

## EFFECTOS GENÉTICOS Y AMBIENTALES DE LA PROLIFICIDAD EN RELACIÓN CON EL RENDIMIENTO DE GRANO EN MAÍZ

### GENETIC AND ENVIRONMENTAL EFFECTS OF PROLIFICACY IN RELATION TO MAIZE YIELD

Miguel Ángel **Tafolla-Rodríguez**<sup>1</sup>, Froylán **Rincón-Sánchez**<sup>2</sup>, Norma Angélica **Ruiz-Torres**<sup>3</sup>, Francisco Javier **Sánchez-Ramírez**<sup>2</sup>, Juan Manuel **Martínez-Reyna**<sup>2</sup>, Adalberto **Benavides-Mendoza**<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Maestría en Ciencias, Fitomejoramiento, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN). <sup>2</sup>Departamento de Fitomejoramiento, <sup>4</sup>Departamento de Horticultura. UAAAN. Calzada Antonio Narro 1923, Buenavista. Saltillo, Coahuila. 25315 México. ([frincon@uaan.edu.mx](mailto:frincon@uaan.edu.mx)). <sup>3</sup>Centro de Capacitación y Desarrollo de Tecnología de Semillas (CCDTS). UAAAN.

#### RESUMEN

En maíz el número de mazorcas por planta o prolificidad es un componente de rendimiento de importancia en las variedades adaptadas a las condiciones de temporal o secano. El objetivo de este estudio fueron analizar la interacción genotipo × ambiente en la expresión de la prolificidad y estimar los efectos genéticos y su relación con el rendimiento de grano en maíz. Cuatro líneas se incluyeron, dos seleccionadas para prolificidad y dos no prolíficas. Cruzas directas y recíprocas se realizaron entre una línea prolífica con una no prolífica, y en cada caso, se obtuvieron retrocruzamientos hacia ambos progenitores y F<sub>2</sub> respectivas. En este estudio se consideró la prolificidad (PRO), la asincronía de floración (ASI) y el rendimiento de grano (REND). La interacción genotipo × ambiente (IGA) se analizó y por cada cruce y sus generaciones filiales, se estimó la heterosis y efectos genéticos aditivos, dominancia y epistáticos. Acerca de PRO y REND se encontró que dependen de las condiciones ambientales, con valores medios de 5.53 y 3.53 Mg ha<sup>-1</sup> y de 1.25 y 1.10 en el rendimiento y prolificidad en las dos localidades contrastantes. La prolificidad interactuó con el ambiente en proporciones similares al rendimiento de grano, en tanto que, la heredabilidad de la prolificidad fue superior al rendimiento de grano con valores de 0.63 *vs.* 0.41. La estimación de heterosis depende de las cruces específicas y alcanzó valores promedio respectivos de -13 y 186% en prolificidad y rendimiento. Efectos genéticos aditivos determinaron la expresión de la prolificidad y la asincronía de floración; en tanto que el efecto de dominancia determinó el rendimiento de grano. En las cruces, cuando la línea prolífica se utilizó como

#### ABSTRACT

The number of ears per plant or prolificacy is an important yield component in maize varieties adapted to rainfed conditions. The objective of this study was to analyse the genotype × environment interaction in the expression of prolificacy and to estimate genetic effects and their relationship with grain yield in maize. Four lines were included, two selected for prolificacy and two non-prolific. Direct and reciprocal crosses were made between a prolific and a non-prolific line; in each case, backcrosses to both parents and respective F<sub>2</sub> were obtained. Prolificacy (PRO), flowering asynchrony (ASI) and grain yield (REND) were considered in this study. The genotype × environment interaction (IGA) was analysed. For each cross and respective filial generations, heterosis and additive genetic effects, dominance and epistatic effects were estimated. PRO and REND were found to depend on environmental conditions, with mean values of 5.53 and 3.53 Mg ha<sup>-1</sup> and 1.25 and 1.10 for yield and prolificacy in the two contrasting locations. Prolificacy interacted with environment in similar proportions to grain yield, while heritability for prolificacy was higher than for grain yield with values 0.63 *vs.* 0.41. The heterosis estimate depends on the specific crosses and it reached respective average values of -13 and 186% in prolificacy and yield. Additive genetic effects determined the expression of prolificacy and flowering asynchrony, while the dominance effect determined grain yield. In the crosses, when the prolific line was used as the male parent, epistatic additive × dominance effects were present in flowering asynchrony, prolificacy and grain yield.

**Key words:** *Zea mays* L., genotype × environment interaction, means of filial generations, heterosis, heritability.

\* Autor para correspondencia ♦ Author for correspondence.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1457-0605>

Recibido: marzo, 2021. Aprobado: agosto, 2021.

Publicado en *Agrociencia* 55: 507-521. 2021.

progenitor masculino, se presentaron efectos epistáticos aditivo  $\times$  dominancia en la asincronía de floración, prolificidad y rendimiento de grano.

**Palabras clave:** *Zea mays* L., interacción genotipo  $\times$  ambiente, medias de generaciones filiales, heterosis, heredabilidad.

## INTRODUCCIÓN

En el cultivo de maíz (*Zea mays* L.), una planta prolífica es aquella que desarrolla más de una mazorca en el tallo principal. El número de mazorcas por planta o índice de prolificidad es un componente de rendimiento de interés en las variedades de maíz adaptadas a las condiciones de temporal o secano. El número de mazorcas por planta en maíz es un carácter con valores de herencia promedio de 0.39. De Leon *et al.* (2005) observaron un grado de determinación genética o heredabilidad en sentido amplio de 0.88 para este carácter. Ya que de manera positiva e indirecta la prolificidad se relaciona con el rendimiento de grano, puede funcionar como un indicador claro de la tolerancia a sequía (Maafi *et al.*, 2021).

En mejora genética para incrementar el número de mazorcas por planta después de 20 ciclos de selección, Maita y Coors (1996) encontraron una respuesta de 3.3% por ciclo, y una correlación positiva ( $p \leq 0.05$ ) con el rendimiento de grano por planta de  $r=0.71$ . Esos autores también señalaron que al analizar líneas endogámicas relacionadas con sus generaciones filiales  $F_1$ ,  $F_2$  y retrocruzas, los efectos genéticos aditivos fueron significativos para el número de mazorcas por planta. Baretta *et al.* (2016) obtuvieron valores positivos aunque medianos de correlación fenotípica ( $r=0.35$ ) y genética ( $r=0.43$ ) entre prolificidad y rendimiento de grano en maíz.

