orden de entradas de los parámetros al modelo general de mejor ajuste. Para esta familia al igual que en la familia 1 y 2, la eficiencia en la toma de P (ambiente de bajo P), se ajusta a un modelo aditivo dominante ($m + a + d$), la prueba de falta de ajuste encontró diferencias estadísticas significativas para el parámetro [d]. El parámetro aditivo y de dominancia están explicando el 9.1 y 66.9% de la suma de cuadrados del total, respectivamente y recogen el 82.5% de la variación total del modelo, mientras que los parámetros de interacción solo explican el 17.5% de la suma de cuadrados del total y no fueron significativos para ser incluidos en el modelo general.

4.3.1.2 Ambiente de alto P (eficiencia en el uso de P)

4.3.1.2.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)

En el Cuadro 3.13A, se muestran los 9 modelos que incluyen, la media, uno, dos, tres y cuatro parámetros, la suma de cuadrados para determinar la importancia de cada uno de los parámetros al modelo, el coeficiente de determinación y la prueba de Chi cuadrado que nos estima la importancia de la suma de cuadrados del residuo.

En condiciones de alto P, todos los modelos, excepto el uno, mostraron un coeficiente de determinación superior al 98%, lo cual sugiere la eficiencia del ajuste del modelo para explicar la variación observable además de mostrar diferencias altamente significativas para la prueba de Chi cuadrado. El modelo con un solo parámetro está explicando tan solo el 59.7% de la variación, el modelo con dos parámetros (modelos aditivo dominante) explica el 98%. Los modelos de que incluyen 3 parámetros explican entre el 98.3 y 99.4% de la suma de cuadrados del total. Los modelos de 4 parámetros explican más del 99.4% de la suma de cuadrados del total. El modelo completo (5 parámetros), no puede ser probado debido a la falta de grados de libertad.

Con base en la suma de cuadrados secuencial de cada uno de los parámetros, se definió el modelo completo de mejor ajuste y se muestra en el Cuadro 3.15D. La eficiencia en el uso de P

(ambiente de alto P), se ajusta a un modelo aditivo dominante ($m + a + d$), la prueba de falta de ajuste encontró diferencias altamente significativas para el parámetro [d]. En condiciones de alto P al igual que en bajo P, en este cruzamiento predominan los efectos aditivos y explican el 59.7% de la suma de cuadrados del total. Los efectos genéticos no aditivos explican el 38.4%, mientras que las interacciones solo explican el 2% de la suma de cuadrados del total lo cual no influye de manera significativa en la expresión.

4.3.1.2.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)

En el Cuadro 3.13B, puede observarse que todos los modelos con más de dos parámetros explican más del 98% de la suma de cuadrados del total ($R^2 > 90\%$) y solo el modelo 4 mostró diferencias altamente significativas para la prueba de Chi cuadrado. El modelo que incluye un solo parámetro está explicando el 46.2% de la variación, el de dos parámetros (modelos aditivo dominante) explica el 98.6%. Los modelos de 3 parámetros explican entre el 98.7 y 100% de la suma de cuadrados del total. Los modelos de 4 parámetros explican más del 99.8% de la suma de cuadrados del total. El modelo completo (5 parámetros), no puede ser probado debido a la falta de grados de libertad.

Con base en la suma de cuadrados secuencias mostrada en el Cuadro 3.13B, se definió el orden de importancia de los parámetros al entrar el modelo general. En el Cuadro 3.15E, se observa el orden de entradas de los parámetros al modelo general. Para esta familia al igual que en la familia 1, la eficiencia en el uso de P (ambiente de alto P), se ajusta a un modelo aditivo dominante ($m + a + d$), la prueba de falta de ajuste encontró diferencias altamente significativas para el parámetro [d] y [dd]. Para esta familia los efectos genéticos de dominancia explican en mayor proporción la suma del total (52.4%), los efectos aditivos el 46.2% y la interacción el 1.4%. El modelo aditivo dominante mostró un coeficiente de R^2 del 98.6%, lo cual da confiabilidad al modelo.

4.3.1.2.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)

Del Cuadro 3.13C, se observa que en general todos los modelos muestran un coeficiente de R^2 superior al 79.1%, siendo el modelo 7 ($m + [a] + [d] + [aa] + [dd]$) el de mejor ajuste con un coeficiente de determinación del 99.9% y la prueba de Chi cuadrado no detectó diferencias estadísticas significativas. Para el resto de los 9 modelos la prueba de Chi cuadrado mostró diferencias altamente significativas. El modelo aditivo mostró un coeficiente de R^2 del 21.5% y el modelo de aditivo-dominante de 79.1%. Entre los modelos con 3 parámetros, el de mejor ajuste es el modelo 3 que involucra la interacción de [aa] con un R^2 de 97.2% y entre los modelos 4

parámetros el de mejor ajuste es el modelo 7. El modelo completo (5 parámetros), no puede ser probado debido a la falta de grados de libertad.

Con base en la suma de cuadrados secuencial de cada parámetro al ser incluido en el modelo general se definió el orden e importancia de los parámetros dentro del modelo general, el cual se muestra en el Cuadro 3.15F. Esta familia en alto P, se comporta diferente a la familia 1 y 2, la prueba falta de ajuste sugiere el modelo 7 es el de mejor ajuste y explica el 99.9% de la suma de cuadrados del total, pero encierra dos componentes de interacción. Por simplicidad del modelo y con base el R^2 se adopta el modelo 3 ($m + [a] + [d] + [aa]$) con un coeficiente de R^2 de 97.2%. En este modelo los efectos de dominancia son más importantes con 57.6%, seguido de los efectos aditivos (21.5%) y de la interacción de [aa] que explica el 18% de la suma de cuadrados del total.

4.3.1.3 Análisis de covarianza del ambiente de bajo y alto P (tolerancia a estrés de P)

4.3.1.3.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)

En el Cuadro 3.14, se muestran los 9 modelos que incluyen, entre uno y cuatro parámetros, la suma de cuadrados para determinar la importancia de cada uno de los parámetros al modelo, el coeficiente de determinación y la prueba de Chi cuadrado que nos estima la importancia de la suma de cuadrados del residuo.

En general todos los modelos con excepción del modelo aditivo mostraron coeficiente de R^2 mayores al 90% y para todos los modelos la prueba de Chi cuadrado fue altamente significativa. El modelo aditivo mostró un coeficiente de R^2 de 43.1, el modelo aditivo dominante de 92%. Entre los modelos que incluyen tres parámetros, el de mejor ajuste fue el modelo 3 ($m + [a] + [d] + [aa]$), el cual recoge el 98.9% de la suma de cuadrados del total. El modelo con 4 parámetros que permite el mejor ajuste es el modelo 7, con un coeficiente R^2 de 99.1%. La suma de cuadrados secuencia permitió conocer la importancia y orden de entrada de cada uno de los parámetros al modelo general, el cual se muestra en el Cuadro 3.15G.

Según el Cuadro 3.15G, la tolerancia a estrés de P, se ajusta a un modelo aditivo dominante, con un coeficiente de R^2 de 92% de la suma de cuadrados. Los efectos genéticos aditivos y no aditivos son de igual importancia (43 y 49%, respectivamente). En el modelo general los efectos de interacción solo explican el 8% de la varianza total.

4.3.1.3.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)

La tolerancia a estrés de P, en esta familia, que el modelo aditivo recoge el 5.7% de la suma de cuadrados con una prueba de Chi cuadrado altamente significativa. El modelo aditivo dominante mostró un coeficiente de R^2 de 88.5, lo cual indica que en la tolerancia a bajo P en la familia son más importantes los efectos genéticos de dominancia. De los modelos con tres parámetros, el modelo 3 mostró el mayor R^2 (96.1%) y entre los modelos con 4 parámetros el de mejor ajuste fue el modelo 6 que explico el 100% y la prueba de Chi cuadrado no mostró diferencias significativas (Cuadro 3.14B).

El modelo de mejor ajuste para esta familia, fue tomado con base en la suma de cuadrados secuencial y se muestra en el Cuadro 3.15H. La prueba de falta de ajuste mostró que la tolerancia a bajo P, sigue un modelo aditivo dominante, en donde los efectos de dominancia son de mayor importancia y explican el 82.9% de la suma de cuadrados del total. Este modelo mostró un coeficiente de R^2 de 88.5%. Los efectos aditivos explican el 5.7% de la suma de cuadrados del modelo y no mostraron ser estadísticamente importantes, al igual que la componente de interacción que solo explico el 11.5% de la suma de cuadrados total.

4.3.1.3.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)

El modelo aditivo solo recoge el 16% de la suma de cuadrados del total, el modelo aditivo dominante el 84.7%. En los modelos con tres parámetros el de mejor ajuste fue el modelo 3 ($m + [a] + [d] + [aa]$) con un coeficiente R^2 de 95%, en los modelos con 4 parámetros el de mejor ajuste fue el modelo 6 ($m + [a] + [d] + [aa] + [ad]$) con un coeficiente R^2 de 95.5%. La prueba de Chi cuadrado mostró ser altamente significativa para todos los modelos (Cuadro 3.14C).

Con base en la suma de cuadrados secuencial de cada uno de los parámetros a ser incluidos en el modelo y a la prueba de falta de ajuste, se encontró la importancia y orden de entrada al modelo, los cuales son mostrados en el Cuadro 3.15I. Para esta familia al igual que en la familia 2, la tolerancia a estrés de P, se ajusta a un modelo aditivo dominante, con un coeficiente de R^2 de 84.7%. Los efectos dominantes son los de mayor importancia y explican el 68.7%, los aditivos explican el 16% y la interacción explican el 15.3% de la suma de cuadrados total, estos dos últimos parámetro no son estadísticamente significativos.

Cuadro 3.12 Suma de cuadrados del modelo sin corregir, suma de cuadrados residual, secuencial, coeficiente de determinación y Chi cuadrado (χ^2), por familia, evaluada en bajo P.

