



## APTITUD COMBINATORIA Y HETEROSIS DE POBLACIONES DE MAÍZ CACAHUACINTLE EN LOS VALLES ALTOS DE MÉXICO

### COMBINING ABILITY AND HETEROSIS IN CACAHUACINTLE MAIZE FROM THE HIGH VALLEYS OF MEXICO

Luis Antonio Flores-Hernández<sup>1</sup>, Fernando Castillo-González<sup>2\*</sup>, María Gricelda Vázquez-Carrillo<sup>3</sup>, Jorge Nieto-Sotelo<sup>4</sup>, Antonio Ramírez-Hernández<sup>2</sup>, Manuel Livera-Muñoz<sup>2</sup> e Ignacio Benítez-Riquelme<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto Nacional de investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo Experimental Iguala, Iguala de la Independencia, Guerrero, México. <sup>2</sup>Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Posgrado de Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. <sup>3</sup>INIFAP, Campo Experimental Valle de México, Laboratorio de Calidad de Maíz, Coatlinchán, Texcoco, Estado de México, México. <sup>4</sup>Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Jardín Botánico, Laboratorio de Fisiología Molecular, Ciudad de México, México.

\*Autor de correspondencia (fcastill@colpos.mx)

#### RESUMEN

La estimación de los parámetros genéticos de una población es un aspecto importante dentro del diseño de un programa de mejoramiento genético. Con el objetivo de estimar efectos de aptitud combinatoria general y específica (ACG y ACE) y heterosis, se evaluaron 14 poblaciones de maíz Cacahuacintle y sus cruzamientos en un arreglo dialélico diseño II de Griffing. El estudio se realizó durante el ciclo agrícola 2020 en Ayapango y Montecillo, Estado de México e Ixtenco, Tlaxcala, México bajo un diseño experimental de bloques completos al azar. Se detectaron diferencias significativas (Tukey,  $\leq 0.05$ ) en las variables evaluadas entre los progenitores, las cruzas y la interacción de ambos con el ambiente. Los efectos de ACG mostraron diferencias significativas en cada variable, mientras que los efectos de ACE no presentaron significancia para días a floración masculina. Se encontró que los efectos de ACG fueron más importantes que los de ACE en todas las variables estudiadas. Efectos de ACG significativos se identificaron en los progenitores I4, I6, C2, S2, Y6 y S5 para menor altura de planta (S2 = -12.2 y S5 = -8.7), precocidad (S2 = -3.5 y S5 = -3.0), tamaño de grano (Y6 = 0.3 y C2 = 0.6) y rendimiento de grano (I4 = 398.2 e I6 = 137.5). Las cruzas A3 × I4, I4 × Y2 y S5 × Y6 destacaron por sus efectos de ACE (1099.2, 1077.6 y 1160.4 respectivamente) y valores de heterosis con respecto al progenitor medio para rendimiento de grano ( $\geq 92.2$  %) y caracteres de planta: -2.0 % en altura de la planta, 13.3 % en longitud de mazorca y 9.7 % en longitud del grano. Las poblaciones del Estado de México, Puebla y Tlaxcala poseen características relevantes para su incorporación en programas de mejoramiento genético de maíz Cacahuacintle.

**Palabras clave:** Aptitud combinatoria, Cacahuacintle, diseño II de Griffing, heterosis, mejoramiento genético.

#### SUMMARY

Estimation the genetic parameters of a population is an important aspect in the design of a breeding program. With the aim of estimating general and specific combining ability (GCA and SCA) and heterosis effects, 14 populations of Cacahuacintle maize and their crosses were evaluated in a Griffing design II diallelic arrangement. The study was carried out during the 2020 growing season in Ayapango and Montecillo, State of Mexico and Ixtenco, Tlaxcala, Mexico under a randomized complete block experimental design. Significant differences were detected (Tukey,  $\leq 0.05$ ) in the traits evaluated between parents, crosses and the interaction of both with the environment. The effects of GCA showed significant differences in each trait, while the effects of SCA had no significance for days to male flowering. It was found that the

effects of GCA were more important than those of SCA in all variables studied. Significant GCA effects were identified in parents I4, I6, C2, S2, Y6 and S5 for lower plant height (S2 = -12.2 and S5 = -8.7), earliness (S2 = -3.5 and S5 = -3.0), grain size (Y6 = 0.3 and C2 = 0.6) and grain yield (I4 = 398.2 and I6 = 137.5). Crosses A3 × I4, I4 × Y2 and S5 × Y6 stood out for their effects of SCA (1099.2, 1077.6 and 1160.4, respectively) and heterosis values with respect to the mean parent for grain yield ( $\geq 92.2$  %) and plant traits: -2.0 % for plant height, 13.3 % for ear length and 9.7 % for grain length. Populations from the State of Mexico, Puebla and Tlaxcala have relevant traits for their incorporation into breeding programs of Cacahuacintle maize.

**Index words:** Cacahuacintle, combining ability, Griffing method II, heterosis, plant breeding.

#### INTRODUCCIÓN

México posee una enorme diversidad genética de maíz, producto de miles de años de evolución bajo domesticación e hibridación, misma que ha sido descrita y agrupada en 59 razas (Sánchez *et al.*, 2000; Wellhausen *et al.*, 1951). Esta variación está contenida en poblaciones locales, que son el resultado de la selección e hibridación realizada por agricultores a través del tiempo bajo las condiciones particulares de cada región; estas se consideran la fuente de nuevas variantes alélicas para los programas de mejoramiento genético (Rivas *et al.*, 2022).

En un programa de mejoramiento genético, la elección de los progenitores es determinante en el éxito del mismo (De la Cruz-Lázaro *et al.*, 2010), por lo que conocer la aptitud combinatoria de los progenitores mejora la eficiencia de los programas al determinar la factibilidad de los cruzamientos (Guerrero-Guerrero *et al.*, 2011).

La aptitud combinatoria se define como la capacidad de un individuo para combinarse con otros, medida por medio del valor genotípico de su progenie (Márquez, 1988). La aptitud combinatoria general (ACG) se refiere

al comportamiento promedio de un progenitor en combinaciones híbridas y la aptitud combinatoria específica (ACE) se usa para identificar las combinaciones híbridas con mejores o peores promedios que los promedios de los progenitores involucrados (Sprague y Tatum, 1942).

El diseño II de Griffing (1956) es uno de los más recurrentes para estimar efectos de ACG y ACE en cruzamientos dialélicos. Con la información obtenida se identifican materiales que posiblemente tienen un alto nivel de heterosis en la progenie, sin necesidad de hacer todas las cruzas posibles (Oyekunle *et al.*, 2015).