Al-Naggar *et al.* (2012) encontraron efectos de dominancia en el número de mazorcas por planta, aunque estos variaron de dominancia completa en progenitores prolíficos en densidad de población baja a dominancia completa en progenitores no prolíficos con densidad de población alta. Prakash *et al.* (2019) observaron un patrón de herencia cuantitativa de la prolificidad con prevalencia de efectos epistáticos, en particular dominancia  $\times$  dominancia, aunque también observaron efectos de interacción aditivo  $\times$  aditivo y aditivo  $\times$  dominancia. Otros autores indican que la prolificidad en maíz es un carácter heredable,

## INTRODUCTION

In maize crop (*Zea mays* L.), a prolific plant is one that develops more than one ear on the main stalk. The number of ears per plant or prolificacy index is a yield component of interest in maize varieties adapted to rainfed conditions. The number of ears per plant in maize is a trait with average heritability values of 0.39. De Leon *et al.* (2005) observed a degree of genetic determination or heritability in a broad sense of 0.88 for this trait. Since, in a positive and indirect way prolificacy is related to grain yield, it may be a clear indicator of drought tolerance (Maafi *et al.*, 2021).

In genetic improvement, after increasing the number of ears per plant during 20 cycles of selection, Maita and Coors (1996) found a response of 3.3% per cycle, and a positive and significant correlation ( $p \leq 0.05$ ) with grain yield per plant of  $r=0.71$ . These authors also stated that when inbred lines related to their filial  $F_1$ ,  $F_2$  and backcross generation were analysed, additive genetic effects were significant for the number of ears per plant. Baretta *et al.* (2016) found positive but medium phenotypic ( $r=0.35$ ) and genotypic ( $r=0.43$ ) correlation values between prolificacy and grain yield.

Al-Naggar *et al.* (2012) found dominance effects on the number of ears per plant, although these ranged from complete dominance in prolific parents at low population density to complete dominance in nonprolific parents at high population density. Prakash *et al.* (2019) observed a quantitative inheritance pattern of prolificacy with prevalence of epistatic effects, particularly dominance  $\times$  dominance, although they also observed additive  $\times$  additive, and additive  $\times$  dominance interaction effects. Other authors indicate that prolificacy in maize is a heritable character determined by additive genetic effects and high heritability values; thus, prolificacy rate can be increased through modified mass selection (Sukto *et al.*, 2021).

Under the hypothesis that the analysis and estimation of genetic and interaction effects between maize lines selected for prolificacy would allow the identification of genotypes capable of increasing productivity in selection schemes; the objective of the study was to analyse the genotype  $\times$  environment interaction in the expression of prolificacy, and to estimate genetic effects in relation to grain yield in maize.

determinado por efectos genéticos aditivos y valores de heredabilidad altos, gracias a lo cual se puede incrementar el índice de prolificidad a través de la selección masal modificada (Sukto *et al.*, 2021).

Bajo la hipótesis de que el análisis y la estimación de efectos genéticos y de interacción entre líneas de maíz seleccionadas hacia prolificidad permitirá identificar genotipos capaces de incrementar productividad en esquemas de selección. El objetivo del estudio fue analizar la interacción genotipo  $\times$  ambiente en la expresión de la prolificidad, para estimar efectos genéticos en relación con el rendimiento de grano en maíz.

## MATERIALES Y MÉTODOS

En la investigación se incluyeron cuatro líneas de maíz: dos seleccionadas para prolificidad, Línea 2 (L2) y Línea 3 (L3) derivadas de la variedad JAGUAN y dos de la variedad VAN210, Línea 4 (L4) y Línea 5 (L5) identificadas como no prolíficas. En el ciclo primavera-verano 2017, se realizaron cruza  $F_1$  directas y recíprocas entre una línea prolífica con una no prolífica: L2 $\times$ L4, L2 $\times$ L5, L3 $\times$ L4, L3 $\times$ L5. Además de las cruza simples se realizaron cruza de la progenie  $F_1$  con cada uno de los progenitores para crear retrocruza (RCP $_1$  y RCP $_2$ ), y por autofecundaciones en la  $F_1$ , se obtuvieron las poblaciones  $F_2$  para cada combinación genética.

La evaluación agronómica del material experimental se estableció en el ciclo primavera-verano 2018, en dos localidades contrastantes y dos fechas de siembra dentro de cada localidad: El Mezquite, Galeana, N.L. (25° 05' N; 100° 42' W, altitud 1890 m) y en General Cepeda, Coahuila (25° 22' N; 100° 28' W, altitud 1450 m) en condiciones de riego. En cada localidad, se estableció un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones (bloques) por fecha de siembra. La unidad experimental consistió en un surco de 4 m de largo, con un espaciado de 0.85 m entre surcos y de 0.20 m entre plantas, con una población estimada de 58.8 mil plantas ha $^{-1}$ .

Las dos fechas de siembra por localidad se analizaron como ambientes. En la localidad El Mezquite (MEZ1 y MEZ2) la siembra se realizó 5 y 16 de junio 2018; en General Cepeda (GC1 y GC2) se realizó 30 de junio y 17 de julio 2018. En este estudio se analizó el número de mazorcas por planta promedio o prolificidad (PRO); la asincronía de floración (ASI), determinada por la diferencia entre días al 50% de floración masculina y días al 50% de floración femenina; y el rendimiento de grano expresado en Mega gramos (toneladas) por hectárea (Mg ha $^{-1}$ ) con 15% de humedad.

Un ANDEVA se realizó seguido de la comparación múltiple de medias de Tukey ( $p \leq 0.05$ ) y correlación simple de Pearson ( $r$ )

## MATERIALS AND METHODS

Four maize lines were included in the research: two selected for prolificacy, Line 2 (L2) and Line 3 (L3) derived from the JAGUAN variety and two from the VAN210 variety, Line 4 (L4) and Line 5 (L5) identified as non-prolific. In the spring-summer 2017 cycle, direct and reciprocal  $F_1$  crosses were made between a prolific line with a non-prolific line: L2 $\times$ L4, L2 $\times$ L5, L3 $\times$ L4, L3 $\times$ L5. In addition to the single crosses,  $F_1$  progenies were crossed with each of the parents to generate backcrosses (RCP $_1$  and RCP $_2$ ), and by self-fertilization in  $F_1$ ,  $F_2$  populations were obtained for each genetic combination.