A. Familia 1 (CLA301xCLA312)

Modelo	Suma de cuadrados		SC secuencial	R ²	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	5628.4	492.2									**
1 ma	5937.0	175.7	316.6	64.3	64.7 **	20.6 ns					**
2 ma d	6073.3	39.3	136.3	92.0	54.2 **	16.6 **	29.6 **				**
3 ma daa	6107.9	4.7	34.6	99.1	27.0	17.5 *	65.1 *	29.6			ns
4 ma dad	6074.9	37.7	1.6	92.3	53.9 **	15.9	30.0		8.2		**
5 ma ddd	6091.7	21.0	18.3	95.7	56.2 **	17.4 *	2.7			31.8	**
6 ma daa ad	6108.9	3.7	1.0	99.2	27.0	17.0	65.1	29.4	6.4		ns
7 ma daa dd	6111.7	1.0	3.7	99.8	8.3	17.3 *	112.9	47.9		-30.5	ns
8 ma dad dd	6052.9	19.8	17.9	96.0	56.0	16.8	3.3		7.1	31.4	**
9 ma daa ad dd	6112.6	0.0	3.7	100.0	8.3	16.8	112.8	47.6	6.3	-30.4	**

B. Familia 2 (CLA304xCLA307)

Modelo	Suma de cuadrados		SC secuencial	R ²	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	6567.3	511.6									**
1 ma	6677.2	401.7	109.9	21.5	53.7 **	10.2					**
2 ma d	7019.3	59.6	342.1	88.4	38.3 **	3.1	37.6				**
3 ma daa	7048.3	30.6	29.0	94.0	20.4	4.1	61.0	20.2			**
4 ma dad	7040.9	38.0	21.6	92.6	39.4 **	5.6	35.4 *		-23.1		**
5 ma ddd	7033.5	45.4	14.2	91.1	40.1 **	3.8	19.1			21.1	**
6 ma daa ad	7077.5	1.5	29.1	99.7	19.3	7.2	61.6	22.9	-27.1		ns
7 ma daa dd	7052.4	26.5	4.1	94.8	5.9	4.0	98.1	34.3		-23.8	**
8 ma dad dd	7063.2	15.7	22.3	95.9	41.9	7.0	11.4		-27.6	26.9	**
9 ma daa ad dd	7078.9	0.0	1.5	100.0	10.6	7.0	84.0	31.3	-26.2	-14.4	**

C. Familia 3 (CLA303xCLA309)

Modelo	Suma de cuadrados		SC secuencial	R ²	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	3798.8	230.1									**
1 ma	3819.8	209.1	21.0	9.1	63.6 **	7.5					**
2 ma d	3988.6	40.3	168.8	82.5	46.0 **	10.4	42.0 *				**
3 ma daa	4011.7	17.2	23.1	92.5	21.4	9.9	74.2	28.1			**
4 ma dad	3990.7	38.2	2.1	83.4	46.2 *	9.1	41.6		11.3		**
5 ma ddd	3994.0	34.9	5.4	84.9	47.9 *	10.2	23.9			20.4	**
6 ma daa ad	4014.7	14.2	3.0	93.9	21.0	8.3	74.4	28.7	13.6		**
7 ma daa dd	4027.0	1.9	15.3	99.2	-21.7	9.9	185.2	69.6		-71.3	ns
8 ma dad dd	3996.9	32.0	6.1	85.1	48.2	8.6	22.1		13.2	21.9	**
9 ma daa ad dd	4028.9	0.0	14.2	100.0	-20.5	8.6	181.6	68.7	10.7	-68.9	**

Cuadro 3.13 Suma de cuadrados del modelo sin corregir, suma de cuadrados residual, secuencial, coeficiente de determinación y Chi cuadrado (χ^2), por familia, evaluada en Alto P

A. Familia 1 (CLA301xCLA312)

Modelo	Suma de cuadrados		SC secuencial	R ²	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	8154.9	982.6									**
1 ma	8693.4	364.1	538.5	59.7	73.1 **	22.7					**
2 mad	9039.7	17.9	346.2	98.0	60.6 **	17.7 **	47.1 **				**
3 ma daa	9047.9	9.6	8.2	98.9	45.6	18.0 *	67.7	15.7			**
4 ma dad	9044.6	12.9	5.0	98.6	60.3 **	16.9 *	47.9 *		14.0		**
5 ma ddd	9041.7	15.8	2.1	98.3	61.0 **	17.9 *	38.3			11.7	**
6 ma daa ad	9052.2	5.3	4.3	99.4	45.9	17.2	67.7	15.0	13.0		*
7 ma daa dd	9052.3	5.2	4.4	99.4	25.8	17.9	119.4	35.4		-34.0	*
8 ma dad dd	9046.1	11.4	1.5	98.7	60.6 *	17.1	40.3		13.2	10.1	**
9 ma daa ad dd	9057.5	0.0	5.3	100.0	23.8	17.1	124.8	36.8	14.4	-37.6	

B. Familia 2 (CLA394xCLA397)

Modelo	Suma de cuadrados		SC secuencial	R ²	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	8324.3	788.2									**
1 ma	8688.4	424.1	364.1	46.2	58.9 **	16.4					**
2 mad	9101.3	11.2	412.9	98.6	44.3 **	7.4 *	40.6 **				*
3 ma daa	9110.7	1.8	9.4	99.8	33.1 *	8.0 *	55.4 **	12.2			ns
4 ma dad	9102.2	10.3	0.9	98.7	44.0 **	7.0	41.1 *		4.7		**
5 ma ddd	9112.3	0.2	11.0	100.0	45.5 **	8.0 **	24.7 **			19.2 **	ns
6 ma daa ad	9111.0	1.5	0.3	99.8	33.2	7.7	55.3	11.9	2.8		ns
7 ma daa dd	9112.4	0.1	1.7	100.0	42.9 *	8.0 *	30.5	2.6		15.9	ns
8 ma dad dd	9112.4	0.1	10.2	100.0	45.3 **	7.9 *	25.2 *		1.8	18.8	ns
9 ma daa ad dd	9112.5	0.0	1.5	100.0	42.5	7.9	31.6	2.8	1.8	15.2	

C. Familia 3 (CLA303xCLA309)

Modelo	Suma de cuadrados		Aumento de ln SC por	R ²	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	4522.2	373.0									**
1 ma	4602.4	292.9	80.1	21.5	69.6 **	15.2					**
2 mad	4817.1	78.1	214.7	79.1	48.9 *	16.9	47.2				**
3 ma daa	4884.8	10.4	67.7	97.2	8.2	16.3	99.6 *	47.2			**
4 ma dad	4817.3	77.9	0.2	79.1	48.9 *	16.5	47.2		3.1		**
5 ma ddd	4849.3	45.9	32.2	87.7	54.0 *	16.3	2.4			48.9	**
6 ma daa ad	4885.1	10.2	0.3	97.3	8.2	15.8	99.6	47.2	3.9		**
7 ma daa dd	4894.9	0.3	10.1	99.9	-26.3	16.5 *	188.2	80.3		-56.6	ns
8 ma dad dd	4848.6	45.7	32.2	87.7	54.1	15.9	2.4		3.1	48.9	**
9 ma daa ad dd	4895.2	0.0	10.2	100.0	-26.4	15.9	188.6	80.4	4.5	-56.9	

Cuadro 3.14. Suma de cuadrados del modelo sin corregir, suma de cuadrados residual,secuencial, coeficiente de determinación y Chi cuadrado (χ^2), por familia, evaluada en bajo P cov alto P

A. Familia 1 (CLA301aCLA312)

Modelo	Suma de cuadrados		SC Residual	R ²	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	28325.0	2955.2									**
1 ma	29597.1	1683.1	1272.1	43.1	68.7 **	22.6					**
2 ma d	31044.6	235.7	1447.4	92.0	49.9 **	22.6 *	45.2 *				**
3 ma daa	31248.8	31.4	204.3	98.9	21.6	22.6 *	81.1 *	32.1			**
4 ma dad	31050.1	230.1	5.5	92.2	49.9 *	21.8	45.2		7.4		**
5 ma ddd	31152.2	128.0	107.6	95.7	53.0 *	22.6 *	13.4			34.9	**
6 ma daaad	31254.3	25.9	5.5	99.1	21.6	21.8		32.1	7.4		**
7 ma daadd	31274.7	5.5	25.9	99.1	-1.3	22.6 *	139.9	54.2		-37.4	*
8 ma daddd	31157.7	122.5	107.6	95.9	53.0	21.8	13.4		7.4	34.9	**
9 ma daaddad	31280.2	0.0	25.9	100.0	-1.3	21.8	139.9	54.2	7.4	-37.4	**

B. Familia 2 (CLA304aCLA307)

Modelo	Suma de cuadrados		SC Residual	R ²	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	16165.0	1782.3									**
1 ma	16265.9	1681.4	100.9	5.7	51.9 **	6.4					**
2 ma d	17742.9	204.4	1477.0	88.5	32.9 **	6.4	45.7 *				**
3 ma daa	17877.9	69.4	135.1	96.1	9.9	6.4	74.8 *	26.1			**
4 ma dad	17811.3	136.0	68.4	92.4	32.9 *	9.0	45.7 *		-26.2		**
5 ma ddd	17840.5	106.8	97.6	94.0	35.8 *	6.4	15.3			33.3	**
6 ma daaad	17946.3	1.0	68.4	100.0	9.9	9.0 *	74.8 *	26.1	-26.2		ns
7 ma daadd	17878.9	68.4	1.0	88.8	5.4	6.4	86.2	30.4		-7.2	**
8 ma daddd	17908.9	38.4	97.6	97.8	35.8	9.0	15.3		-26.2	33.3	**
9 ma daaddad	17947.3	0.0	1.0	100.0	5.4	9.0	86.2	30.4	-26.2	-7.2	**

C. Familia 3 (CLA303aCLA309)

Modelo	Suma de cuadrados		SC Residual	R ²	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	23889.0	3035.5									**
1 ma	24374.4	2550.0	485.4	16.0	63.1 **	13.9					**
2 ma d	26460.1	464.4	2085.7	84.7	40.5 *	13.9	54.3 *				**
3 ma daa	26771.8	152.6	311.7	95.0	5.5	13.9	98.6	39.6			**
4 ma dad	26476.1	448.4	16.0	85.2	40.5	12.7	54.3		12.6		**
5 ma ddd	26567.0	357.5	106.9	88.2	43.6 *	13.9	22.5			34.8	**
6 ma daaad	26787.8	136.6	16.0	95.5	5.5	12.7	98.6	39.6	12.6		**
7 ma daadd	26908.5	16.0	136.6	97.4	-47.0	13.9	233.8	90.5		-85.9	**
8 ma daddd	26583.0	341.5	106.9	88.8	43.6	12.7	22.5		12.6	34.8	**
9 ma daaddad	26924.5	0.0	136.6	100.0	-47.0	12.7	233.8	90.5	12.6	-85.9	**