La heterosis o vigor híbrido es un fenómeno ampliamente conocido, el cual se describe como el incremento en rendimiento, tamaño, crecimiento y vigor en un cruzamiento comparado con el de sus padres, como resultado de la variación que está presente dentro de los progenitores (Shull, 1908; Springer y Stupar, 2007); se estima como la diferencia fenotípica de un rasgo entre la craza y el promedio de sus progenitores (Hochholdinger y Baldauf, 2018). Crossa *et al.* (1990) encontraron heterosis en rendimiento de grano de hasta 200 % en la craza Cacahuacintle × Reventador.

El maíz Cacahuacintle posee un grano único en su tipo de forma globosa y de consistencia harinosa con pericarpio delgado, se cultiva en nichos ecológicos específicos a más de 2000 metros de altitud en la región de los Valles Altos de México, como la Ciudad de México y regiones de los estados de Puebla, Tlaxcala, Hidalgo y de México (CONABIO, 2021; Wellhausen *et al.*, 1951). Este maíz es ampliamente usado en la industria, ya que se considera el mejor para la preparación de pozole (Bonifacio *et al.*, 2005; Flores-Hernández *et al.*, 2023). El tamaño, densidad y forma de grano tienen un papel fundamental para obtener el mayor volumen de floreado, así como un menor tiempo de cocción en la preparación de este platillo; por esta razón, tales características se consideran de gran importancia en la selección de las poblaciones para iniciar un programa de mejoramiento genético en este tipo de maíz (Bonifacio *et al.*, 2005; Flores-Hernández *et al.*, 2023; Vázquez y Santiago, 2013).

Por lo anterior, el mejoramiento genético de maíz Cacahuacintle no solo tiene que estar enfocado a obtener mejor rendimiento de grano, sino también en la obtención de granos de alta calidad para la industria; por esta razón, los objetivos de esta investigación fueron determinar los efectos de ACG, ACE y heterosis en 14 poblaciones de maíz Cacahuacintle de los Valles Altos de México, e identificar las sobresalientes para su incorporación a programas de mejoramiento genético.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material genético

Para este estudio se consideraron como progenitores 14 colectas de maíz Cacahuacintle (Cuadro 1) identificadas como sobresalientes en evaluaciones previas por sus características agronómicas, rendimiento de grano y divergencia genética entre un grupo de 39 poblaciones colectadas en los Valles Altos de México durante 2017 y 2018 en el Estado de México, Tlaxcala y Puebla (Flores-Hernández *et al.*, 2022).

Los cruzamientos dialélicos se realizaron mediante polinización manual en el ciclo agrícola 2019 en la localidad de Ayapango, Estado de México, donde se consideraron 15 plantas como hembras para realizar cada cruzamiento.

### Sitios experimentales y condiciones del cultivo

Las cruzas, sus progenitores y dos poblaciones de maíz Chalqueño (ENR y MAR) que se incluyeron como testigos se evaluaron en el ciclo agrícola 2020 en las localidades de Ayapango y Montecillo, en el Estado de México, e Ixtenco, Tlaxcala, México. El sitio experimental de Ayapango se localiza en las coordenadas 19° 08' 11" N y 98° 48' 30" O, a altitud de 2430 msnm, con 522.5 mm de precipitación y temperatura media anual de 15.7 °C. El sitio de Montecillo se localiza en las coordenadas 19°28' 07" N y 98°48' 54" O, a una altitud de 2245 msnm, donde la precipitación anual fue de 472.06 mm y la temperatura media fue de 16.4 °C. El sitio experimental de Ixtenco se localiza en las coordenadas 19° 15' 20" N y 97 53' 26" O con altitud de 2459 msnm, la precipitación fue de 654.6 mm con temperatura media anual de 15.2 °C (SMN, 2020). Para la siembra, se colocaron tres semillas cada 50 cm; posteriormente, y una vez emergido el cultivo, se realizó aclareo a dos plantas por mata para ajustar a una densidad de población aproximada de 47,000 plantas ha<sup>-1</sup>.

En la localidad Montecillo la siembra se realizó el 27 de mayo, en Ayapango el 29 de abril y en Ixtenco el 4 de mayo. En Montecillo se aplicó riego durante el ciclo de cultivo, mientras que en Ixtenco y Ayapango se evaluó bajo condiciones de temporal (secano). La fertilización se realizó con la fórmula 120-80-00.

### Diseño y unidad experimental

El experimento se estableció en un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones de manera uniforme en las tres localidades. La unidad experimental consistió de dos surcos de 5 m de longitud y 0.85 m de separación entre surcos.

**Cuadro 1. Poblaciones de maíz Cacahuacintle de los Valles Altos de México empleadas como progenitores en el método II de Griffing.**

Id	Localidad	Estado	Altitud (msnm)
T2	Techuchulco	Estado de México	2588
T3	Techuchulco		2591
T4	Techuchulco		2588
Y2	Calimaya		2700
Y6	Calimaya		2600
S3	San Felipe del Progreso		3023
S5	San Felipe del Progreso		2935
A3	Amecameca		2633
A7	Amecameca		2400
C2	Ciudad Serdán	Puebla	2615
C3	Ciudad Serdán		2670
I1	Ixtenco	Tlaxcala	2510
I4	Ixtenco		2510
I6	Ixtenco		2510

Id: identificación.

### Variables respuesta

Las variables estudiadas fueron días a floración masculina (FL) definidos a partir de la siembra hasta que el 50 % de las plantas mostraran anthesis) y altura de planta (AP) definida como la longitud en cm, desde la base del tallo hasta la lígula de la hoja bandera.

En la cosecha, de cada unidad experimental se seleccionaron de manera visual cuatro plantas con sus mazorcas de acuerdo con el tamaño y sanidad. Para evaluar las características de mazorca y grano, longitud de la mazorca (LM) y diámetro de mazorca (DM) se tomaron 10 granos del centro de cada mazorca para estimar el grosor de grano (GG), ancho de grano (AG) y longitud de grano (LG); se registró el volumen de 100 granos en mL (VG), peso de 100 granos en g (PC) y rendimiento en kg ha<sup>-1</sup> (REN), el cual fue estimado con el peso de campo por parcela (kg por parcela) al multiplicarlo por su respectivo factor de superficie (ha) y ajustarlo al 14 % de humedad, para obtener el rendimiento en kg ha<sup>-1</sup>.

### Análisis estadístico

Con la información obtenida se realizó análisis de varianza combinado a través de localidades; la variación entre los tratamientos se desglosó en grupos (dialélico, progenitores y testigos) y se llevó a cabo una comparación

de medias (Tukey  $\leq 0.05$ ). Empleando el método II de Griffing (1956) de efectos fijos, se calcularon efectos de ACG y ACE de los progenitores y sus cruza respectivas. Se realizó la prueba de F para detectar significancia propuesta por Griffing (1956) con el método II para los efectos de ACG.