The agronomic evaluation of the experimental material was established in the spring-summer 2018 cycle, in two contrasting locations and two sowing dates within each location: El Mezquite, Galeana, N.L. (25° 05' N; 100° 42' W, altitude 1890 m) and in General Cepeda, Coahuila (25° 22' N; 100° 28' W, altitude 1450 m) under irrigated conditions. In each location, a randomized complete block design with three replications (blocks) per sowing date was established. The experimental unit consisted of a 4 m long furrow, with spacing of 0.85m between rows and 0.20m between plants, with an estimated population of 58.8 thousand plants ha $^{-1}$ .

The two sowing dates per location were analysed as environments. At El Mezquite (MEZ1 and MEZ2) sowing was made on June 5 and 16, 2018; at General Cepeda (GC1 and GC2) were sown on June 30 and July 17, 2018. In this study they were analysed, the average number of ears per plant or prolificacy (PRO); flowering asynchrony (ASI), determined by the difference between days at 50% male flowering and days at 50% female flowering; and grain yield expressed in Megagrams (tons) per hectare (Mg ha $^{-1}$ ) with 15% moisture.

An ANOVA was performed, followed by the Tukey's test for multiple comparison of means ( $p \leq 0.05$ ) and Pearson's simple correlation ( $r$ ) with the GLM procedure of SAS® (SAS Institute Inc., 2018). For the comparison of genotype means, the decision criteria were established, as defined by mean plus one ( $\mu + EE$ ) and two times the standard error of the mean ( $\mu + 2EE$ ). The environments (MEZ1, MEZ2, GC1 and GC2) were used to perform scatter plot analysis of genotype $\times$ environment interaction (IGA) based on principal component analysis (PCA), which was obtained with the GGEbiplot model (Yan, 2014, Yan y J. Fréreau-Reid, 2018).

Heterosis ( $h$ ) was estimated between the combinations of lines ( $y_i, y_j$ ) based on the performance of the crosses ( $y_{ij}$ ) in relation to the average performance of the parents: ( $h = y_{ij} - 0.5 (y_i + y_j)$ ) (Kiyoy and Kusolwa, 2017). Genetic effects were estimated for each of the variables studied by taking into account the six filial generations obtained by each of the genetic combinations in direct and reciprocal crosses: the two parents

con el procedimiento GLM de SAS® (SAS Institute Inc., 2018). Para la comparación de medias de los genotipos se establecieron dos criterios de decisión definidos por media más uno ( $\mu+EE$ ) y dos veces el error estándar de la media ( $\mu+2EE$ ). Los ambientes (MEZ1, MEZ2, GC1 y GC2) se utilizaron para realizar análisis gráfico de dispersión de la interacción genotipo×ambiente (IGA) con base en análisis de componentes principales (ACP), el cual se obtuvo con el modelo GGEbiplot (Yan, 2014; Yan y J. Frégeau-Reid, 2018).

La heterosis ( $h$ ) se estimó entre las combinaciones de líneas ( $y_i, y_j$ ) con base en el comportamiento de las cruzas ( $y_{ij}$ ) en relación con el comportamiento promedio de los progenitores ( $h=y_{ij} - 0.5 (y_i + y_j)$ ) (Kiyyo y Kusolwa, 2017). Los efectos genéticos se estimaron en cada una de las variables estudiadas al tomar en cuenta las seis generaciones filiales obtenidas por cada una de las combinaciones genéticas en cruce directa y recíproca: los dos progenitores ( $P_1, P_2$ ), la cruce simple ( $F_1$ ), la  $F_2$ , y las retrocruzas ( $RCP_1$  y  $RCP_2$ ). El modelo de Hayman (1958) se utilizó para estimar los efectos aditivos ( $a$ ), dominancia ( $d$ ), y los efectos epistáticos aditivo×aditivo ( $aa$ ), aditivo×dominancia ( $ad$ ) y dominancia×dominancia ( $dd$ ).

La expresión del modelo es  $y=Xb + e$ , y la estimación de los parámetros se obtiene con la solución de las ecuaciones normales:  $\hat{b} = (X'X)^{-1}X'y$ , y la varianza de los estimadores con:

$$V(\hat{b}) = (X'E^{-1}X)^{-1};$$

donde:

$y$ : es el vector de las medias de generaciones filiales,

$X$ : es la matriz de coeficientes,

$\hat{b}$ : es el vector de estimadores del modelo,

$E$ : la matriz diagonal de las varianzas de las medias.

Para cada una de las combinaciones de cruzas y sus generaciones filiales, en la versión de cruzas directas y recíprocas, la estimación de los efectos genéticos se obtuvo a través de un análisis de regresión utilizando el procedimiento GLM de SAS® (SAS Institute Inc., 2018).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Análisis de varianza

Los 36 genotipos representantes de las generaciones filiales y los caracteres en estudio evaluados en 2018 presentaron variación significativa (Cuadro 1).

Diferencias significativas ( $p \leq 0.01$ ) se encontraron entre ambientes, genotipos y la interacción genotipo×ambiente (IGA) en el número de mazorcas

( $P_1, P_2$ ), the single cross ( $F_1$ ), the  $F_2$ , and the backcrosses ( $RCP_1$  and  $RCP_2$ ). The model by Hayman (1958) was used to estimate additive ( $a$ ), dominance ( $d$ ), and epistatic additive×additive ( $aa$ ), additive×dominance ( $ad$ ), and dominance×dominance ( $dd$ ) effects.

Linear model expression is  $y=Xb + e$ , and the estimation of the parameters is obtained with the solution of the normal equations:  $\hat{b} = (X'X)^{-1}X'y$ , and the variance of the estimators with:

$$V(\hat{b}) = (X'E^{-1}X)^{-1};$$

where:

$y$ : is the vector of the means of the filial generations,

$X$ : the coefficient matrix,

$\hat{b}$ : is the vector of estimators of the model,

$E$ : the diagonal matrix of the variances of the means.

For each of the combinations of crosses and their filial generations, in the version of direct and reciprocal crosses, the estimation of the genetic effects was obtained through a regression analysis using the GLM procedure of SAS® (SAS Institute Inc., 2018).

## RESULTS AND DISCUSSION

### Analysis of variance

The 36 genotypes representing the filial generations and the traits under study evaluated in 2018 showed significant variation (Table 1).