Cuadro 3.15. Suma de cuadrados, % de la suma de cuadrado total, coeficiente de determinación (R^2) y prueba de falta de ajuste

biente con Bajo P (Eficiencia en toma de P)

A. Familia 1 (CLA301xCLA312)

Parametro	SC secuencial	% SC Total	R2 (%)	
a	316.60	64.3	64.3	ns
d	136.34	27.7	92.0	*
aa	34.61	7.0	99.1	ns
ad	3.73	0.8	99.9	ns
dd	0.98	0.2	100.0	

B. Familia 2 (CLA304xCLA307)

Parametro	SC secuencial	% SC Total	R2 (%)	
a	109.93	21.5	21.5	ns
d	342.09	66.9	88.4	*
aa	29.01	5.7	94.0	ns
ad	29.14	5.7	99.7	ns
dd	1.47	0.3	100.0	

C. Familia 3 (CLA303xCLA309)

Parametro	SC secuencial	% SC Total	R2 (%)	
a	20.97	9.1	9.1	
d	168.83	73.4	82.5	
aa	23.08	10.0	92.5	
dd	15.31	6.7	99.2	
ad	1.86	0.8	100.0	

biente con Alto P (Respuesta a P)

A. Familia 1 (CLA301xCLA312)

Parametro	SC secuencial	% SC Total	R2 (%)	
a	538.51	59.7	59.7	ns
d	346.22	38.4	98.0	**
aa	8.25	0.9	98.9	ns
ad	4.39	0.5	99.4	ns
dd	5.22	0.6	100.0	

E. Familia 2 (CLA304xCLA307)

Parametro	SC secuencial	% SC Total	R2 (%)	
a	364.09	46.2	46.2	ns
d	412.89	52.4	98.6	**
dd	11.01	1.4	100.0	**
ad	0.11	0.0	100.0	ns
aa	0.11	0.0	100.0	

F. Familia 3 (CLA303xCLA309)

Parametro	SC secuencial	% SC Total	R2 (%)	
a	80.15	21.5	21.5	
d	214.75	57.6	79.1	
aa	67.70	18.1	97.2	
dd	10.08	2.7	99.9	
ad	0.34	0.1	100.0	

o P Cov Alto P (Efectos geneticos debido a bajo P)

A. Familia 1 (CLA301xCLA312)

Parametro	SC secuencial	% SC Total	R2 (%)	
a	1272.13	43.0	43.1	ns
d	1447.43	49.0	92.0	*
aa	204.26	6.9	98.9	ns
ad	25.68	0.9	99.8	ns
dd	5.52	0.2	100.0	

H. Familia 2 (CLA304xCLA307)

Parametro	SC secuencial	% SC Total	R2 (%)	
a	100.67	5.7	5.7	ns
d	1476.98	82.9	88.5	**
aa	135.08	7.6	96.1	ns
ad	66.40	3.8	100.0	ns
dd	0.97	0.1	100.0	

I. Familia 3 (CLA303xCLA309)

Parametro	SC secuencial	% SC Total	R2 (%)	
a	465.42	16.0	16.0	
d	2085.67	68.7	84.7	
aa	311.75	10.3	95.0	
dd	136.64	4.5	99.5	
ad	15.97	0.5	100.0	

4.3.2 Contenido de P Total (%)

4.3.2.1 Ambiente de bajo P

4.3.2.1.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)

El contenido de P total (%) en condiciones de bajo P, mostró que para los modelos con mas dos parámetros presentaron un coeficiente de R^2 superior al 99% y la prueba de Chi cuadrado no encontró diferencias significativas entre los valores observados y los estimados de acuerdo a los parámetros. Lo cual indica que los modelos propuestos explican de manera razonable la variabilidad observada en el carácter. El modelo aditivo explica el 50.3% de la suma de cuadrados total y la prueba de Chi cuadrado detecto diferencias altamente significativas, lo cual sugiere que el modelo aditivo no es apropiado para explicar la variabilidad observada (Cuadro 3.16).

El modelo de mejor ajuste se muestra en el Cuadro 3.19A, el cual fue definido con base en la suma de cuadrados secuencial y la importancia relativa que tienen los parámetros al ser incluidos en el modelo general. Con base en la prueba de falta de ajuste y partiendo del modelo general, se encontró que contenido de P total en condiciones de estrés de P, se ajusta a un modelo aditivo dominante, con un coeficiente de R^2 del 98.8%, en donde la componente aditivo y el dominante explican el 50.3 y 48.5% de la suma de cuadrados del total, respectivamente. La componente de interacción solo explica el 1.2% de la suma de cuadrados del total.

4.3.2.1.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)

El modelo aditivo mostró un coeficiente de R^2 de 2.7% y la prueba de Chi cuadrado detecto diferencias altamente significativas entre los valores observados y los estimados con base en los parámetros del modelo. El modelo aditivo dominante mostró un coeficiente de R^2 de 86.9% y la prueba de Chi cuadrado detecto diferencias altamente significativas. Los modelos 4, 6 y 8 fueron los de mejor ajuste con coeficiente de R^2 por encima de 96% y además la prueba de Chi cuadrado no mostró diferencias significativas (Cuadro 3.16B).

Con base en la suma de cuadrados secuencial por la inclusión de cada uno de los parámetros se definió el modelo general presentado en el Cuadro 3.19B. La prueba de falta de ajuste, detecto diferencias al sacar el parámetro [d], lo cual indica que es el modelo aditivo dominante el que está explicando la herencia del contenido de P total en la planta con un coeficiente de R^2 de 86.9%. En este modelo componente de dominancia está explicando el 86.9% de la suma de cuadrados del total y el componente aditivo tan solo el 2.7% sin importancia estadísticamente.

Los parámetros de interacción están explicando el 13.1% de la suma de cuadrados total y su inclusión dentro del modelo no es significativa estadísticamente.

4.3.2.1.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)

El modelo aditivo y aditivo dominante, mostraron coeficientes de determinación de 56.4 y 74.9%, respectivamente y la prueba de Chi cuadrado detecto diferencias estadísticas altamente significativas, lo cual indica que los modelos no explican completamente la variabilidad observada en la expresión del carácter. Los modelos con mas 2 parámetros explica por encima del 95% de la suma de cuadrados y la prueba de Chi cuadrado fue no significativa, excepto para el modelo 4 que mostró un R^2 de 79.6% y la prueba de Chi cuadrado detecto diferencias altamente significativa. Los modelos de mejor ajuste fueron los que incluyeron 4 parámetros y la prueba de Chi cuadrado no detecto diferencias significativas (Cuadro 3.16C).

En el Cuadro 3.19C, se muestra el modelo completo de mejor ajuste para la expresión del contenido de P total en la planta, la prueba de falta de ajuste no detecto diferencias estadísticas significativas al quitar los parámetro del modelo, lo cual sugiere que el modelo general es necesario para explicar la variabilidad de campo. El coeficiente de R^2 (96.7%) sugiere que el modelo de 3 parámetros ($m + [a] + [d] + [dd]$), es el modelo más simple para explicar la variación observada entre medias de generaciones para el carácter contenido de P total. Bajo este modelo los efectos aditivos son más importantes (56.4%), seguidos de la interacción $[dd]$ y el componente aditivo solo explico el 18.5% de la suma de cuadrados del total.

4.3.2.2 Ambiente de alto P

4.3.2.2.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)

El modelo aditivo mostró un R^2 de 70.7% y la prueba de Chi cuadrado detecto diferencias estadísticas altamente significativas. El modelo aditivo dominante mostró un R^2 de 86.8% y la prueba de Chi cuadrado no detecto diferencias estadísticas significativa, lo que sugiere que este modelo explica ampliamente la variación observada en campo presentando residuos muy bajos entre los datos observados y estimados. En general los modelos con más de dos parámetros mostraron coeficientes de R^2 superiores al 86%; los modelos 3 y 5 mostraron poco ajuste a través de la prueba de Chi cuadrado. Según el coeficiente de R^2 y la prueba de Chi cuadrado, el modelo 6 es el de mejor ajuste por explicar el 97.1% de la suma de cuadrados del total no detectarse diferencias estadísticas entre los valores observados y los estimados con base en los parámetros (Cuadro 3.17A).

Con base en la suma de cuadrados secuencial se el orden de entrada de los parámetros que definen modelo completo de mejor ajuste y es mostrado en el Cuadro 3.19D. La prueba de falta de ajuste está mostrando que en condiciones de alto P la acumulación de P en los tejidos se ajusta a un modelo aditivo y explica el 70.7% de la suma de cuadrados del total. Con base en la simplicidad del modelo se puede asumir el modelo aditivo dominante ya que permite explicar el 86.8% de la suma de cuadrados del total, en donde el componente de dominancia explica el 16.1% de la suma de cuadrados. Los componentes de interacción explican el 13.2% restante y no mostró diferencias estadísticas significativas.

4.3.2.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)

El modelo aditivo mostró un R^2 de 15.5 y la prueba de Chi cuadrado detecto diferencias estadísticas altamente significativas lo que sugiere que este modelo no logra explicar con confiabilidad la variabilidad del carácter. El modelo aditivo dominante explica el 85.1% de la suma de cuadrados del total y la prueba de Chi cuadrado no mostró diferencias estadísticas significativas, lo cual lo perfila como uno de los mejores modelos. En general todos los modelos con más de parámetros mostraron coeficientes de R^2 superiores al 91% y con un buen ajuste a los datos de campo ya que la prueba de Chi cuadrado no detecto diferencias significativas en ninguno de ellos. Los modelos 3, 6 y 7 según el coeficiente de R^2 fueron los de mejor ajuste (Cuadro 3.17B).

El modelo completo del Cuadro 3.19E, describe el modelo completo de mejor ajuste, se definió con base en el orden de entrada e importancia de los parámetros al modelo. La prueba de falta de ajuste, detecto que el contenido de P total en la planta y en esta familia se ajusta a un modelo aditivo dominante, con un coeficiente de determinación del 85.1%. A diferencias de la familia 1, aquí los efectos de dominancia son los de más importancia (69.6%), seguido de los efectos de aditividad (15.5%). Los componentes de interacción solo explican el 14.9% de la suma de cuadrados total, pero son estadísticamente no significativos. Entre los componentes de interacción sobresale la interacción de [aa].