Para el análisis de aptitud combinatoria se usó como modelo lineal:  $v_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij}$ , donde  $i, j = 1, 2, \dots, p$  progenitores,  $v_{ij}$  = valor fenotípico de la  $ij$  ésima cruza,  $\mu$  = media de los cruzamientos y progenitores,  $g_i$  = efecto de ACG del  $i$ -ésimo progenitor,  $g_j$  = efecto de ACG del  $j$ -ésimo progenitor,  $s_{ij}$  = efecto de ACE para la combinación entre el  $i$ -ésimo y  $j$ -ésimo progenitores, y los efectos de ACG y ACE se estimaron mediante el método II de Griffing (1956).

La heterosis se calculó de forma combinada en los ambientes como la diferencia expresada en porcentaje entre la cruza y el progenitor medio (Falconer y Mackay, 1996). Para el análisis se usó el paquete estadístico SAS® 9.0 (SAS Institute, 2022).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Análisis de varianza

Entre las localidades evaluadas se detectaron diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ), lo que indicó diferencias ambientales que están relacionadas con las características particulares de cada localidad de evaluación, como la precipitación, temperatura y las condiciones edáficas (Cuadro 2).

Para las cruzas se detectaron diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ) en todas las variables, donde también se incluyeron los testigos MAR y ENR, los cuales están bien adaptados a la región y sus efectos se vieron reflejados en la significancia (Cuadro 2).

Para la fuente de variación Dialélico se detectaron diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ) en todas las variables (Cuadro 2), lo cual demuestra una amplia variación genética de los progenitores, derivada de su origen geográfico y la adaptación específica de cada población progenitora a las condiciones agroecológicas que predominan en el área donde se cultiva (Flores-Hernández *et al.*, 2022). Guillen-De la Cruz *et al.* (2009), al evaluar la ACG y ACE en ocho poblaciones contrastantes, encontraron que a medida que se incrementa la diversidad genética de los progenitores se incrementan las diferencias entre las cruzas, tanto en sus características agronómicas como fisiológicas. Estas observaciones concuerdan con los resultados del presente estudio.

Para la comparación dialélico vs. testigos, la variable LM no presentó diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ), a diferencia del resto de las variables evaluadas, lo que muestra las diferencias que existen entre los testigos tipo Chalqueño y los cruzamientos evaluados, estas diferencias se deben a la selección del grano por parte de los agricultores para la preparación de pozole (Bonifacio *et al.*, 2005; Flores-Hernández *et al.*, 2023; Vázquez y Santiago, 2013). La selección también ha influenciado las características fisiológicas y morfológicas de las poblaciones de maíz Cahuacintle, las cuales contrastan con otras formas genéticas.

En el caso de la interacción ambiente  $\times$  cruza, las variables LM, DM, AP y GG no presentaron diferencias significativas, lo que indicó que para este grupo de variables los cruzamientos mitigaron de la misma forma los cambios en los ambientes evaluados.

Los efectos de ACG fueron significativos ( $P \leq 0.05$ ) para todas las variables evaluadas, mientras que para efectos de ACE AP no presentó diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ).

Resultados similares fueron reportados por Esquivel *et al.* (2013) al evaluar cruzamientos entre poblaciones nativas de tipo Chalqueño originarias del Altiplano de México donde reportaron significancia para ocho variables, siendo mayor la variación en ACG que en ACE. En el mismo tenor, Cervantes-Ortiz *et al.* (2018) reportaron significancia para todas las variables para efectos de ACG y ACE en líneas de maíz de baja endogamia, y al mismo tiempo señalaron que esto se debió a la variabilidad en efectos aditivos y dominantes.

Con base en el valor del cuadrado medio de ACG y ACE, los efectos aditivos (ACG) fueron de mayor relevancia, lo que pone de manifiesto la preponderancia de la acción genética aditiva sobre los efectos no aditivos (López-López *et al.*, 2021; Pswarayi y Vivek, 2008). Por otro lado, Espinosa *et al.* (2010) señalaron que los efectos aditivos y no aditivos dependen de las variedades, del ambiente, de la interacción y de las variables consideradas. En el caso de la interacción ambiente y ACG (Amb  $\times$  ACG) las variables FL, AM, DM, AG, LG, PC, VC, PQM y REN resultaron significativas, y para la interacción ambiente y ACE (Amb  $\times$  ACE), las variables FL, GH, VC, PC y REN también resultaron significativas. Cervantes-Ortiz *et al.* (2018) reportaron significancia para días a madurez fisiológica y aspecto general de la planta en la interacción fecha de siembra y ACE, mientras que para la interacción fecha de siembra y ACG ninguno de los caracteres estudiados presentó significancia.

### Efectos de ACG

Para el REN se detectaron efectos significativos de ACG solo en los progenitores I4 (398.2) e I6 (137.5), esto indicó que ambas poblaciones tienen una amplia contribución en la expresión de REN en su progenie y que sus efectos aditivos son importantes; por lo tanto, es posible incluir estos progenitores en programas de mejoramiento genético por selección para mejorar el rendimiento de la progenie (De la Cruz-Lázaro *et al.*, 2010).

Para AP, los progenitores de San Felipe (S2 y S5) mostraron valores negativos significativos (-12.2 y -8.7, Cuadro 3) lo que se reflejó en el comportamiento *per se* más bajo (207.6 y 214.4 cm respectivamente); de igual manera, estos progenitores registraron los mayores efectos negativos (-12.2 y -8.7) para floración masculina (FL) siendo, en promedio, los cruzamientos más precoces (78.7 y 79.6 días, respectivamente).

En contraste, aunque con valores estadísticamente no significativos, las plantas de las poblaciones A7 y A3 presentaron valores de 250.3 y 251.8 cm respectivamente, y entre las de floración más tardía (89.1 y 88.9 días,

**Cuadro 2. Cuadrados medios, coeficiente de variación y medias del análisis de varianza dialélico de poblaciones de maíz Cacahuacintle y testigos evaluadas en Ayapango y Montecillo, Estado de México, e Ixtenco, Tlaxcala. 2020.**