Significant differences ( $p \leq 0.01$ ) were found among environments, genotypes and the genotype×environment interaction (IGA) in the number of ears per plant (PRO) and grain yield (REND); in the flowering asynchrony (ASI), difference ( $p \leq 0.01$ ) was only found among the studied genotypes. That was explained by the variation among genotypes, represented by six filial generations, from four combinations of crosses between lines of different genetic origin and by differences in the prolificacy index. The variation among environments is due to the combination of two sowing dates within two contrasting locations; in addition, the genotypes responded differently to these environments due to genetic interaction effects.

Based on the sum of squares ratio (Table 1), genotype effects explained 62.5% in PRO compared to 41.3 and 38.1% of REND and ASI. Of the traits

**Cuadro 1. Análisis de varianza de los caracteres evaluados en dos localidades contrastantes (El Mezquite, N.L. y General Cepeda, Coahuila), México en 2018.**  
**Table 1. Analysis of variance of traits evaluated at two contrasting locations (El Mezquite, N.L. and General Cepeda, Coahuila) Mexico, in 2018.**

FV	ASI (d)				PRO			REND (Mg ha <sup>-1</sup> )		
	GL	SC	%	CM	SC	%	CM	SC	%	CM
Ambientes (Amb)	3	8.2	0.7	2.7	2.9	9.0	0.96 <sup>‡</sup>	685.9	36.6	228.6 <sup>‡</sup>
Bloques / Amb	8	36.9	3.3	4.6 <sup>‡</sup>	0.2	0.5	0.02	17.7	0.9	2.2 <sup>‡</sup>
Genotipos (Gen)	35	420.9	38.1	12.0 <sup>‡</sup>	20.1	62.5	0.57 <sup>‡</sup>	772.7	41.3	22.1 <sup>‡</sup>
Gen × Amb	105	204.2	18.5	1.9	3.3	10.2	0.03 <sup>‡</sup>	153.3	8.2	1.5 <sup>‡</sup>
Error	280	434.4	39.3	1.6	5.7	17.8	0.02	242.3	12.9	0.9
Total	431	1104.6			32.1			1871.9		
	CV (%)			147.4			12.17			20.5

<sup>‡</sup>p≤0.05 y <sup>‡</sup>p≤0.01, probabilidad de diferencia estadística; FV, fuentes de variación; GL, grados de libertad; SC y CM, suma de cuadrados y cuadrados medios; ASI, asincronía de floración; PRO, número de mazorcas por planta; REND, rendimiento de grano; CV, coeficiente de variación. <sup>‡</sup>p≤0.05 and <sup>‡</sup>p≤0.01, statistical difference; FV, sources of variation; GL, degrees of freedom; SC and CM, sum of squares and mean squares; ASI, flowering asynchrony; PRO, number of ears per plant; REND, grain yield; CV, variation coefficient.

por planta (PRO) y rendimiento de grano (REND); en la asincronía de floración (ASI) sólo se encontró diferencia (p≤0.01) entre los genotipos en estudio. Lo anterior se explica por la variación entre los genotipos, representados por seis generaciones filiales, a partir de cuatro combinaciones de cruza entre líneas de origen genético diferente y por diferencias en el índice de prolificidad. La variación entre los ambientes se debe a la combinación de dos fechas de siembra dentro de dos localidades contrastantes; además, los genotipos respondieron de manera diferente a estos ambientes por efectos de la interacción genética.

Con base en la proporción de la suma de cuadrados (Cuadro 1), los efectos de genotipos explicaron el 62.5% en PRO comparado con 41.3 y 38.1% de REND y ASI. De los caracteres en estudio, los efectos de la interacción genotipo×ambiente (IGA) fueron superiores (%) en ASI (18.5), seguidos de PRO (10.2) y REND (8.2). De acuerdo con estos resultados IGA en REND y PRO fue similar, a pesar de que la proporción de la suma de cuadrados de los genotipos fue superior en PRO comparado con REND (62.5 vs. 41.3%), lo cual explica la contribución genética en relación con la variación fenotípica o heredabilidad en sentido amplio de los dos caracteres.

De Leon *et al.* (2005) calcularon un coeficiente de 0.88 en la relación de la varianza genética respecto a la varianza fenotípica, lo cual indica la aportación genética en el carácter de prolificidad. En ensayos

under study, genotype×environment interaction (IGA) effects were higher (%) in ASI (18.5), followed by PRO (10.2) and REND (8.2). According to these results IGA in REND and PRO was similar, despite the sum of squares ratio on genotypes was higher in PRO compared to REND (62.5 vs. 41.3%). This explains the genetic contribution in relation to phenotypic variation or heritability in a broad sense for the two traits.

De Leon *et al.* (2005) calculated a coefficient of 0.88 in the ratio of genetic variance to phenotypic variance, which indicates the genetic contribution in the prolificacy trait. In trials under drought stress condition, Ali *et al.* (2017) found variation in genetic contribution based on broad sense heritability estimates, with values between 0.46 and 0.63, and between 0.98 and 0.99 for number of ears per plant and grain yield. In this study, the combination location×sowing date (evaluation environments) had a greater effect (36.64%) on grain yield, in relation to 9.01 and 0.74% for prolificacy and flowering asynchrony; which indicates the relative pressure of environmental conditions on the studied variables.

Under the conditions of this study, the environments at El Mezquite (MEZ1 and MEZ2) were considered favourable environments compared to those at General Cepeda (GC1 and GC2), due to differences in climatic conditions, altitude, and the presence of water stress in the two sowing dates at

bajo condición de estrés por sequía, Ali *et al.* (2017) encontraron variación en la contribución genética con base en estimaciones de heredabilidad en sentido amplio, con valores entre 0.46 y 0.63, y entre 0.98 y 0.99 para número de mazorcas por planta y rendimiento de grano. En este estudio, la combinación localidad×fecha de siembra (ambientes de evaluación) tuvo efecto mayor (36.64%) sobre el rendimiento de grano, en relación con 9.01 y 0.74% de la prolificidad y asincronía de floración; lo cual indica la presión relativa de las condiciones ambientales sobre las variables estudiadas.

En las condiciones de este estudio, los ambientes de El Mezquite (MEZ1 y MEZ2) se consideraron ambientes favorables en relación con aquellos en la localidad de General Cepeda (GC1 y GC2), debido a diferencias en las condiciones climáticas, de altitud y a la presencia de estrés hídrico en las dos fechas de siembra en la localidad de General Cepeda. Lo anterior se expresó en un gradiente en la disminución del número de mazorcas por planta y en el rendimiento de grano entre los ambientes (fechas de siembra) en cada localidad.