4.3.2.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)

El modelo aditivo y aditivo dominante, mostraron coeficientes de R^2 de 79.5% y 79.7%, respectivamente y la prueba de Chi cuadrado detecto diferencias estadísticas altamente significativas, lo cual indica que estos modelos no son los adecuados para explicar la variabilidad observada en la expresión del carácter. Entre los modelos de 3 parámetros, el modelo 3 y 5 explican el 90.3 y 90.7% de la suma de cuadrados y entre los modelos con 4 parámetros fue el

modelo 8 el de mejor ajuste al mostrar un R^2 del 100% y una prueba de Chi cuadrado no significativo (Cuadro 3.17C)

En el cuadro 3.19F, se muestra los parámetros en su orden de entrada en el modelo completo, el cual se definió con base en la suma de cuadrados secuencial. La prueba de falta de ajuste detectó que el modelo reducido de mejor ajuste está involucrando dos componentes de interacción ($m + [a] + [d] + [dd] + [ad]$), con una R^2 de 100%. Por la simplicidad del modelo, se prefiere el modelo reducido que excluye la interacción $[ad]$ que muestra un R^2 de 90.7%, lo que da al modelo buena confiabilidad para explicar la variación del carácter. En este modelo los efectos genéticos aditivos son los de mayor importancia (79.5%), seguidos de la interacción de $[dd]$ (11%) y finalmente los efectos no aditivos que solo explican el 0.2% de la suma de cuadrados del total.

4.3.2.3 Ambiente de bajo P ajustado Cov alto P

4.3.2.3.1 Familia 1 (CLA301xCLA312)

Con el análisis de covarianza en donde la variable usada como covariable es el contenido del P total evaluado en condiciones de no estrés de P, se pretende hacer una corrección del ambiente de estrés bajo el supuesto que todas las generaciones se están llevando a un mismo nivel de contenido de P, por lo que el análisis permite hacer una estimación del efecto genético real asociado con la respuesta al estrés.

Bajo el anterior supuesto, el contenido de P total en tejidos de ajusta mejor a los modelos que involucran más de 3 parámetros. De manera general para todos los modelos estudiados la prueba de Chi cuadrado no detectó diferencias entre los valores observados en campo con los valores estimados a partir de los parámetros estimados en cada uno de los modelos. El modelo aditivo mostró un R^2 de 78.2% y el modelo aditivo dominante el 86.5% de la suma de cuadrados total. Entre los modelos de 3 parámetros, es el modelo 3 el que mostró el mejor ajuste y entre los modelos con 4 parámetros fue el modelo 6 quien explicó el 99.9% de la suma de cuadrados total (Cuadro 3.18A).

En la Cuadro 3.19G, se muestra el modelo completo de mejor ajuste que se definió con la importancia de entrada de cada uno de los componentes observada en la suma de cuadrados secuencial. La prueba de falta de ajuste para los modelos reducidos detectó que el modelo reducido de mejor ajuste es el que incluye ($m + [a] + [d] + [aa]$) que está explicando el 99.6% de la suma de cuadrados del total. Bajo este modelo los efectos aditivos son los de mayor importancia, explicando el 78.2% de la suma de cuadrados del total, seguido de la interacción de

[aa] que explica el 13% y finalmente el componente de dominancia que explica el 8.3% de la suma de cuadrados del total.

4.3.2.3.2 Familia 2 (CLA304xCLA307)

En general todos los modelos probados en esta familia mostraron un buen ajuste con coeficientes de R^2 superiores al 79% y en donde la prueba de Chi cuadrado no detecto diferencias estadísticas significativas, lo cual indica que tanto los modelos simples hasta los modelos más complejos explican de manera satisfactoria la variabilidad observada en el contenido de P total en la planta. El modelo aditivo mostró un R^2 de 79.3% y el aditivo dominante de 88.5%. Entre los modelos con tres parámetros fue el modelo 5 el de mejor ajuste con un R^2 de 96.5% y entre los de 4 parámetros el modelo de mejor ajuste fue el modelo 8 al explicar completamente la variabilidad observada en el contenido de P total (Cuadro 3.18B).

El modelo completo de mejor ajuste establecido con base en la suma de cuadrados secuencial de cada uno de los parámetros al ser incluidos en el modelo se muestra en el Cuadro 3.19H. La prueba de falta de ajuste detecto que el modelo reducido de mejor ajuste es el modelo aditivo que explica el 79.3% de la suma de cuadrados. El modelo aditivo dominante explica el 88.5% de la suma de cuadrados del total, aunque el parámetro [d] no mostró ser estadísticamente significativo, pero puede ser tomada como valido debido a la simplicidad del modelo y que aun puede contribuir en mayor porcentaje a explicar la variación observada en campo. Los parámetros de interacción solo están explicando el 11.5% de la suma de cuadrados total y no mostraron significancia estadística.

4.3.2.3.3 Familia 3 (CLA303xCLA309)

Esta familia mostró un comportamiento diferente a las dos familias anteriores, el modelo aditivo mostró un R^2 de 44.8%, lo cual indica que el modelo no es confiable y no se ajusta a los datos observados, además la prueba de Chi cuadrado mostró diferencias altamente significativas. El modelo aditivo dominante mostró un coeficiente de R^2 de 89.3% y una prueba de Chi cuadrado que no detecto diferencias estadísticas significativas, lo cual indica que este es el modelo más simple que permite explicar satisfactoriamente la variabilidad observada en el contenido de P de la planta. El modelo 3, fue el de mejor ajuste entre los modelos que involucran 3 parámetros, explica el 94.8% de la suma de cuadrados del total y una prueba de Chi cuadrado no significativa y entre los modelos con 4 parámetros fue el modelo 6 el que explico el 99.9% de la suma de cuadrados del total y con una prueba de Chi cuadrado que no detecto diferencias significativas (Cuadro 3.18C).

El orden de entrada de los parámetros al modelo general de mejor ajuste se muestra en el cuadro 3.20I. La prueba de falta de ajuste detectó que el modelo reducido de mejor ajuste es el modelo aditivo dominante y explica el 89.3% de la suma de cuadrados del total. Para este modelo el componente aditivo explica el 44.8% y el componente de dominancia el 44.5% de la suma de cuadrados del total. Los parámetros de interacción solo explican el 10.7% de la suma de cuadrados del total y no son estadísticamente significativos.

4.4 Análisis de varianzas generacionales

4.4.1 Rendimiento de grano

Las varianzas fenotípicas, ambientales y genotípicas fueron estimadas para los dos ambientes de evaluación (Cuadro 3.20).

4.4.1.1 Bajo P (eficiencia en la toma de P)

El cruzamiento de CLA303xCLA309, mostró la mayor varianza fenotípica, seguida del cruzamiento de CLA301xCLA312, mientras que el cruzamiento de CLA304xCLA307, mostró aproximadamente la mitad de los dos primeros cruzamientos. La Varianza ambiental mostró una tendencia similar a la mostrada la varianza fenotípica. La varianza genotípica fue mayor en el cruzamiento de fue CLA301xCLA312, seguida del cruzamiento de CLA303xCLA309 y finalmente el cruzamiento CLA304xCLA307, mostrando una tendencia en magnitud a la varianza fenotípica. En consecuencia de lo anterior la heredabilidad en sentido amplio, fue mayor en el cruzamiento de CLA301xCLA312 (52.4 ± 8.2 %), seguido del cruzamiento CLA304xCLA307 (41.9 ± 9.4 %) y finalmente el cruzamiento CLA303xCLA309 (39.6 ± 8.3 %), lo cual indica que para los tres cruzamientos el efecto del ambiente mostró un efecto significativo.

Partiendo del modelo aditivo dominante, en el cruzamiento CLA301xCLA312 el 56.7% de la varianza genética es debida a la varianza aditiva y el 43.3% a la varianza de dominancia y por lo tanto mostró una heredabilidad en sentido estrecho de 29.7 ± 22.8 %. En el cruzamiento CLA304xCLA307, la varianza de dominancia es dos veces más grande que la varianza aditiva (67.4 Vs 32.6%, respectivamente), mostrando una heredabilidad en sentido estrecho de 13.7 ± 24.4 %. Para el cruzamiento de CLA303xCLA309, la varianza de dominancia esta es tres veces más grande que la varianza de aditividad, explicando el 26.1 y 73.9% de la varianza genética, respectivamente. Mostró una heredabilidad en sentido estrecho de 10.3 ± 24.7 %. En general para los tres cruzamientos la heredabilidad en sentido estrecho tiende a ser baja, debido a la influencia del ambiente sobre la expresión de la eficiencia en la toma de P.

Cuadro 3.16. Suma de cuadrados del modelo sin corregir, residual, secuencial, coeficiente de determinación (R²) y Chi cuadrado (x²), para el contenido de P total (%) en la familia 1, evaluada en bajo P.

A. Familia 1 (CLA301aCLA312)

Modelo	Suma de cuadrados		SC Secuencial	R ² (%)	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	15574.0	228.2									**
1 ma	15788.9	113.3	114.9	50.3	0.23 **	0.03					**
2 mad	15899.5	2.7	110.6	98.8	0.26 **	0.02 **	-0.05 **				ns
3 mad aa	15900.7	1.5	1.2	99.4	0.24 **	0.02 *	-0.02	0.03			ns
4 mad ad	15901.3	0.9	1.8	99.6	0.26 **	0.02 *	-0.05 **		-0.04		ns
5 mad dd	15901.4	0.8	1.8	99.6	0.26 **	0.02 *	-0.09 *			0.04	ns
6 mad aa ad	15901.8	0.4	1.0	99.8	0.24 *	0.02	-0.03	0.02	-0.04		ns
7 mad aa dd	15901.7	0.5	1.0	99.8	0.31	0.02	-0.18	-0.04		0.09	ns
8 mad ad dd	15902.0	0.2	0.7	99.9	0.26 **	0.02 *	-0.08		-0.03	0.03	ns
9 mad aa ad dd	15902.2	0.0	0.4	100.0	0.29	0.02	-0.14	-0.03	-0.03	0.07	