Fuente de variación	GL	AP	FL	LM	DM	GG	AG	LG	PC	VC	REN
Ambiente (Amb)	2	18496.1**	16562**	230.33**	34.56**	4.87**	192.991**	478.12**	70544.67**	365298.84**	734097690**
Rep/Amb	6	3368.79	25.48	4.25	0.26	0.06	0.38	1.75	127.88	160.54	3190193
Cruzas	106	1523.35**	88.30**	5.29**	0.48**	0.90**	6.42**	3.72**	389.13**	505.54**	2324817**
Dialélico (Dial)	104	1424.81**	80.69**	5.37**	0.40**	0.87**	6.01**	3.37**	390.39**	491.17**	2015663**
ACG	13	5494.46**	455.77**	22.63**	2.10**	5.21**	39.41**	17.73**	2312.92**	3038.54**	3113754**
ACE	91	843.43	27.11**	2.90**	0.16**	0.25**	1.24**	1.31**	115.75**	127.26**	1858792**
Test	1	312.5	0.06	2.14	0.26	0.05	1.86*	0.66	148.95	114.26	4234797**
Dial vs. Test	1	12982.8**	967.96**	0.04	8.81**	4.68**	52.79**	44.13**	498.15**	2391.22**	32566879**
Amb x Cruzas	212	754.57	9.20**	1.91	0.11	0.1	0.62**	1.06**	120.63**	145.03**	966011**
Amb x Dial	208	672.64	8.29**	1.82	0.11	0.1	0.58*	0.96	121.29**	138.49**	947606**
Amb x ACG	26	815.65	18.46**	3.01*	0.19**	0.1	1.08**	1.88**	356.08**	490.14**	2191315**
Amb x ACE	182	652.21	6.84*	1.65	0.1	0.1	0.51	0.83	87.75*	88.25*	769933*
Amb x Test	2	6166.50**	13.39	9.87**	0.01	0.16	0.73	1.09	88.38	149.25	975356
Amb x (Dial vs. Test)	2	3863.36*	2.8	20.75*	0.04	99.65**	3.31	0.21	84.24	820.97**	2870786*
Error	636	785.18	5.19	1.88	0.11	0.12	0.44	0.82	68.03	60.05	576981
CV (%)		11.9	2.7	8.4	6.2	6.6	5.8	6	13.2	9.6	28.3
Media		234.2	85.3	16.2	5.2	5.2	11.4	15	62.3	80.3	2662.3

\*: P ≥ 0.05, \*\*: P ≥ 0.01, GL: grados de libertad, Dial: diseño dialélico, Amb: ambiente, Rep: repeticiones, Test: testigos, AP: altura de planta, FL: floración masculina, LM: longitud de la mazorca, DM: diámetro de mazorca, GG: grosor de grano, AG: ancho de grano, LG: Longitud de grano, PC: peso de 100 granos, VC: volumen de 100 granos, REN: rendimiento de grano, ACG: aptitud combinatoria general, ACE: aptitud combinatoria específica, CV: coeficiente de variación.

Cuadro 3. Efectos de aptitud combinatoria general (g<sub>i</sub>) y comportamiento per se (P) para 14 progenitores de maíz Cacahuacintle evaluadas en Ayapango y Montecillo, Estado de México, e Ixtenco, Estado de Tlaxcala en 2020.

	AP		FL		LM		DM		GG		AG		LG		PC		VC		REN	
	P	g <sub>i</sub>	P	g <sub>i</sub>	P	g <sub>i</sub>	P	g <sub>i</sub>	P	g <sub>i</sub>	P	g <sub>i</sub>	P	g <sub>i</sub>	P	g <sub>i</sub>	P	g <sub>i</sub>	P	g <sub>i</sub>
A3	250.3	6.2	89.1	1.6	16.4	0.2	5.1	0.1	5.4	0.0	11.8	0.1	14.5	0.1	65.	2.4	85.1	1.3	1911.4	2.8
A7	251.8	10.5	88.9	2.7	17.5	0.5*	5.5	0.1	5.5	-0.1	12.0	0.1	16.0	0.6*	75.7	2.1	89.5	2.1	2198.3	67.8
Y2	241.0	0.8	89.3	1.2	15.6	-0.1	5.5	0.1	5.9	0.1	12.6	0.2	14.1	-0.3	56.9	-1.2	86.7	0.9	1695.6	-17.0
Y6	226.1	4.0	88.4	1.4	17.3	0.7*	5.6	0.2*	6.0	0.3*	12.9	0.8*	15.0	-0.1	75.0	7.4*	93.9	7.6*	1610.4	-29.4
C2	225.2	-0.7	82.2	-0.8	16.6	0.1	5.2	-0.1	5.5	0.1	12.6	0.6*	14.3	-0.2	67.4	2.7	88.6	4.4	2203.1	-144.3
C3	219.8	2.0	85.6	0.0	15.6	0.0	5.2	0.0	5.7	0.1	11.9	0.3	14.6	-0.1	65.3	0.8	87.4	2.4	2032.6	-118.9
I1	227.3	-3.4	83.3	-0.1	15.6	-0.3	5.1	-0.1	4.8	-0.2	11.1	-0.3	15.3	0.4	57.7	-1.8	81.0	0.1	2617.6	109.5
I4	233.0	3.9	88.7	1.4	14.1	-0.4	5.1	0.0	4.7	-0.3	9.7	-0.8	15.0	0.5	53.4	-4.0	66.5	-5.2	2223.1	398.2*
I6	228.4	6.3	88.7	1.6	15.2	-0.2	5.1	0.0	4.6	-0.3	9.6	-0.7	15.7	0.5	49.4	-3.6	64.7	-5.0	2266.0	137.5*
S2	207.6	-12.2*	78.7	-3.5*	14.5	-0.3	4.6	-0.2	5.1	-0.1	9.7	-0.6	13.2	-0.7	45.4	-5.8	58.2	-7.1	1696.6	-150.4
S5	214.4	-8.7*	79.6	-3.0*	13.5	-0.8	4.3	-0.3	4.6	-0.2	10.0	-0.8	14.3	-0.3	47.3	-6.7	65.9	-8.1	1921.9	-158.3
T2	222.2	-0.7	82.2	-0.6	16.5	0.1	5.5	0.1	5.5	0.1	12.3	0.4	14.9	0.0	70.4	2.5	89.4	2.5	1891.0	-38.3
T3	214.7	-4.5	80.7	-1.0	16.0	0.3	5.1	-0.1	5.0	0.1	11.5	0.2	14.6	-0.2	57.6	1.2	74.4	1.0	1991.0	-26.2
T4	227.2	-3.5	81.6	-0.9	15.5	0.1	5.3	0.1	5.7	0.2	12.3	0.5	14.2	-0.1	67.9	4.0	82.6	3.1	1770.8	-32.9
DHS <sub>0.05</sub>	10.7		0.9		0.5		0.1		0.1		0.3		0.3		3.1		2.9		289.1	

\*: P ≤ 0.05, DSH: diferencia significativa honesta, PG: progenitor, AP: altura de planta (cm), FL: floración masculina (días), LM: longitud de la mazorca (cm), DM: diámetro de mazorca (cm), GG: grosor de grano (mm), AG: ancho de grano (mm), LG: longitud de grano (mm), PC: peso de 100 granos (g), VC: volumen de 100 granos (mL), REN: rendimiento de grano (kg ha<sup>-1</sup>).

respectivamente). Dzib-Aguilar *et al.* (2011) también reportaron la misma relación, donde los progenitores más precoces fueron de plantas más bajas y los más tardíos de plantas más altas, después de evaluar cruza dialélicas entre poblaciones nativas de Yucatán vs. poblaciones mejoradas.