Los valores medios de rendimiento fueron 5.53 y 3.53 Mg ha<sup>-1</sup> y 1.25 y 1.10 mazorcas por planta para las localidades El Mezquite y General Cepeda. Lo anterior indica una respuesta relativa en la expresión de la prolificidad y el rendimiento de grano debido a las diferencias de las condiciones del ambiente en las dos localidades de estudio. Una asociación positiva ( $p \leq 0.05$ ) se ha observado entre el índice de prolificidad y el rendimiento de grano con una correlación de  $r=0.71$  (Maita y Coors, 1996).

### Comportamiento promedio

Los valores medios se obtuvieron de las generaciones filiales de las cuatro combinaciones de cruzas entre plantas prolíficas y no prolíficas para los caracteres de estudio (Cuadro 2). Con base en los criterios establecidos para decisión ( $\mu+EE$ ,  $\mu+2EE$ ), todas las cruzas simples y cuatro retrocruzas hacia los progenitores prolíficos fueron superiores en el rendimiento de grano. En el número de mazorcas por planta (PRO), con excepción de la craza 3x5 y su recíproca, en siete de las 16 retrocruzas (43.8%) hacia los progenitores prolíficos y las dos líneas prolíficas (L2 y L3) se encontró diferencia significativa respecto a la media general de la prolificidad.

General Cepeda. That was expressed as a decreasing gradient in the number of ears per plant, and in grain yield between the environments (sowing dates) at each of the two locations.

Mean yield values were 5.53 and 3.53 Mg ha<sup>-1</sup> and 1.25 and 1.10 ears per plant at El Mezquite and General Cepeda. This indicates a relative response in the expression of prolificacy and grain yield due to differences in environmental conditions at the two study locations. A positive association ( $p \leq 0.05$ ) between prolificacy index and grain yield has been reported with a significant correlation of  $r=0.71$  (Maita and Coors, 1996).

### Average performance

Mean values were obtained from the filial generations of the four combinations of crosses between prolific and non-prolific plants for the traits under study (Table 2). Based on the established decision criteria ( $\mu+EE$ ,  $\mu+2EE$ ), all single crosses and four backcrosses to the prolific parents were superior when compared for grain yield. In the number of ears per plant (PRO), with the exception of the 3x5 cross and its reciprocal, in seven out of the 16 backcrosses (43.8%) to the prolific parents and the two prolific lines (L2 and L3), a significant difference was found respect to the general mean of prolificacy.

Results confirmed that the lines identified as prolific (L2 and L3) are consistent in the average expression of prolificacy with values of 1.64 and 1.78 ears per plant compared to the non-prolific lines, with values of 0.97 and 0.84 ears per plant in Line 4 and Line 5 (Table 2). Likewise, the prolific lines showed higher yield potential (3.23 and 3.05 Mg ha<sup>-1</sup>), compared to the non-prolific lines with yields of 1.56 and 1.04 Mg ha<sup>-1</sup>.

Lines from two different populations were identified as prolific (L2 and L3) and non-prolific (L4 and L5). Genetic divergence between the two groups of lines could be verified with the expression in grain yield (REND) and number of ears per plant (PRO) (Table 2). However, there was no evidence of statistical difference between direct and reciprocal crosses in REND and PRO, indicating no maternal effect between prolific and non-prolific lines. After progenies between prolific with non-prolific lines, higher yield values were determined by backcrosses to prolific parents, except the (3x5)×5 backcross. This

Con los resultados se confirmó que las líneas identificadas como prolíficas (L2 y L3) son consistentes en la expresión promedio de la prolificidad con valores de 1.64 y 1.78 mazorcas por cada planta en comparación con las líneas no prolíficas, con valores de 0.97 y 0.84 mazorcas por planta en las Líneas 4 y 5 (Cuadro 2). Asimismo, las líneas prolíficas mostraron potencial de rendimiento mayor (3.23 y 3.05 Mg ha<sup>-1</sup>), comparadas con las líneas no prolíficas con rendimientos de 1.56 y 1.04 Mg ha<sup>-1</sup>.

Las líneas provenientes de dos poblaciones diferentes se identificaron como prolíficas (L2 y L3) y no prolíficas (L4 y L5). La divergencia genética entre los dos grupos de líneas pudo verificarse con la expresión en rendimiento de grano (REND) y número de mazorcas por planta (PRO) (Cuadro 2). Sin embargo, no se encontró evidencia de diferencia estadística entre cruza directa y recíprocas en REND y PRO, lo cual señala ausencia de efecto materno entre las líneas prolíficas con no prolíficas. Después de las progenies entre las líneas prolíficas con no prolíficas, los valores de rendimiento superiores se determinaron por las retrocruzas hacia los progenitores prolíficos, excepto la retrocruza (3×5)×5. Lo anterior indica que genotipos con índices superiores en el número de mazorcas por planta contribuyeron al rendimiento de grano en forma significativa como Ali *et al.* (2017) señalaron. En los genotipos con rendimientos superiores (Cuadro 2), la asincronía de floración (ASI) en general, fue aceptable excepto en la cruza 3×5 y 2×5 y la retrocruza (3×5)×5, con valores significativos respectivos de 1.75, 1.50 y 1.75. En contrario, los progenitores no prolíficos y las retrocruzas hacia las líneas no prolíficas mostraron los valores más altos de este carácter. En maíz, la asincronía de floración (ASI) es un carácter asociado con el rendimiento de grano. Aunque en condiciones de sequía, Ngugi *et al.* (2013) encontraron correlación ( $p \leq 0.05$ ) de la asincronía de floración con el peso de grano ( $r=0.76$ ) y senescencia de la hoja ( $r=0.86$ ), pero no con el rendimiento. Noor *et al.* (2013) no hallaron correlación de la asincronía de floración con el rendimiento de grano; pero estimaron valores medios de heredabilidad (0.48) para ese carácter. Por lo tanto, en agricultura de temporal o bajo condiciones de estrés, lo deseable es que ASI sea cercana a cero o incluso, con valores negativos.