B. Familia 2 (CLA304aCLA307)

Modelo	Suma de cuadrados		SC Secuencial	R ² (%)	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	15860.0	88.4									**
1 ma	15862.4	86.0	2.4	2.7	0.28 **	0.00					**
2 mad	15936.8	11.6	74.4	86.9	0.29 **	0.00	-0.06 *				**
3 mad aa	15936.8	11.5	0.1	86.9	0.30 *	0.00	-0.07	-0.01			**
4 mad ad	15945.1	3.3	8.3	96.3	0.29 **	0.00	-0.06 *		-0.12		ns
5 mad dd	15937.5	10.9	0.7	87.7	0.29 **	0.00	-0.03			-0.03	**
6 mad aa ad	15945.2	3.2	8.3	96.4	0.30	0.00	-0.07	-0.01	-0.12		ns
7 mad aa dd	15938.7	8.6	2.9	90.2	0.18	0.00	0.21	0.11		-0.17	**
8 mad ad dd	15945.9	2.4	0.9	97.3	0.29 **	0.00	-0.03		-0.12	-0.03	ns
9 mad aa ad dd	15948.4	0.0	3.2	100.0	0.18	0.00	0.23	0.11	-0.12	-0.18	

C. Familia 3 (CLA303aCLA309)

Modelo	Suma de cuadrados		SC Secuencial	R ² (%)	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	8224.2	85.8									**
1 ma	8272.5	37.4	48.3	56.4	0.25 **	0.03					**
2 mad	8280.4	21.5	15.9	74.9	0.27 **	0.02	-0.03				**
3 mad aa	8306.4	3.6	18.0	95.8	0.34 **	0.03 *	-0.11 *	-0.08			ns
4 mad ad	8292.4	17.5	4.0	79.6	0.26 **	0.03	-0.03		-0.06		**
5 mad dd	8307.1	2.8	18.7	96.7	0.26 **	0.03 *	0.09			-0.12	ns
6 mad aa ad	8309.4	0.6	3.0	99.3	0.34 *	0.03	-0.11	-0.08	-0.05		ns
7 mad aa dd	8307.5	2.4	1.1	97.2	0.29	0.03	0.02	-0.03		-0.07	ns
8 mad ad dd	8309.2	0.7	16.8	99.1	0.26 *	0.03	0.09		-0.04	-0.11	ns
9 mad aa ad dd	8310.0	0.0	0.6	100.0	0.30	0.03	-0.02	-0.04	-0.04	-0.05	

Cuadro 3.17. Suma de cuadrados del modelo sin corregir, residual, secuencial, coeficiente de determinación (R²) y Chi cuadrado (x²), para el contenido de P total (%) por familia, evaluada en Alto P.

A. Familia 1 (CLA301xCLA312)

Modelo	Suma de cuadrados		SC secuencial	R ² (%)	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	4941.0	58.5									**
1 ma	4982.4	17.2	41.4	70.7	4.15 **	0.49 *					**
2 ma d	4991.8	7.7	9.4	86.8	4.00 **	0.42 *	0.46				ns
3 ma d aa	4992.5	7.1	0.6	87.9	3.64 *	0.42	0.86	0.37			*
4 ma d ad	4996.2	3.3	4.4	94.3	4.01 **	0.46 *	0.42		-1.34		ns
5 ma d dd	4991.9	7.7	0.0	86.8	4.00 **	0.42	0.44			0.03	*
6 ma d aa ad	4997.9	1.7	5.4	97.1	3.43	0.47	1.06	0.80	-1.51		ns
7 ma d aa dd	4996.1	3.5	3.6	94.0	1.43	0.43	6.19	2.57		-3.16	ns
8 ma d ad dd	4996.7	2.8	0.5	95.2	4.02 *	0.47	0.00		-1.47	0.45	ns
9 ma d aa ad dd	4999.6	0.0	1.7	100.0	1.87	0.47	4.86	2.15	-1.27	-2.27	

B. Familia 2 (CLA304xCLA307)

Modelo	Suma de cuadrados		Aumento SC por	R ²	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	20733.0	24.4									**
1 ma	20736.8	20.6	3.8	15.5	4.07 **	0.13					**
2 ma d	20753.7	3.6	17.0	85.1	4.32 **	0.04	-0.32 *				ns
3 ma d aa	20756.2	1.2	2.4	95.1	3.92 **	0.04	0.09	0.44			ns
4 ma d ad	20755.2	2.2	1.5	91.2	4.33 **	0.06	-0.32		-0.45		ns
5 ma d dd	20755.4	2.0	1.7	92.0	4.35 **	0.04	-0.79			0.45	ns
6 ma d aa ad	20756.5	0.9	0.3	96.5	4.00 *	0.05	0.01	0.36	-0.24		ns
7 ma d aa dd	20756.4	0.9	0.3	96.2	3.50	0.03	1.06	0.86		-0.55	ns
8 ma d ad dd	20755.8	1.6	0.5	93.4	4.35 *	0.06	-0.65		-0.27	0.31	ns
9 ma d aa ad dd	20757.4	0.0	0.9	100.0	3.22	0.06	1.89	1.12	-0.45	-1.10	

C. Familia 3 (CLA303xCLA309)

Modelo	Suma de cuadrados		Aumento SC por	R ²	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	16420.0	155.2									**
1 ma	16543.4	31.9	123.4	79.5	3.56 **	0.40 *					**
2 ma d	16543.7	31.5	0.4	79.7	3.55 **	0.40 *	0.05				**
3 ma d aa	16560.1	15.1	16.4	90.3	2.84 *	0.40	0.97	0.75			**
4 ma d ad	16549.6	25.7	5.8	83.5	3.55 **	0.43	0.01		-0.56		**
5 ma d dd	16560.8	14.5	17.1	90.7	3.59 **	0.39	-0.84			1.08	**
6 ma d aa ad	16569.7	5.6	9.6	96.4	2.75	0.43	1.03	0.84	-0.72		*
7 ma d aa dd	16561.4	13.8	1.3	91.1	3.27	0.39	-0.10	0.33		0.67	**
8 ma d ad dd	16575.2	0.0	25.7	100.0	3.60 **	0.44 **	-1.15 *		-0.92 *	1.38 *	ns
9 ma d aa ad dd	16575.2	0.0	5.6	100.0	3.67	0.44	-1.30	-0.07	-0.93	1.47	

Cuadro 3.18. Suma de cuadrados del modelo sin corregir, residual, secuencial, coeficiente de determinación (R²) y Chi cuadrado (x²), para el contenido de P total (%) por familia, evaluada en Bajo P cov alto P.

A. Familia 1 (CLA301xCLA312)											
Modelo	Suma de cuadrados		SC Secuencial	R ² (%)	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	14754.0	29.1									**
1 ma	14776.8	6.4	22.8	78.2	48.69 **	3.02 *					ns
2 mad	14779.2	3.9	2.4	86.5	48.62 **	3.02 *	1.85				ns
3 madaa	14783.0	0.1	3.8	99.6	44.98 **	3.02 **	6.74 *	4.37 *			ns
4 madad	14778.3	3.8	0.1	86.9	48.62 **	3.12	1.85		-0.98		ns
5 madd	14782.6	0.6	3.3	97.8	48.36 **	3.02 *	-3.72			6.11	ns
6 madaaad	14783.1	0.0	0.1	99.9	44.98 **	3.12 *	6.74 *	4.37	-0.98		ns
7 madaaad	14783.0	0.1	0.0	99.7	45.78 **	3.02 *	4.63	3.58		1.34	ns
8 madaddd	14782.6	0.6	3.3	98.2	48.36 **	3.12	-3.72		-0.98	6.11	ns
9 madaaaddd	14783.1	0.0	0.0	100.0	45.78	3.12	4.63	3.58	-0.98	1.34	

B. Familia 2 (CLA304xCLA307)											
Modelo	Suma de cuadrados		SC Secuencial	R ² (%)	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	19936.0	39.4									**
1 ma	19967.2	8.1	31.2	79.3	57.64 **	3.54 *					ns
2 mad	19970.9	4.5	3.6	88.5	58.70 **	3.54 *	2.28				ns
3 madaa	19973.5	1.9	2.6	95.1	53.51 **	3.54 *	6.31	3.62			ns
4 madad	19972.2	3.1	1.4	92.0	58.70 **	3.91 *	2.28		-3.71		ns
5 madd	19974.0	1.4	3.1	96.5	57.23 **	3.54 *	-3.17			5.96	ns
6 madaaad	19974.8	0.6	1.4	98.6	53.51 **	3.91	6.31	3.62	-3.71		ns
7 madaaad	19974.0	1.4	0.6	96.5	58.82	3.54	-2.22	0.41		5.42	ns
8 madaddd	19975.4	0.0	3.1	100.0	57.23 **	3.91 **	-3.17		-3.71 *	5.96 *	ns
9 madaaaddd	19975.4	0.0	0.6	100.0	58.82	3.91	-2.22	0.41	-3.71	5.42	

C. Familia 3 (CLA303xCLA309)											
Modelo	Suma de cuadrados		SC Secuencial	R ² (%)	Parámetros						X ² (p)
	Modelo	Residual			m	a	d	aa	ad	dd	
0 m	19946.0	28.0									**
1 ma	19958.8	15.4	12.6	44.8	57.68 **	2.24					**
2 mad	19971.0	3.0	12.6	89.3	55.91 **	2.24 *	4.19 *				ns
3 madaa	19972.5	1.5	1.6	94.8	53.47 **	2.24	7.29	2.77			ns
4 madad	19972.4	1.6	1.4	94.4	55.91 **	2.82	4.19		-3.78		ns
5 madd	19972.0	2.0	1.0	92.9	58.21 **	2.24	1.11			3.38	ns
6 madaaad	19974.0	0.0	1.4	99.9	53.47 **	2.82 *	7.29 *	2.77	-3.78		ns
7 madaaad	19972.6	1.4	0.0	94.9	52.68	2.24	9.58	3.83		-1.46	ns
8 madaddd	19973.5	0.5	1.0	98.0	58.21 **	2.82	1.11		-3.78	3.38	ns
9 madaaaddd	19974.0	0.0	0.0	100.0	52.68	2.82	9.58	3.83	-3.78	-1.46	

Cuadro 3.19. Suma de cuadrados, % de la suma de cuadrado total, coeficiente de determinación (R^2) y prueba de falta de ajuste