Un programa de mejoramiento genético de maíz Cacahuacintle debe incluir la reducción del porte de la planta (altura de planta y de la mazorca) con el objetivo de reducir la incidencia de acame, ya que se ha reportado que el acame aumenta la pudrición de la mazorca, y en consecuencia, una reducción del rendimiento de grano (Guzmán *et al.*, 2017; Niño *et al.*, 1998). De la Cruz-Lázaro *et al.* (2010) consideran deseable contar con materiales de porte bajo, ya que estos toleran altas densidades de población y resisten el acame (Cervantes-Ortiz *et al.*, 2018), sin descuidar la relación positiva de la altura de planta con el potencial de rendimiento de grano. Por lo anterior, los progenitores de San Felipe (S2 y S5) pueden ser una fuente para disminuir la incidencia de acame en maíz Cacahuacintle.

La población Y6 presentó valores significativos para el mayor número de variables (6): LM (0.74), DM (0.21), GG (0.3), AG (0.8), PC (7.4) y VC (7.6). Esto indicó que el progenitor Y6 puede ser buen donador de tamaño de mazorca, y en consecuencia, de tamaño de grano, dado que los valores altos de ACG en un progenitor indicaron mayor frecuencia de genes que incrementan la expresión del carácter en estudio (Espinosa *et al.*, 2010). Otras dos poblaciones, como A7 y C2, mostraron valores significativos para variables de mazorca y grano. En A7 hubo valores significativos para LM (0.5) y para AL (0.6); en el caso de C2, mostró valor significativo alto para AG (0.6). Hernández *et al.* (2014) mencionaron que las características físicas del grano (forma-tamaño, densidad y peso hectolítrico) guardan relación con la calidad de grano floreado, de manera que detectar progenitores sobresalientes con respecto a estas variables es importante en el mejoramiento genético de los maíces Cacahuacintles, ya que la industria del pozole (principal destino del maíz Cacahuacintle) exige granos grandes y de forma globosa, con alto contenido de endospermo harinoso; estas características son ideales para la obtención de una excelente calidad de pozole (Bonifacio *et al.*, 2005; Vázquez y Santiago, 2013).

### Efectos de ACE

En el Cuadro 4 se muestran los 10 cruzamientos con el mayor rendimiento *per se* (REN) y los valores máximos, mínimos y medios de los valores presentados, donde se destacan las cruza A3 × I4, I4 × Y2 e I4 × T2 por REN (3972, 3931 y 3844 kg ha<sup>-1</sup>); estas cruza también están entre las

de valores más altos de ACE (1099.2, 1077.6 y 1012.0); sin embargo, el valor más alto de ACE (1160.4) se encontró en la cruza S5 × Y6, la cual fue resultado de una cruza entre poblaciones con ACG negativa; sin embargo, no tuvo el mayor valor intrínseco en REN (3445 kg ha<sup>-1</sup>), tal y como lo reportaron Reyes *et al.* (2004) al evaluar las cruza de 10 líneas derivadas de la raza Tuxpeño, donde observaron que los efectos más altos de ACE no mostraron los valores más altos de REN; de igual forma, plantearon que una cruza de alto rendimiento deberá originarse a partir de dos líneas de alta ACG y que, además, el efecto ACE de su cruza sea positivo; sin embargo, los cruzamientos con mayor REN se obtuvieron en cruza entre un progenitor con alta ACG (I4) vs. un progenitor con baja ACG positiva o ACG ligeramente negativa (A3, Y2 o T2) (Cuadro 3). La excepción fue la cruza S5 × Y6, que provino de dos progenitores con ACG negativos muy fuerte y débil (-158.3 y -29.4). Estos resultados fueron similares a los obtenidos por Cervantes-Ortiz *et al.* (2018) y Hernández y De León (2021), quienes reportaron que efectos bajos o negativos de ACG resultaron en cruza con buen REN.

La cruza S5 × Y6, con buen rendimiento *per se*, también resultó con el porte de planta más bajo (AP = 216 cm) y mayor precocidad (FL = 80 días), características deseables en un programa de mejoramiento; además, tuvo comportamientos *per se* sobresalientes para GG y AG (5.3 y 11.3 mm) con valores altos de ACE (0.3 y 0.5), variables donde la cruza I6 × T3 tuvo los valores más altos de ACE (0.6 y 1.2, respectivamente) y mayor comportamiento intrínseco (5.3 y 11.4 mm). También destacó la cruza I4 × T4 con valores altos de ACE (0.4 y 0.9) y buen comportamiento *per se* (5.2 y 11.3 mm) para GG y AG que, además, mostró los mayores valores de ACE para AL (2.1), PC (11.5) y VC (13.5), que a su vez se reflejaron en los más altos valores *per se* (16.5 mm, 69.9 g y 86.9 mL, respectivamente). Para las variables PC y VC los cruzamientos S5 × Y6 e I6 × T3 también fueron sobresalientes en cuanto a sus comportamientos *per se* y sus valores altos de ACE, lo que los hace atractivos para la industria del maíz Cacahuacintle (Bonifacio *et al.*, 2005; Vázquez y Santiago, 2013), ya que también fueron sobresalientes en tamaño de grano (GG y AG). Por último, el cruzamiento I6 × A7 fue el que mostró el mayor valor de ACE (1.3) y mayor valor *per se* (16.7 cm) para LM.

### Heterosis

Con respecto a la heterosis, los promedios para todos los caracteres evaluados en todos los cruzamientos oscilaron entre 36.6 % y -1.1 % con respecto al progenitor medio. La heterosis promedio de REN para todas las cruza fue de 36.6 %, este valor estuvo asociado con los rendimientos *per se* más altos y efectos altos de ACE (Cuadro 4), de

**Cuadro 4. Comportamiento per se (P) y efectos de aptitud combinatoria específica ACE ( $s_{ij}$ ) de 10 cruzas con mayor rendimiento de maíz Cacahuacintle evaluadas en Ayapango y Montecillo, Estado de México, e Ixtenco, Tlaxcala. 2020.**