**Cuadro 2. Rendimiento y los caracteres estudiados a través de las dos localidades (El Mezquite, N.L. y General Cepeda, Coahuila), México en 2018.**

**Table 2. Yield and traits studied across the two locations (El Mezquite, N.L. and General Cepeda, Coahuila) Mexico, in 2018.**

Genotipos	REND (Mg ha <sup>-1</sup> )	Prolificidad	ASI (d)
4×3	7.09 <sup>‡</sup>	1.20	-0.75
3×5	6.62 <sup>‡</sup>	1.27 <sup>‡</sup>	1.75 <sup>‡</sup>
3×4	6.53 <sup>‡</sup>	1.06	1.17
2×4	6.46 <sup>‡</sup>	1.15	0.08
5×3	6.19 <sup>‡</sup>	1.21 <sup>†</sup>	-0.33
5×2	6.07 <sup>‡</sup>	1.14	0.33
4×2	6.00 <sup>‡</sup>	1.00	-0.08
2×5	5.67 <sup>‡</sup>	1.06	1.50 <sup>†</sup>
(5×3) ×3	5.57 <sup>‡</sup>	1.52 <sup>‡</sup>	-0.17
(2×5) ×2	5.44 <sup>‡</sup>	1.43 <sup>‡</sup>	1.00
(3×4) ×3	5.36 <sup>‡</sup>	1.46 <sup>‡</sup>	1.00
(2×4) ×2	5.14 <sup>‡</sup>	1.34 <sup>‡</sup>	0.17
(4×3) ×3	5.02 <sup>†</sup>	1.39 <sup>‡</sup>	-1.42 <sup>†</sup>
(3×5) ×5	4.97 <sup>†</sup>	1.52 <sup>‡</sup>	1.17
(5×2) ×2	4.93 <sup>†</sup>	1.34 <sup>‡</sup>	-0.50
(4×2) ×2	4.79	1.22 <sup>†</sup>	-0.67
(3×5) ×3	4.53	1.10	1.75 <sup>‡</sup>
(4×3) ×4	4.28	0.96	0.92
(3×4) ×4	4.25	1.03	2.42 <sup>‡</sup>
(5×3) ×5	4.14	0.99	0.67
3×4F2	4.11	1.13	1.17
5×3F2	4.04	1.15	0.25
(4×2) ×4	4.01	0.95	1.75 <sup>‡</sup>
(2×5) ×5	3.99	0.96	2.00 <sup>‡</sup>
(2×4) ×4	3.98	0.96	1.33 <sup>†</sup>
2×5F2	3.96	1.14	1.17
2×4F2	3.74	1.02	1.00
4×2F2	3.70	1.02	0.58
(5×2) ×5	3.67	0.98	1.92 <sup>‡</sup>
3×5F2	3.45	1.19	1.58 <sup>‡</sup>
4×3F2	3.34	1.00	-0.33
2	3.23	1.64 <sup>‡</sup>	1.67 <sup>‡</sup>
5×2F2	3.09	1.10	0.08
3	3.05	1.78 <sup>‡</sup>	1.25 <sup>†</sup>
4	1.56	0.97	1.83 <sup>‡</sup>
5	1.04	0.84	3.17 <sup>‡</sup>
Media	4.53	1.17	0.84
EE	0.27	0.04	0.37

EE, Error estándar de la media. <sup>†</sup> $\mu+EE$  y <sup>‡</sup> $\mu+2EE$ , diferencia en los genotipos superiores. <sup>‡</sup> EE, standard error of the mean. <sup>†</sup> $m+EE$  and <sup>‡</sup> $\mu+2EE$ , difference in higher genotypes

## Análisis de correlación

Con base en el análisis de correlación, en este estudio se encontró una asociación negativa y significativa ( $p \leq 0.01$ ) entre la asincronía de floración (ASI) con número de mazorcas por planta (PRO,  $r = -0.16$ ) y rendimiento de grano (REND,  $r = -0.24$ ); así como una relación positiva ( $p \leq 0.01$ ) entre PRO y REND ( $r = 0.36$ ). También, en el análisis de correlación realizado con pares de medias para carácter×ambiente (carácter×fecha de siembra en localidad). Una asociación positiva y significativa ( $p \leq 0.01$ ) se encontró dentro de carácter×ambiente, lo cual indica un comportamiento consistente de la expresión de los caracteres dentro de ambientes. Los resultados de la asociación entre caracteres×fechas de siembra en localidades×genotipos se representaron de manera gráfica con GGEbiplot (Figura 1).

GGEbiplot genera una dispersión gráfica con base en el análisis de componentes principales (ACP), en la cual se visualiza la información de los genotipos (G) y la interacción genotipo×ambiente (GE). La dimensión de los vectores a partir del origen indica la variación asociada con el carácter. El coseno del ángulo entre ellos se aproxima al coeficiente de correlación, e indica el grado de asociación entre variables. Un ángulo menor a  $30^\circ$  indica una relación muy estrecha, en tanto que un ángulo cercano a  $90^\circ$  indica una relación independiente; un ángulo de  $180^\circ$  representa una asociación negativa (Yang, 2014). Cada genotipo proyecta un vector a partir del origen, en forma similar a las combinaciones entre caracteres. Por tanto, la relación entre los genotipos por fechas de siembra en localidad para cada carácter se determina por una ubicación particular en el cuadrante (Yan y Fréreau-Reid, 2018).

Los dos componentes principales (PC1 y PC2) en conjunto explican el 69.2% de la variación total acumulada en los valores medios de los caracteres evaluados por genotipo y genotipo×ambiente (Figura 1). De acuerdo con la proyección y ángulos de los vectores, REND se asoció negativamente con ASI × ambientes; y hubo correlación positiva entre PRO × ambientes y REND × ambientes, aunque no existió correlación entre PRO\_G2 con REN\_G2 y REN\_M2. La asociación de los caracteres (Figura 1) parece inconsistente con los coeficientes de correlación reportados, debido a que en el análisis de correlación se consideró el 100% de la variación. Mientras que el

indica que genotipos con índices más altos en el número de espigas por planta contribuyeron significativamente al rendimiento de grano como se declaró por Ali *et al.* (2017).

En los genotipos con mayores rendimientos (Tabla 2), la floración asincrónica (ASI) fue en general aceptable, excepto los cruces  $3 \times 5$  y  $2 \times 5$ , y el retrocruz  $(3 \times 5) \times 5$ , con respectivos valores significativos 1.75, 1.50 y 1.75. En contraste, los padres y retrocruces a líneas no prolíficas mostraron los valores más altos para este rasgo. En maíz, la floración asincrónica (ASI) es un carácter asociado con el rendimiento de grano. Sin embargo, bajo condiciones de sequía Ngugi *et al.* (2013) encontró correlación ( $p \leq 0.05$ ) de la floración asincrónica con el peso de grano ( $r = 0.76$ ) y la senescencia ( $r = 0.86$ ), pero no correlación con el rendimiento de grano. Noor *et al.* (2013) reportó no correlación de la floración asincrónica con el rendimiento de grano, pero estimó valores de heredabilidad promedio (0.48) para ese carácter. Por lo tanto, en la agricultura irrigada o al sembrar bajo condiciones de estrés, es deseable que los valores de ASI estén cercanos a cero o incluso negativos.