Ambiente con bajo P					B. Familia 2 (CLA304xCLA307)					C. Familia 3 (CLA303xCLA309)				
A. Familia 1 (CLA301xCLA312)														
Parametro	SC	% SC	R2		Parametro	SC	% SC	R2		Parametro	SC	% SC	R2	
	secuencial	Total	(%)			secuencial	Total	(%)			secuencial	Total	(%)	
a	114.87	50.3	50.3	ns	a	2.39	2.7	2.7	ns	a	48.34	56.4	56.4	ns
d	110.64	48.5	98.8	**	d	74.36	84.2	86.9	*	d	15.89	18.5	74.9	ns
dd	1.83	0.8	99.6	ns	ad	8.30	9.4	96.3	ns	dd	18.70	21.8	96.7	ns
ad	0.69	0.3	99.9	ns	dd	0.89	1.0	97.3	ns	ad	2.09	2.4	99.1	ns
aa	0.16	0.1	100.0		aa	2.42	2.7	100.0		aa	0.74	0.9	100.0	
Ambiente con alto P					E. Familia 2 (CLA304xCLA307)					F. Familia 3 (CLA303xCLA309)				
D. Familia 1 (CLA301xCLA312)														
Parametro	SC	% SC	R2		Parametro	SC	% SC	R2		Parametro	SC	% SC	R2	
	secuencial	Total	(%)			secuencial	Total	(%)			secuencial	Total	(%)	
a	41.38	70.7	70.7	*	a	3.78	15.5	15.5	ns	a	123.35	79.5	79.5	*
d	9.44	16.1	86.8	ns	d	16.96	69.6	85.1	*	d	0.37	0.2	79.7	ns
ad	4.39	7.5	94.3	ns	aa	2.42	10.0	95.1	ns	dd	17.06	11.0	90.7	ns
aa	1.61	2.8	97.1	ns	ad	0.35	1.4	96.5	ns	ad	14.43	9.3	100.0	*
dd	1.71	2.9	100.0		dd	0.86	3.5	100.0		aa	0.02	0.0	100.0	
Bajo P Cov Alto P					H. Familia 2 (CLA304xCLA307)					I. Familia 3 (CLA303xCLA309)				
G. Familia 1 (CLA301xCLA312)														
Parametro	SC	% SC	R2		Parametro	SC	% SC	R2		Parametro	SC	% SC	R2	
	secuencial	Total	(%)			secuencial	Total	(%)			secuencial	Total	(%)	
a	22.79	78.2	78.2	*	a	31.25	79.3	79.3	*	a	12.56	44.8	44.8	ns
d	2.43	8.3	86.5	ns	d	3.62	9.2	88.5	ns	d	12.46	44.5	89.3	*
aa	3.80	13.0	99.6	*	dd	3.14	8.0	96.5	ns	aa	1.52	5.4	94.8	ns
ad	0.10	0.3	99.9	ns	ad	1.38	3.5	100.0		ad	1.43	5.1	99.9	ns
dd	0.03	0.1	100.0		aa	0.01	0.0	100.0		dd	0.04	0.1	100.0	

Para los tres cruzamientos el grado medio de dominancia como la relación de dominancia fue superior a 1, lo cual está indicando que los genes que están involucrados en incrementar la eficiencia en la toma de P, presentan una acción de sobredominancia (Cuadro 3.20). El número de alelos involucrados en la eficiencia de la toma de P, varía aproximadamente de 7 a 25, lo cual corrobora que la herencia en la toma de P, es de tipo poligénica, lo cual coincide con los valores bajos de heredabilidad en sentido estrecho y la fuerte influencia del ambiente.

4.4.1.2 Alto P (eficiencia en el uso de P)

En el ambiente de alto P, los cruzamientos mostraron una tendencia similar a la mostrada en bajo P. La mayor varianza fenotípica fue mostrada por el cruzamiento CLA303xCLA309, seguido del cruzamiento CLA301xCLA312 y finalmente el cruzamiento CLA304xCLA307 que mostró el valor más bajo. Los dos primeros cruzamientos mostraron similar varianza genotípica (282 y 280, respectivamente), mientras el cruzamiento CLA304xCLA307, mostró el valor más bajo. El cruzamiento CLA303xCLA309, mostró la mayor varianza ambiental, seguida del cruzamiento CLA301xCLA312 y finalmente el cruzamiento CLA304xCLA307. Lo anterior se refleja en los valores de heredabilidad en sentido amplio, siendo mayor en el cruzamiento de CLA304xCLA307 ($49.7 \pm 8.7\%$), seguido de CLA301xCLA312 ($44.5 \pm 8.9\%$) y finalmente el cruzamiento de CLA303xCLA309 que mostró el valor más bajo ($38.8 \pm 8.5\%$), estos resultados están indicando que para los tres cruzamientos el efecto del ambiente es grande y explica más del 50% de la variación observada.

En condiciones de alto P, la eficiencia en el uso de P, está mostrando una mayor importancia de la varianza genética aditiva sobre la varianza genética de dominancia, observando que para el cruzamiento CLA304xCLA3307, la varianza aditiva es tres veces más grande que la varianza de dominancia con respecto a la varianza genética total (78.1 y 21.9%, respectivamente), el cruzamiento de CLA301xCLA312, mostró una tendencia similar a la anterior (74.6 y 25.4%, respectivamente). Para el cruzamiento de CLA303xCLA309, la varianza de dominancia fue ligeramente superior a la varianza de aditividad (58.1 y 41.9%, respectivamente de la varianza genotípicas). Lo anterior se refleja en los valores de heredabilidad en sentido estrecho, siendo mayor para el cruzamiento de CLA304xCLA307 ($38.9 \pm 22\%$), seguido de CLA301xCLA307 ($33.2 \pm 22.5\%$) y el más bajo el cruzamiento CLA303xCLA309 con una heredabilidad de $16.3 \pm 24.1\%$. La eficiencia en el uso de P, las heredabilidades en sentido estrecho fueron mayores a las mostradas por la eficiencia en la toma. Los errores estándar de estas heredabilidades, muestran que estadísticamente no son significativas, debido al efecto ambiental.

Los genes que están involucrados en la eficiencia en el uso de P, muestran una herencia de dominancia parcial o codominancia, según los muestra el grado medio de dominancia. Y el

número de genes involucrados en la expresión varía de 7 a 14, lo cual explica los bajos valores de heredabilidad y la importancia del ambiente (Cuadro 3.20).

4.4.2 Contenido de P total (%)

En condiciones de estrés de P, se observó una disminución en la variabilidad fenotípica, genotípica y ambiental (Cuadro 3.20).

4.4.2.1 Bajo P (eficiencia en la toma de P)

La varianza fenotípica mostró una variación que va de 11.3 para el cruzamiento CLA301xCLA312, hasta 4.8 para el cruzamiento CLA303xCLA309. La varianza ambiental mostró una gradación inversa a la varianza fenotípica, en donde el cruzamiento CLA303xCLA309, mostró el valor más alto y el menor fue mostrado por el cruzamiento CLA301xCLA312. La varianza genotípica mostró una tendencia similar a la mostrada la varianza fenotípica, con valores que van desde 10.6 hasta 3.3. Lo anterior da lugar a altos valores de heredabilidad en sentido amplio, que van desde $94.1 \pm 29\%$ para el cruzamiento CLA301xCLA312 hasta $67.5 \pm 34\%$ para el cruzamiento CLA303xCLA309. El cruzamiento de CLA304xCLA307, mostró una heredabilidad en sentido amplio de $85.2 \pm 32\%$. Los errores estándares mostrados para la heredabilidad, sugieren que estos valores son confiables y que la acumulación de P en condiciones de estrés de P, está poco influida por efecto del ambiente.

Partiendo del modelo aditivo dominante, se observa que en los cruzamientos CLA301xCLA312 y CLA303xCLA309 la varianza de aditividad es 4 veces más grande que la varianza de dominancia, con heredabilidad en sentido estrecho de $83.4 \pm 18\%$ y $54.2 \pm 21\%$, respectivamente, mientras que para el cruzamiento CLA304xCLA307 es la varianza de dominancia la de mayor importancia en una relación de 1 a 4 y una heredabilidad de $13.7 \pm 24\%$, en este caso en particular la heredabilidad es poco confiable debido a que el error estándar es más grande al valor mismo de la heredabilidad. El grado medio de dominancia y la relación de dominancia indican que los genes involucrados en la disminución del contenido de P, están presentes con una acción de dominancia parcial para el caso de los cruzamientos 1 y 3 y con sobredominancia para el cruzamiento 2. El carácter está controlado por pocos genes que van desde uno (cruzamientos 1 y 3) hasta 5, lo cual es coincidente con los altos valores de heredabilidad tanto en sentido amplio y en estrecho.

4.4.2.2 Alto P (eficiencia en el uso de P)

En condiciones de alto P, la acumulación de P en tejidos, mostró la misma tendencia para la varianza fenotípica, genotípica y ambiental. Las tres varianzas fueron más grandes en el

cruzamiento de CLA303xCLA309, seguido del cruzamiento CLA301xCLA312 y finalmente el cruzamiento CLA304xCLA307. Lo anterior es consecuente con los valores de heredabilidad en sentido amplio, en donde el cruzamiento CLA303xCLA309, con mayor varianza ambiental mostró el valor más bajo de heredabilidad ($35.7 \pm 40\%$). El cruzamiento 2 mostró una heredabilidad de $84.2 \pm 30\%$ y el cruzamiento 1 de $79 \pm 30\%$ (Cuadro 3.20).

En condiciones de alto P, y para la acumulación del contenido de P en tejidos, la varianza aditiva es en general 2 veces más grande que la varianza de dominancia, con heredabilidad en sentido estrecho superiores al 50% en los cruzamientos 1 y 2, ($54.9 \pm 20\%$ y $61.3 \pm 20\%$, respectivamente) y $23.7 \pm 20\%$ para el cruzamiento 3. El grado medio de dominancia mostró la presencia de dominancia completa en la disminución del contenido de P total en la planta, además que es una característica que está controlada por pocos genes (1 a 3), lo cual es coincidente con lo altos valores de heredabilidad mostrados.

Cuadro 3.20. Parámetros genéticos para la toma y uso de P, evaluado en dos ambientes de bajo y alto P.