Cruza	AP		FL		LM		DM		GG		AG		LG		PC		VC		REN	
	P	$s_{ij}$	P	$s_{ij}$	P	$s_{ij}$	P	$s_{ij}$	P	$s_{ij}$	P	$s_{ij}$	P	$s_{ij}$	P	$s_{ij}$	P	$s_{ij}$	P	$s_{ij}$
A3 × I4	246	17.2	91.6	8.7	16.1	1.2	5.3	0.3	4.9	0.2	10.4	0.4	16.2	1.6	60.8	3.9	73.5	1.9	3972	1099.2
I4 × Y2	247	23.2	86.7	4.2	15.9	1.1	5.4	0.3	5.0	0.2	10.7	0.6	15.1	0.9	55.0	1.6	72.9	1.6	3931	1077.6
I4 × T2	225	3.1	85.6	5.0	15.8	0.9	5.2	0.2	4.9	0.1	10.6	0.3	15.5	1.0	56.8	-0.2	75.7	2.8	3844	1012.0
T2 × I6	245	20.0	85.4	4.6	15.2	0.1	5.3	0.3	5.0	0.3	10.8	0.4	15.4	1.0	58.4	1.0	76.2	3.1	3522	950.8
T3 × A7	251	25.8	87.8	6.2	16.7	0.7	5.2	0.2	5.0	0.1	11.1	0.1	14.9	0.6	58.5	-3.3	77.2	-1.5	3448	934.4
S5 × Y6	216	1.5	80.0	1.8	16.0	0.9	5.2	0.3	5.3	0.3	11.3	0.5	14.9	1.3	64.1	4.8	79.7	4.6	3445	1160.4
I4 × T4	224	4.6	86.9	6.6	16.7	1.8	5.3	0.3	5.2	0.4	11.3	0.9	16.5	2.1	69.9	11.5	86.9	13.5	3398	560.9
I6 × A7	256	20.5	90.2	6.1	16.7	1.3	5.2	0.2	4.7	0.2	10.7	0.5	16.3	1.3	60.4	3.4	78.2	5.5	3346	668.2
I6 × T3	239	18.3	89.1	8.6	16.4	1.2	5.0	0.2	5.3	0.6	11.4	1.2	15.4	1.2	61.5	5.4	79.2	7.6	3262	679.1
I1 × Y2	236	20.0	88.0	7.0	15.3	0.5	5.2	0.2	5.1	0.2	10.9	0.4	15.5	1.4	60	4.4	80.2	3.6	3216	651.7
VM	256.0	33.1	91.6	8.6	6.0	0.7	13.4	1.7	17.0	2.1	18.2	2.2	5.8	0.6	80.8	12.4	95.9	13.5	3972.0	1160.4
PG	234.6	15.9	85.3	5.4	5.2	0.3	11.4	0.7	15.0	1.0	16.2	1.1	5.3	0.3	62.8	4.3	80.9	5.3	2727.5	269.7
VB	186.0	-16.0	78.2	1.8	4.6	0.0	9.5	-0.4	13.8	0.1	14.5	0.0	4.8	0.1	49.6	-1.9	64.3	-1.5	1619.0	-590.4

P: comportamiento per se; AP: altura de planta (cm); FL: floración masculina (días); GG: grosor de grano (mm); AG: ancho de grano (mm); LG: longitud de grano (mm); LM: longitud de la mazorca (cm); DM: diámetro de mazorca (cm); PC: peso de 100 granos (g); VC: volumen de 100 granos (mL); REN: rendimiento de grano (kg ha<sup>-1</sup>); VM: valor máximo considerando todos los cruzamientos; PG: promedio considerando todos los cruzamientos; VB: valor mínimo considerando todos los cruzamientos.

las cruzas I4 × Y2, S5 × Y6 y A3 × I4, que presentaron porcentajes altos de heterosis (100.6, 95.1 y 92.2 %). El progenitor I4 destacó para esta variable y es buena opción para aumentar los rendimientos mediante la formación de líneas con alta ACG. Las poblaciones de Calimaya (Y2 y Y6), si bien tienen una ACG negativa, al cruzarse dan como resultado mayor REN y calidad de grano, como lo reportaron Velasco-García *et al.* (2019).

Es importante mencionar que existe variación en la heterosis para los caracteres evaluados en todos los cruzamientos, ya que los mayores porcentajes de REN no tuvieron los mayores porcentajes de heterosis para los caracteres de grano y mazorca. Springer y Stupar (2007) señalaron que esta variación sugiere que el mismo conjunto de genes no controla todas las respuestas heteróticas; además, la heterosis no es simplemente el resultado de la diversidad genética general dentro de un híbrido, sino que probablemente sea un reflejo de la diversidad en genes específicos e importantes que contribuyen a un rasgo particular.

Los promedios de todos los cruzamientos fueron negativos para GG (-1.1 %) y AG (-0.1 %), lo que en general

resultó en una reducción promedio del tamaño de grano de las cruzas (Cuadro 5) con respecto a sus progenitores. Las excepciones para GG fueron las cruzas T2 × I6 y A3 × I4 (con 9.6 y 6.5 %, respectivamente), mientras que para AG fueron las cruzas I6 × T3 e I4 × T4 (8.0 y 2.7 %, respectivamente), pues sus valores fueron positivos. En este contexto, Moll *et al.* (1965) mencionaron que a medida que aumenta la distancia genética entre los padres, generalmente hay un aumento de la heterosis; sin embargo, cuando la distancia parental excede un umbral la heterosis disminuye.

En el caso de AP y FL, los valores de heterosis promedio de todos los cruzamientos fueron de 3.1 % y 0.6 %, respectivamente. La craza T2 × I6 mostró el valor más alto de AP (8.6 %), mientras que la craza I6 × T3 presentó el porcentaje más alto (5.2 %) para FL. Siendo que AP y FL son variables cuyos valores son más deseables para mejoramiento cuando sus comportamientos intrínsecos son bajos, cabe destacar que las cruzas I4 × T4 y S5 × Y6 mostraron los valores más negativos para AP (-2.6 %) y FL (-4.8 %), respectivamente (Cuadro 5), además de que ambas tienen buen tamaño de grano (Cuadro 4). En este contexto Crossa *et al.* (1990) declararon que cuando la heterosis es negativa para días a floración, es un indicio de

**Cuadro 5. Heterosis (%) de cruzas dialélicas de maíz Cacahuacintle evaluadas en Ayapango y Montecillo, Estado de México, e Ixtenco, Tlaxcala. 2020.**