## Correlación análisis

Basado en el análisis de correlación, una asociación negativa y significativa ( $p \leq 0.01$ ) se encontró entre la floración asincrónica (ASI) con el número de espigas por planta (PRO,  $r = -0.16$ ) y el rendimiento de grano (REND,  $r = -0.24$ ), y una relación positiva ( $p \leq 0.01$ ) entre PRO y REND ( $r = 0.36$ ). El análisis de correlación dentro de pares de medias para rasgo×ambiente (rasgo×fecha de siembra en localidad) también se realizó. Una asociación positiva y significativa ( $p \leq 0.01$ ) se encontró dentro de rasgo×ambiente, indicando un desempeño consistente de la expresión del rasgo dentro de ambientes. Los resultados de la asociación entre rasgos×fechas de siembra en localidades×genotipos se representaron con GGEbiplot (Figura 1).

GGEbiplot genera un gráfico de dispersión basado en el análisis de componentes principales (PCA), en el cual se muestra la información de los genotipos (G) y la interacción genotipo×ambiente (GE). La magnitud del vector desde el origen indica la variación asociada con el rasgo. El coseno del ángulo entre ellos aproxima el coeficiente de correlación y muestra el grado de asociación entre variables. Un ángulo menor a  $30^\circ$  indica una relación muy estrecha, mientras que un ángulo cercano a  $90^\circ$  indica una relación independiente; un ángulo de



con la prolificidad (primer cuadrante); mientras que las no prolíficas (L4, L5) se asociaron con las de rendimiento menor (segundo cuadrante).

En este estudio se encontró correlación ( $p \leq 0.01$ ) baja entre el número de mazorcas por planta y el rendimiento de grano ( $r=0.36$ ), lo cual difiere con el patrón general de asociación entre estos dos caracteres. En el proceso de selección para prolificidad, Maita y Coors (1996) encontraron una correlación positiva y significativa ( $p \leq 0.05$ ) con el rendimiento de grano por planta,  $r = 0.71$ . Baretta *et al.* (2016) obtuvieron valores directos en la estimación de la correlación fenotípica ( $r=0.35$ ) y genética ( $r=0.43$ ) entre el número de mazorcas por planta y el rendimiento de grano. En condiciones de estrés por sequía, Ali *et al.* (2017) indicaron que el número de mazorcas por planta contribuyó ( $p \leq 0.05$ ) al rendimiento del grano con valores estimados de correlación fenotípica ( $r=0.82$ ) y genética ( $r=0.98$ ). La correlación baja encontrada en este estudio entre esos dos caracteres se atribuye a que en las combinaciones genéticas analizadas participó una línea prolífica con otra no prolífica, lo cual se manifestó en las generaciones filiales asociadas con cada cruce.

### Heterosis

Los valores de heterosis se estimaron para las cruces directas y recíprocas entre líneas prolíficas con no prolíficas, por localidad y análisis combinado, para todos los caracteres en estudio (Cuadro 3).

En el análisis entre cruces directas y recíprocas, sólo se encontró diferencia ( $p \leq 0.01$ ) entre los dos grupos en la asincronía de floración (ASI), como una aportación del progenitor prolífico en la  $F_1$  lo cual se tradujo en una reducción en los valores medios en la cruce recíproca donde intervino una línea prolífica (L2 y L3) como progenitor masculino. Este patrón fue consistente tanto en las dos localidades como en el análisis combinado (Cuadro 3).

Respecto al número de mazorcas por planta o prolificidad (PRO), en dos de las cuatro cruces ( $2 \times 5$  y  $3 \times 4$ ) se encontró un incremento en la progenie  $F_1$ , al usar una línea prolífica (L2, L3) como progenitor masculino. Estos valores fueron superiores en la localidad considerada como favorable (El Mezquite), y la respuesta fue consistente en las dos localidades y en los valores medios a través de localidades. En todos los casos, los valores de heterosis fueron negativos por lo que se infiere una expresión en la respuesta

with the reported correlation coefficients, because in the correlation analysis 100% of the variation was considered. Whereas the PCA analysis included in Figure 1, explained only 69.2% of the variation. The analysis on GGEbiplot represents only the variation due to genotype (G) and the genotype  $\times$  environment (GE) interaction.

In the scatter analysis of genotypes, single crosses correlated with grain yield (Figure 1, fourth quadrant). In a gradient in the opposite direction, it was located the group of genotypes represented by  $F_2$  and backcrosses to non-prolific parents. In the intermediate portion between those two groups of genotypes, the group of backcrosses to the prolific parent was found, but with a close correlation with prolificacy in the evaluation environments (sowing dates) located at the first quadrant. These associations are congruent with the means of yield and prolificacy (Table 2), and with the differences between prolific lines (L2, L3) with higher yield associated with prolificacy (first quadrant). Whilst non-prolific lines (L4, L5) were associated with lower yield (second quadrant).

In this study, a low correlation ( $p \leq 0.01$ ) was found between the number of ears per plant and grain yield ( $r=0.36$ ), which differs from the general pattern of association between these two traits. In the selection process for prolificacy, Maita and Coors (1996) found a positive and significant ( $p \leq 0.05$ ) correlation with grain yield per plant,  $r=0.71$ . Baretta *et al.* (2016) obtained mean and positive values in the estimation of phenotypic ( $r=0.35$ ) and genetic ( $r=0.43$ ), correlation between the number of ears per plant and grain yield. Under drought stress condition, Ali *et al.* (2017) indicated that the number of ears per plant contributed ( $p \leq 0.05$ ) to grain yield with estimated values for phenotypic ( $r=0.82$ ) and genetic ( $r=0.98$ ) correlation. The low correlation found in this study between these two traits is attributed to the fact that in the genetic combinations analysed, a prolific line participated with a non-prolific line, which it was manifested in the filial generations associated with each cross.

### Heterosis

Heterosis values were estimated for direct and reciprocal crosses between prolific and non-prolific lines, by location and combined analysis, for all traits under study (Table 3).