Parámetros genéticos en F2	Familia	Rendimiento de grano				Contenido de P total (%)			
		Bajo P		Alto P		Bajo P		Alto P	
Varianza Fenotípica	1 CLA301xCLA312	603.5		630.7		11.3		29.8	
	2 CLA304xCLA307	320.1		375.8		8.6		14.6	
	3 CLA303xCLA309	749.9		726.8		4.8		319.4	
Varianza ambiental	1 CLA301xCLA312	287.5		350.0		0.7		6.2	
	2 CLA304xCLA307	185.8		188.9		1.3		2.3	
	3 CLA303xCLA309	452.9		444.8		1.6		205.3	
Varianza genotípica	1 CLA301xCLA312	316.0		280.7		10.6		23.5	
	2 CLA304xCLA307	134.3		187.0		7.3		12.3	
	3 CLA303xCLA309	297.0		282.0		3.3		114.2	
Varianza aditiva	1 CLA301xCLA312	179.1	56.7	209.3	74.6	9.4	88.6	16.3	69.5
	2 CLA304xCLA307	43.8	32.6	146.1	78.1	1.2	16.1	9.0	72.8
	3 CLA303xCLA309	77.4	26.1	118.3	41.9	2.6	80.4	75.6	66.2
Varianza de dominancia	1 CLA301xCLA312	136.9	43.3	71.4	25.4	1.2	11.4	7.2	30.5
	2 CLA304xCLA307	90.5	67.4	40.9	21.9	6.2	83.9	3.3	27.2
	3 CLA303xCLA309	219.6	73.9	163.8	58.1	0.6	19.6	38.5	33.8
Heredabilidad (amplia)	1 CLA301xCLA312	52.4 ± 8.2		44.5 ± 8.9		94.1 ± 29.0		79.0 ± 30.0	
	2 CLA304xCLA307	41.9 ± 9.4		49.7 ± 8.7		85.2 ± 32.0		84.2 ± 30.0	
	3 CLA303xCLA309	39.6 ± 8.3		38.8 ± 8.5		67.5 ± 34.0		35.7 ± 40.0	
Heredabilidad (estrecho)	1 CLA301xCLA312	29.7 ± 22.8		33.2 ± 22.5		83.4 ± 18.0		54.9 ± 20.0	
	2 CLA304xCLA307	13.7 ± 24.4		38.9 ± 22.0		13.7 ± 24.0		61.3 ± 20.0	
	3 CLA303xCLA309	10.3 ± 24.7		16.3 ± 24.1		54.2 ± 21.0		23.7 ± 20.0	
Grado medio de dominancia (Vars)	1 CLA301xCLA312	1.2		0.8		0.5		0.9	
	2 CLA304xCLA307	2.0		0.7		3.2		0.9	
	3 CLA303xCLA309	2.4		1.7		0.7		1.0	
Grado medio de dominancia (Medias)	1 CLA301xCLA312	2.1		2.9		-2.9		1.0	
	2 CLA304xCLA307	5.5		5.6		24.3		-6.0	
	3 CLA303xCLA309	5.1		3.2		-0.8		0.5	
Numero de genes	1 CLA301xCLA312	7.3		9.6		0.7		1.2	
	2 CLA304xCLA307	18.7		7.1		5.2		0.8	
	3 CLA303xCLA309	25.7		14.2		1.3		3.0	

5 Conclusiones

En la familia (CLA301xCLA312), la toma de P, es un carácter de herencia poligénica, predominan los genes con efectos de dominancia, con una consecuente pérdida de la expresión de los genes aditivos. En condiciones de estrés la toma de P es de baja heredabilidad con genes sobredominantes. El uso de P, es de carácter poligénico, controlado por menos genes que la toma. Los genes presentan dominancia parcial, en donde la varianza de aditividad es más importante que la varianza de dominancia, con una heredabilidad moderadamente baja.

La eficiencia en el uso de P, está controlada por genes sobredominantes. Los efectos genéticos no aditivos tienen mayor importancia relativa que los no aditivos. La tolerancia genética a bajo P, está controlada por genes sobredominantes, con efectos genéticos no aditivos.

La eficiencia en la toma de P, se ajusta a un modelo aditivo dominante y explica el 92% de la variación observada. El parámetro aditivo es el de mayor importancia (64.3%). La epistasis no fue significativa. La eficiencia en el uso de P, se ajusta a un modelo aditivo dominante, predominan los efectos aditivos (59.7% de la suma de cuadrados del total). La tolerancia a estrés de P, se ajusta a un modelo aditivo dominante, en donde los efectos genéticos aditivos y no aditivos son de igual importancia (43 y 49%, respectivamente).

El contenido de P total en estrés de P, es de herencia transgresiva hacia el padre susceptible, controlada por pocos genes sobredominantes, con efectos no aditivos, mientras que en ambiente sin estrés, el contenido de P total es de herencia dominante. La herencia se ajusta a un modelo aditivo dominante, en donde la componente aditivo y el dominante explican el 50.3 y 48.5% de la suma de cuadrados del total, respectivamente.

En la Familia (CLA304xCLA307) la toma y uso de P, y la tolerancia a bajo P están controlados por genes con efectos no aditivos y con acción de sobredominancia. La toma de P se ajusta a un modelo aditivo dominante con predominio de los efectos no aditivos. La epistasis no fue detectada en la expresión del carácter. La herencia del uso de P se ajusta a un modelo aditivo dominante en donde los efectos genéticos aditivos y dominantes son de igual importancia en el modelo. La tolerancia a bajo P, se ajusta a un modelo aditivo dominante, en donde los efectos de dominancia son de mayor importancia. No se encontraron efectos epistáticos significativos.

El contenido de P total en el ambiente de bajo, alto P, presenta una herencia transgresiva hacia el padre susceptible, controlada por genes con efectos no aditivos. La herencia del contenido de P total en tejido en estrés de P sigue un modelo aditivo dominante. En donde componente de

dominancia es la más importante. En ambientes sin estrés el carácter se ajusta a un modelo aditivo dominante y predominan los efectos de dominancia.

Para la Familia 3 (CLA303xCLA309), La eficiencia en la toma, uso y tolerancia a bajo P está controlada por genes con efectos genéticos no aditivos y con acción de sobredominancia. La toma de P, se ajusta a un modelo aditivo dominante con dominio de la componente de dominancia. El uso de P, mostró que el modelo de mejor ajuste es el que incluye epistasis de aditividad x aditividad. El uso de P está controlado por genes con efectos dominancia. La tolerancia a estrés de P, se ajusta a un modelo aditivo dominante con predominio de los efectos dominantes.

El contenido de P total en este cruzamiento en el ambiente de bajo P y para el análisis ajustado está siendo controlada por genes con efectos no aditivos y acción génica de dominancia hacia el padre susceptible, mientras que el ambiente de alto P, los genes mostraron una acción génica de dominancia parcial hacia el padre tolerante. La herencia se ajusta a un modelo de 3 parámetros que incluye la epistasis de dominancia x dominancia. En ambientes sin estrés el carácter mostró una herencia que se ajusta a un modelo de 4 parámetros que incluye la interacción [ad].

La eficiencia en la toma de P mostro que la heredabilidad en sentido estrecho tiende a ser baja con valores que entre 10.3% a 29.7%, debido a la influencia del ambiente sobre la expresión de la eficiencia en la toma de P. El grado medio de dominancia fue superior a 1, por lo tanto los genes presentan acción de sobredominancia o de herencia transgresiva. El número de genes va de 7 a 25, lo cual corrobora que la herencia en la toma de P, es de tipo poligénica.

Para la eficiencia en el uso de P la heredabilidad en sentido amplio va entre 38.8 a 49.7%. Estos resultados están indicando la importancia del ambiente. La heredabilidad en sentido estrecho, va entre 16.3 a 38.9%.

Los genes que están involucrados en la eficiencia en el uso de P, muestran una herencia de dominancia parcial o codominancia, según los muestra el grado medio de dominancia. El número de genes involucrados en la expresión varía de 7 a 14, lo cual explica los bajos valores de heredabilidad y la importancia del ambiente.

6 Bibliografía

1. Avicultores, 2006. Pollo, un período de amplia oferta No. 130, Julio. 12-15 pp.
2. Bernal, J., G. E. Navas y C. R. Salamanca, 2005. Requerimientos de fertilización del cultivo de maíz en suelos de sabanas ácidas de Colombia. (Impreso), 9 p.
3. Bhalla P.L.; H.D. Slaterry: 1984. Ann. Bot. 53, 125-128 Citado por: Wissemeyer et al., 1987
4. Borlaug, Norman, 1999. Un reconocimiento a MASECA. 50° ANIVERSARIO DE MASECA, 13 DE MAYO DE 1999. http://www.isop.ucla.edu/profmex/volume4/3summer99/Spanish_version_MASECA.html
5. Borrero, J.C., S. Pandey, H. Ceballos, R. Magnavaca and A.F.C. Bahía Filho. 1995. Genetics variances for tolerance to soil acidity in a tropical maize population. Maydica 40:283-288
6. Cavalli, L.L. 1952. An analysis of linkage in quantitative inheritance. Quantitative inheritance, H.M.S.O. Londres. Páginas 135-144
7. Ceballos, H. 2005. Apuntes sobre Genética Cuantitativa. Escuela de postgrados. Universidad Nacional de Colombia. Sede Palmira.
8. Ceballos, H., S. Pandey, L. Narro, and J. C. Pérez-Velásquez. 1998. Additive, dominant, and epistatic effects for maize grain yield in acid and non-acid soils. Theor. Appl. Genet. 96:662-668.
9. Checa, O., H. Ceballos, and M. W. Blair. 2006. Generations means analysis of climbing ability in common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) In: Journal of Heredity. 97(5):456-465.
10. CIMMYT 1999/2000. 2000. World maize facts and trends: Meeting world maize needs: Technology opportunities and priorities for the public sector. 59p
11. CIMMYT, 1996. CIMMYT South American Regional Maize Program (SARMP). Final review. CIAT, Cali, Colombia
12. Collet L., De Leon C., Kolmeir M., Schomol N., Horst W. 2002. Assessment of aluminum sensitivity of maize cultivars using roots of intact plants and excised root tips. Journal of Plant Nutrition and Soil Science. V.165 No 3: 357-365
13. Cruz, D. C., 2001. Programa Genes, (Versao Windows) Aplicativo computacional em Genética e Estatística. Editora UFV. Universidad Federal de Vicosa. 648 p.
14. Dane, 2004 http://www.dane.gov.co/inf_est/censo_demografia.htm
15. De León, C., Narro, L., Torres, A. L.G. 2000, CORPOICA H108: primer híbrido de maíz en Colombia para suelos ácidos de la Altillanura Plana. Plegable divulgativo 17. CORPOICA C.I. La Libertad, Minagricultura y CIMMYT en la fecha 6/21/2000
16. De León, C., Narro, L., Torres, A. L.G., Caicedo G. S. 2001. Híbrido de maíz amarillo CORPOICA Altillanura H111. Plegable divulgativo No. 24. CORPOICA C. I. La Libertad, CIMMYT, SEMILLAS ANDRE en la fecha 7/19/2001