Cruza	AP	FL	LM	DM	GG	AG	LG	PC	VC	REN
A3 × I4	2.0	3.0	-7.6	3.5	6.5	-3	9.7	2.6	-3.3	92.2
I4 × Y2	4.2	-2.6	5.0	1.5	-11.6	-4.4	3.8	-0.4	-6.0	100.6
I4 × T2	-1.0	0.1	7.9	-1.2	-7.9	-3.7	3.2	-8.3	-3.4	86.9
T2 × I6	8.6	0.0	-4.2	0.6	9.6	-1.3	1.0	-2.5	-1.2	69.5
T3 × A7	7.6	3.5	4.4	-2.7	-4.8	-5.7	-2.2	-12.2	-6.3	64.6
S5 × Y6	-2	-4.8	12.3	4.7	-12.7	-2.0	2.4	4.8	-0.4	95.1
I4 × T4	-2.6	2.1	4.6	1.9	-9.9	2.7	12.8	15.2	18.4	70.2
I6 × A7	6.8	1.6	7.0	-2.0	-9.6	-0.9	3.2	-3.3	1.5	49.9
I6 × T3	8.0	5.2	2.6	-0.8	-4.8	8.0	2.2	15.0	15.8	53.3
I1 × Y2	1.0	1.9	0.0	-2.5	-10.2	-7.5	5.5	4.8	-5.3	49.1
VM	13.8	6.4	11.6	11.2	12.8	12.7	12.7	23.1	20.3	100.6
PG	3.0	0.6	-1.0	-0.1	2.3	0.8	1.9	3.3	2.3	37.0
VB	-11.7	-4.8	-13.6	-9.8	-4.0	-10.0	-5.0	-12.2	-11.0	-23.6

AP: altura de planta (cm), FL: floración masculina (días), LM: altura de mazorca (cm), DM: diámetro de mazorca (cm), GG: grosor de grano (mm), AG: ancho de grano (mm), LG: Longitud de grano (mm), PC: peso de 100 granos (g), VC: volumen de 100 granos (mL), REN: rendimiento de grano (kg ha<sup>-1</sup>), VM: valor máximo considerando todos los cruzamientos, PG: promedio considerando todos los cruzamientos, VB: valor mínimo considerando todos los cruzamientos.

que la actividad metabólica y el crecimiento de los híbridos son más rápidos que en sus progenitores. Para la LM y DM los promedios de todos los cruzamientos fueron de 0.8 y 1.9 % respectivamente, siendo los valores más altos los detectados en S5 × Y6 (12.3 y 4.7 %, respectivamente). Velasco-García *et al.* (2019) obtuvieron resultados similares al evaluar poblaciones adaptadas a Valles Altos de México, donde reportaron 13.99 % para LM y 5.35 % para DM.

Para AL, la heterosis promedio de todas las cruzas fue 2.2 % y la más alta fue de 12.8 % en la cruza I4 × T4; únicamente la cruza T3 × A7 presentó valores negativos (-2.2 %). De la Cruz-Lázaro *et al.* (2010) señalaron que la ausencia de heterosis es reflejo de la divergencia genética de los progenitores e indicaron que hay *loci* comunes para el carácter. Para PC y PV los valores promedio para todas las cruzas fueron 3.1 y 2.1 % respectivamente, siendo la cruza I4 × T4 la que presentó el valor de heterosis más alto para ambas variables (15.2 y 18.4 %, respectivamente). Velasco-García *et al.* (2019) reportaron 19.6 % para peso de 200 granos, superior a los resultados de este estudio.

## CONCLUSIONES

Para los 14 progenitores de maíz Cacahuacintle los efectos de ACG fueron más importantes que los efectos de ACE en todas las variables estudiadas. Los progenitores provenientes de Ixtenco, Tlaxcala, México (I4 e I6) tuvieron valores de ACG significativos para efectos de rendimiento de grano, en tanto que la población Y6 de Calimaya, Estado de México destacó por su tamaño de grano y mazorca, con efectos significativos de ACG para LM, DM, GG, AG, PC y VC. Las cruzas A3 × I4, I4 × Y2, I4 × T2 y S5 × Y6 destacaron por sus efectos de ACE y comportamientos *per se* para REN; además, la cruza S5 × Y6 tiene porte bajo, precocidad y buen tamaño de grano. La mayor heterosis para REN también se registró en estos cruzamientos. Dado el origen geográfico divergente de los progenitores existe el potencial genético para el diseño de una estrategia de mejoramiento que permita incrementar el rendimiento y mantener las características particulares del grano del maíz Cacahuacintle en cada región agroecológica donde se cultiva.

## BIBLIOGRAFÍA

- Bonifacio V. E. I., Y. Salinas M., A. Ramos R. y A. Carrillo O. (2005) Calidad pozolera en colectas de maíz Cacahuacintle. *Revista Fitotecnica Mexicana* 28:253-260, <https://doi.org/10.35196/rfm.2005.3.253>
- Cervantes-Ortiz F., J. Hernández-Esparza, J. G. García-Rodríguez, J. A. Rangel-Lucio, E. Andrio-Enríquez, M. Mendoza-Elos, ... y D. Rodríguez-Mercado (2018) Aptitud combinatoria general y específica de caracteres agronómicos en líneas de maíz (*Zea mays* L.) de baja endogamia. *Chilean Journal of Agricultural & Animal Sciences* 34:33-42, <https://doi.org/10.4067/S0719-38902018005000204>
- CONABIO, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (2021) Proyecto global de maíces nativos. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México. <http://www.biodiversidad.gob.mx/genes/proyectoMaices.html> (Marzo 2023).
- Crossa J., S. Taba and E. J. Wellhausen (1990) Heterotic patterns among Mexican races of maize. *Crop Science* 30:1182-1190, <https://doi.org/10.2135/cropsci1990.0011183X003000060004x>
- De la Cruz-Lázaro E., G. Castañón-Nájera, N. P. Brito-Manzano, A. Gómez-Vázquez, V. Robledo-Torres y A. J. Lozano R. (2010) Heterosis y aptitud combinatoria de poblaciones de maíz tropical. *Phyton-International Journal of Experimental Botany* 79:11-17.
- Dzib-Aguilar A., J. C. Segura-Correa, R. Ortega-Paczka y L. Latournerie-Moreno (2011) Cruzas dialélicas entre poblaciones nativas de maíz de Yucatán y poblaciones mejoradas. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 14:119-127.
- Espinosa T. E., M. C. Mendoza C., F. Castillo G., J. Ortiz C. y A. Delgado A. (2010) Aptitud combinatoria del rendimiento de antocianinas y de características agronómicas en poblaciones nativas de maíz pigmentado. *Revista Fitotecnica Mexicana* 33:11-19, <https://doi.org/10.35196/rfm.2010.1.11>
- Esquivel E. G., F. Castillo G., J. M. Hernández C., A. Santacruz V., G. García S. y J. A. Acosta G. (2013) Aptitud combinatoria en maíz con divergencia genética en el Altiplano mexicano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 4:5-18, <https://doi.org/10.29312/remexca.v4i1.1254>
- Falconer D. S. and T. F. C. Mackay (1996) Introduction to Quantitative Genetics. Longman Group Ltd. Harlow, England. 464 p.
- Flores-Hernández L. A., F. Castillo-González, M. G. Vázquez-Carrillo, M. Livera-Muñoz, I. Benítez-Riquelme, J. Nieto-Sotelo y A. Ramírez-Hernández (2022) Diversidad agro-morfológica del maíz Cacahuacintle de los Valles Altos de México. *Revista Fitotecnica Mexicana* 45:13-22, <https://doi.org/10.35196/rfm.2022.1.13>
- Flores-Hernández L. A., F. Castillo-González, M. G. Vázquez-Carrillo, M. Livera-Muñoz, I. Benítez-Riquelme, J. Nieto-Sotelo and A. Ramírez-Hernández (2023) Composition and flowering quality of Cacahuacintle maize populations from the high Valleys of Mexico. *Plant Foods for Human Nutrition* 78:351-357, <https://doi.org/10.1007/s11130-023-01062-w>
- Griffing B. (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences* 9:463-493, <https://doi.org/10.1071/B19560463>
- Guerrero-Guerrero C., A. Espinoza-Banda, A. Palomo-Gil, E. Gutiérrez-del Río, H. Zermelo-González y M. P. González C. (2011) Aptitud combinatoria del rendimiento y sus componentes en dos grupos de líneas de maíz. *Agronomía Mesoamericana* 22:257-267, <https://doi.org/10.15517/am.v22i2.11800>
- Guillén-De la Cruz P., E. De la Cruz-Lázaro, G. Castañón-Nájera, R. Osorio-Osorio, N. P. Brito-Manzano, A. Lozano-del Río y U. López-Noverola (2009) Aptitud combinatoria general y específica de germoplasma tropical de maíz. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 10:101-107.
- Guzmán M., D. Díaz, C. Ramis, R. Figueroa-Ruiz y R. Jiménez (2017) Estimación de la aptitud combinatoria y heterosis en híbridos no convencionales de maíz con alto contenido de proteína. *Bioagro* 29:175-184.
- Hernández A. E. y H. De León C. (2021) Comportamiento genético para componentes de rendimiento en una población de maíz enano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* Pub. Esp. 26:131-134, <https://doi.org/10.29312/remexca.v0i26.2943>
- Hernández G. C. A., Y. Salinas M., P. A. López, A. Santacruz V., F. Castillo G. y T. Corona T. (2014) Calidad pozolera en poblaciones de maíz Cacahuacintle de los Valles Altos de Puebla, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 5:703-716, <https://doi.org/10.29312/remexca.v5i4.932>
- Hochholdinger F. and J. A. Baldauf (2018) Heterosis in plants. *Current Biology* 28:1089-1092, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.06.041>
- López-López C., M. Tadeo-Robledo, J. J. García-Zavala, A. Espinosa-Calderón y J. A. Mejía-Contreras (2021) Aptitud combinatoria general y específica de híbridos varietales de maíz amarillo de baja endogamia. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 12:699-711, <https://doi.org/10.29312/remexca.v12i4.2786>

- Márquez S. F. (1988) Genotecnía Vegetal. Métodos, Teoría, Resultados. Tomo II. AGT Editor S. A. México, D. F., México. 665 p.
- Moll R. H., J. H. Lonquist, J. Vélez F. and E. C. Johnson (1965) The relation of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics* 52:139-144, <https://doi.org/10.1093/genetics/52.1.139>
- Niño C. V., C. Nicolás M., D. J. Pérez L. y A. González H. (1998) Estudio de trece híbridos y cinco variedades de maíz en tres localidades del Valle Toluca-Atlaconulco. *Revista Ciencias Agrícolas Informa* 12:33-43.
- Oyekunle M., B. Badu-Apraku, S. Hearne and J. Franco (2015) Genetic diversity of tropical early-maturing maize inbreds and their performance in hybrid combinations under drought and optimum growing conditions. *Field Crops Research* 170:55-65, <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.10.005>
- Pswarayi A. and B. S. Vivek (2008) Combining ability amongst CIMMYT's early maturing maize (*Zea mays* L.) germplasm under stress and non-stress conditions and identification of testers. *Euphytica* 162:353-362, <https://doi.org/10.1007/s10681-007-9525-0>
- Reyes L. D., J. D. Molina G., M. A. Oropeza R. y E. C. Moreno P. (2004) Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz derivadas de la raza Tuxpeño. *Revista Fitotecnia Mexicana* 27:49-56, <https://doi.org/10.35196/rfm.2004.1.49>
- Rivas J. G., A. V. Gutierrez, R. A. Defacio, J. Schimpf, A. L. Vicario, H. E. Hoop, ... and V. V. Lia (2022) Morphological and genetic diversity of maize landraces along an altitudinal gradient in the Southern Andes. *PLoS ONE* 17:e0271424, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0271424>
- Sánchez G. J. J., M. M. Goodman and C. W. Stuber (2000) Isozymatic and morphological diversity in the races of maize of Mexico. *Economic Botany* 54:43-59, <https://doi.org/10.1007/BF02866599>
- SAS Institute (2022) The SAS System for Windows User's Guide. Release 9.4. SAS Institute. Cary, North Carolina, USA. 35 p.
- Shull G. H. (1908) The composition of a field of maize. *Journal of Heredity* 4:296-301 <https://doi.org/10.1093/jhered/os-4.1.296>
- SMN, Servicio Meteorológico Nacional (2020) ERIC III. Extractor Rápido de Información Climatológica Base CLICOM. V. 2.0. CR-ROM. Servicio Meteorológico Nacional. Ciudad de México, México.
- Sprague G. F. and L. A. Tatum (1942) General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *Agronomy Journal* 34:923-932, <https://doi.org/10.2134/agronj1942.00021962003400100008x>
- Springer N. M. and R. M. Stupar (2007) Allelic variation and heterosis in maize: how do two halves make more than a whole? *Genome Research* 17:264-275, <https://doi.org/10.1101/gr.5347007>
- Vázquez C. M. G. y D. Santiago R. (2013) Características fisicoquímicas y calidad del pozole del maíz Cacahuacintle procesado mediante tres métodos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 36:357-366, <https://doi.org/10.35196/rfm.2013.3-S3-A.357>
- Velasco-García A. M., J. J. García-Zavala, J. Sahagún-Castellanos, R. Lobato-Ortiz, C. Sánchez-Abarca e I. M. Marín-Montes (2019) Rendimiento, componentes de rendimiento y heterosis de germoplasma de maíz adaptado a Valles Altos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 42:367-374, <https://doi.org/10.35196/rfm.2019.4.367>
- Wellhausen E. J., L. M. Roberts y E. Hernández X., en colaboración con P. C. Mangelsdorf (1951) Razas de maíz en México: su origen, características y distribución. Folleto Técnico No. 5. Oficina de Estudios Especiales, Secretaría de Agricultura y Ganadería. México, D. F., México. 237 p.