17. Duque - Vargas, J., S. Pandey, H. Ceballos and E. Knapp. 1994. Inheritance of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sc.* 34(1):50-54
18. Espinosa, C. A. 2000. El maíz de calidad proteínita.
19. <http://www.jornada.unam.mx/2000/09/18/cien-maiz.html>
20. Eticha D., Charles T., Claude W. Narro L., Angelika S., Walter H. 2005. Aluminium-induced callose formation in root apices: inheritance and selection trait for adaptation of tropical maize to acids soils. *Field Crops Research* 93: 252-263
21. Fakorede, M.A.B., N. N. Mulamba, y J. J. Mock. 1976. A comparative study of methods used for estimating leaf area of Maize (*Zea mays* L.) from nondestructive measurements. *In: Maydica*. XXII:37-46.
22. FAO, 1993. El maíz en la nutrición humana. Colección FAO: Alimentación y nutrición. No. 25. Roma. http://www.fao.org/documents/show_cdr.asp?url_file=/docrep/T0395S/T0395S07.html
23. FAO, 2004. Importaciones <http://www.fao.org/es/ess/toptrade/trade.asp>
24. FAO, 2004. Exportaciones. <http://www.fao.org/es/ess/top/country.jsp?lang=ES&country=44>
25. Fenalce, 2007. Importaciones 2005-2007.
26. Fincher, G.B.; A.B. Stone, 1981: In Tanner, W. and F. A. Loewus (eds.): *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series Vol. 13 B, 110-132, Springer-Verlag, Berlin
27. García, O. Jr. y W.J. Silva, 1979. Analise genetica da tolerancia ao aluminio em milho (Abstract). *Ciencia e Cultura* 31: 7, Suplemento 585
28. Galvao, J.D., y J.C. Silva. 1978. Heranca da tolerancia do Al na variedade de milho "piranao". *Revista Ceres*. 25: 71-78
29. Gaume, A., F. Machler, C. De Leon, L. Narro and E. Frossard. 2001. Low P tolerance by maize (*Zea mays* L.) genotypes: Significance of root grown, and organic acids and acid phosphatase root exudation. *In: Plant and Soil* 228:253-264
30. Guichang z., Hoddinott J. Taylor G. 1994. Characterization of 1,3-β-D-Glucan (Callose) synthesis in roots of *Triticum aestivum* in response to Aluminium Toxicity.. *J. Plant Physiol.* Vol. 144. pp. 229-234
31. Hallauer, A. R y J. B. Miranda, 1988. *Quantitative genetics in Maize breeding*. Second edition. Iowa state University Press. Ames. USA. 468 p
32. Horst, W.J., Puschel A.K., Schmohl N. 1997. Induction of callose formation is a sensitive marker for genotypic aluminum sensitivity in maize. *Plant & Soil* 192: 23-30
33. Howeler, R.H. 1990. Técnicas efectivas de selección para buscar tolerancia a la toxicidad del aluminio. En: *sorgo para suelos ácidos*. CIAT. Memorias de un taller sobre la evaluación del sorgo por su tolerancia a suelos tropicales de América Latina que contiene aluminio tóxico, Cali, Colombia. Mayo 28 a junio 2 de 1984. Salinas, J.C. y Gourley, L.M. (Eds). Cali, Colombia. 354 p
34. Kauss H. 1985. Callose biosynthesis as a Ca²⁺ regulated process and possible relations to the induction of other metabolic changes. *Cell Sci Suppl.* 2, 89-103

35. León, L. A. 1990. Disponibilidad del fósforo en los suelos ácidos del trópico Americano. In: Salinas, J. C. y Gourley, L. M. (Eds). *Sorgo para suelos ácidos*. CIAT. Memorias de un taller sobre la evaluación del sorgo por su tolerancia a suelos tropicales de América Latina que contiene aluminio tóxico, Cali, Colombia. Mayo 28 a junio 2 de 1984. Cali, Col. 354 p
36. Llungany M., Poschenrieder Ch., Barcelo J. 1994. Monitoring of Aluminium-induced inhibition of root elongation in four maize cultivars differing in tolerance to aluminium and protein toxicity. *Physiol. Plant.* 93, 265-271
37. Magnavaca, R., C.O. Gardner, and R.B. Clark. 1987a. Evaluation of inbred maize lines for aluminum tolerance in nutrient solution. p 255-265. In: W.H. Gabelman and B.C. Loughman (eds.) *Genetic aspects of plant mineral nutrition*. Martinus Nijhoff publishes, Dordrecht, The Netherlands
38. Magnavaca, R., C.O. Gardner, and R.B. Clark. 1987b. Inheritance of aluminum tolerance in maize. p 201-212. In: W. H. Gabelman and B.C. Loughman (eds.) *Genetic aspects of plant mineral nutrition*. Martinus Nijhoff publishes, Dordrecht, The Netherlands
39. Mather, K., and L. Jinks, L. 1971. *Biometrical genetics*. New York: Cornell Univ. Press, Ithaca. p. 382
40. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Republica de Colombia. 2006. *Perspectivas del sector Agropecuario*. Segundo semestre de 2006.
41. Narro, L., S. Pandey, A. León, J.C. Pérez y F. Salazar. 1995. Investigación de maíz para suelos ácidos realizados por el CIMMYT. IV Taller Agropastoril para Suelos Acidos de las Sabanas y Taller Metodológico Agropastoril. Cochabamba, Bolivia, Sep. 25-29. 1995.
42. Narro, L. A., Pérez, J.C., Pandey, P., Crossa, J., Salazar, F., Arias, M.P., Franco, J. 2000. Diallel and triallel analysis in an acid soil tolerant maize (*Zea mays* L.) population. *Maydica* 45:302-308.
43. Narro, L.A., Pandey, S., De León, C., Salazar, F., Arias, M.P. 2001. Implications of soil-acidity tolerant maize cultivars to increase production in developing countries. In: *Plant Nutrient Acquisition-New Perspectives*, N. Ae, J. Arihara, K. Okada, and A. Srinivasan eds. Pp 447-463. Springer-Verlag, Tokio.
44. Noticias Agropecuarias, 2007. <http://www.ecampo.com/?event=news.display&id=CB286913-188B-7C0F-F2C6CDDC7109F60C>
45. Pandey S., C. Gardner y H. Ceballos. 1991. Selección recurrente en maíces tropicales. Experiencias en el cultivo del maíz en el área andina. PROCIANDINAO. IICA., BID. Quito, Ecuador.
46. Pandey, S. y C. O. Gardner. 1992. Recurrent selection for populations, variety, and hybrid improvement in tropical maize. *Adv. agron.* 48:1-87
47. Pandey, S., H. Ceballos, R. Magnavaca, A.F.C. Bahía Filo, J. Duque and L.E. Vinasco. 1994. Genetics of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sc.* 34:1511-1514
48. Pandey, S., H. Ceballos, and G. Granados. 1995. Registration of four Tropical Maize populations with Acid Soil Tolerance: SA-4, SA-5, SA-6 and SA-7. *Crop. Sci.* 35:1230-1231.

49. Pandey, Shivaji, Luis Alberto Narro León, Dennis Keith Friesen, and Stephen Robert Waddington. 2007. Breeding Maize for Tolerance to Soil Acidity. *Plant Breeding Reviews*. 28: 59-100
50. Pereira, O.A.P., E. Balmer and J.B. Miranda Filho. 1989. Inheritance of resistance to stalk rot, caused by *Colletotrichum graminicola* (CES) Wils, in maize (*Zea mays* L). *Rev. Brasil. Genet.* 12(1):53-65.
51. Rao, I. M., D. K. Friesen, and M. Osaki, 1999. Plant adaptation to phosphorus-limited tropical soil. In: M. Pessarakli. Ed. *Handbook of plant and crops stress*. Second edition. Chap. 4. Marcel Dekker, Inc. New York.
52. Rhue, R.D. and C.O. Grogan. 1977. Screening corn for Al tolerance using different Ca and Mg concentrations. *Agron. J.* 69: 755-760
53. Rhue, R.D., C.O. Grogan, E.W. Stockmeyer, and H.L. Everett. 1978. Genetic control of aluminum tolerance in corn. *Crop. Sci.* 18: 1063-1067
54. Rowe, K.E. y W. L Alexander, 1980. Computations for estimating the genetic parameters in joint-scaling tests. In: *Crop Sc.* 20:109-110 p
55. Salazar, F., S. Pandey, L. Narro, J.C. Pérez, H. Ceballos, S.N. Parentoni, and A.F.C. Bahia Filo. 1997. Diallel analysis of acid soil tolerant and intolerant tropical maize populations. *Crop Sci.* 35:1457-1462
56. Salinas J.G. y R. García, 1985. Métodos químicos para el análisis de suelos ácidos y plantas forrajeras. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Programa de forrajes tropicales. CIAT, Colombia. 83 p.
57. Salinas, J.G. y C.E. Castilla, 1990. Estrategias para el uso y manejo de los suelos ácidos en América Tropical. En: *sorgo para suelos ácidos*. CIAT. Memorias de un taller sobre la evaluación del sorgo por su tolerancia a suelos tropicales de América Latina que contiene aluminio tóxico, Cali, Colombia. Mayo 28 a junio 2 de 1984. Salinas, J.C. y Gourley, L.M. (Eds). Cali, Colombia. 354 p
58. SPDA.
http://www.inta.gov.ar/parana/info/documentos/produccion_vegetal/soja/evaluacion_manejo/fijacion.htm
59. Torres, A. L.G., Navas, A. A, Pandey, S. y León, L.A. 1993. Sikuni V110: Primera variedad de maíz en Colombia tolerante a suelos ácidos. Plegable, Corpoica. Villavicencio
60. Van De Venter , H.A. And H.B. Currier. 1977. The effect of Boron deficiency on callosa formation and ¹⁴C translocation in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Am. J.Bot.* 64, 861-865
61. Van Beem, J., M.E. Smith and R.W. Zobel. 1998. Estimating root mass in maize using portable capacitance meter. In: *Agron. J.* 90:566-570.
62. Vélez, German. 2005. Grupo Semillas.
<http://www.semillas.org.co/articulos2.htm?x=49172>

63. Wissemeier, A.H., F. Klotz, AND W.J. Horst. 1987. Aluminium induced callose synthesis in roots of soybean (*Glycine max* L.). *J. Plant Physiol.*129:487-492