**Cuadro 3. Estimación de heterosis en combinaciones de cruzas directas y recíprocas entre líneas prolíficas con no prolíficas evaluadas en 2018.****Table 3. Estimated heterosis in combinations of direct and reciprocal crosses between prolific with non-prolific lines evaluated in 2018.**

Cruza	ASI				PRO				REND			
	i <sup>o</sup>	j	F <sub>1</sub>	h	i	j	F <sub>1</sub>	h	i	j	F <sub>1</sub>	h
General Cepeda, Coah.												
2×4 <sup>§</sup>	2.00	1.50	0.17	-1.58 <sup>†</sup>	1.49	0.94	1.06	-0.16 <sup>†</sup>	2.76	1.59	5.17	3.00 <sup>§</sup>
4×2	1.50	2.00	0.67	-1.08	0.94	1.49	0.97	-0.25 <sup>§</sup>	1.59	2.76	5.18	3.01 <sup>§</sup>
2×5	2.00	2.67	1.00	-1.33 <sup>†</sup>	1.49	0.78	1.03	-0.11	2.76	0.78	4.74	2.97 <sup>§</sup>
5×2	2.67	2.00	0.67	-1.67 <sup>§</sup>	0.78	1.49	1.09	-0.05	0.78	2.76	4.73	2.96 <sup>§</sup>
3×4	1.50	1.50	1.50	0.00	1.67	0.94	1.04	-0.27 <sup>§</sup>	2.90	1.59	5.32	3.08 <sup>§</sup>
4×3	1.50	1.50	-0.17	-1.67 <sup>§</sup>	0.94	1.67	1.06	-0.24 <sup>§</sup>	1.59	2.90	5.78	3.54 <sup>§</sup>
3×5	1.50	2.67	2.17	0.08	1.67	0.78	1.14	-0.09	2.90	0.78	4.75	2.91 <sup>§</sup>
5×3	2.67	1.50	-0.33	-2.42 <sup>§</sup>	0.78	1.67	1.09	-0.13	0.78	2.90	4.65	2.81 <sup>§</sup>
El Mezquite, Galeana, N. L.												
2×4	1.33	2.17	0.00	-1.75 <sup>§</sup>	1.79	1.01	1.24	-0.16 <sup>†</sup>	3.71	1.53	7.75	5.13 <sup>§</sup>
4×2	2.17	1.33	-0.83	-2.58 <sup>§</sup>	1.01	1.79	1.04	-0.36 <sup>§</sup>	1.53	3.71	6.82	4.20 <sup>§</sup>
2×5	1.33	3.67	2.00	-0.50	1.79	0.90	1.10	-0.25 <sup>§</sup>	3.71	1.30	6.60	4.10 <sup>§</sup>
5×2	3.67	1.33	0.00	-2.50 <sup>§</sup>	0.90	1.79	1.20	-0.15 <sup>†</sup>	1.30	3.71	7.41	4.90 <sup>§</sup>
3×4	1.00	2.17	0.83	-0.75	1.89	1.01	1.09	-0.36 <sup>§</sup>	3.19	1.53	7.74	5.38 <sup>§</sup>
4×3	2.17	1.00	-1.33	-2.92 <sup>§</sup>	1.01	1.89	1.34	-0.11	1.53	3.19	8.41	6.04 <sup>§</sup>
3×5	1.00	3.67	1.33	-1.00	1.89	0.90	1.40	0.00	3.19	1.30	8.50	6.25 <sup>§</sup>
5×3	3.67	1.00	-0.33	-2.67 <sup>§</sup>	0.90	1.89	1.32	-0.08	1.30	3.19	7.73	5.49 <sup>§</sup>
Análisis combinado												
2×4	1.67	1.83	0.08	-1.67 <sup>§</sup>	1.64	0.97	1.15	-0.16 <sup>§</sup>	3.23	1.56	6.46	4.07 <sup>§</sup>
4×2	1.83	1.67	-0.08	-1.83 <sup>§</sup>	0.97	1.64	1.00	-0.31 <sup>§</sup>	1.56	3.23	6.00	3.61 <sup>§</sup>
2×5	1.67	3.17	1.50	-0.92 <sup>†</sup>	1.64	0.84	1.06	-0.18 <sup>§</sup>	3.23	1.04	5.67	3.54 <sup>§</sup>
5×2	3.17	1.67	0.33	-2.08 <sup>§</sup>	0.84	1.64	1.14	-0.10	1.04	3.23	6.07	3.93 <sup>§</sup>
3×4	1.25	1.83	1.17	-0.37	1.78	0.97	1.06	-0.31 <sup>§</sup>	3.05	1.56	6.53	4.23 <sup>§</sup>
4×3	1.83	1.25	-0.75	-2.29 <sup>§</sup>	0.97	1.78	1.20	-0.17 <sup>§</sup>	1.56	3.05	7.09	4.79 <sup>§</sup>
3×5	1.25	3.17	1.75	-0.46	1.78	0.84	1.27	-0.04	3.05	1.04	6.62	4.58 <sup>§</sup>
5×3	3.17	1.25	-0.33	-2.54 <sup>§</sup>	0.84	1.78	1.21	-0.10 <sup>†</sup>	1.04	3.05	6.19	4.15 <sup>§</sup>

<sup>†</sup>p≤0.05 y <sup>§</sup>p≤0.01 probabilidad de diferencia estadística; ASI, Asincronía de floración (d); PRO, número de mazorcas por planta promedio o prolificidad; REND, rendimiento de grano (Mg ha<sup>-1</sup>); <sup>o</sup>i, progenitor femenino; j, progenitor masculino, F<sub>1</sub>, progenie en primera generación; h, heterosis; <sup>§</sup>Líneas 2 y 3 identificadas como prolíficas, líneas 4 y 5, no prolíficas. <sup>†</sup>p≤0.05 y <sup>§</sup>p≤0.01 statistical difference; ASI, flowering asynchrony (d); PRO, average number of ears per plant or prolificacy; REND, grain yield (Mg ha<sup>-1</sup>); <sup>o</sup>i, female parent; j, male parent; F<sub>1</sub>, progeny in first generation; h, heterosis; <sup>§</sup>cross lines 2 and 3, identified as prolific; 4 and 5, non-prolific.

de efectos aditivos, con una estimación de heterosis promedio de la prolificidad de -13.0%.

Para el rendimiento de grano (REND) en todos los casos los valores de heterosis fueron positivos lo cual se explica por una expresión debida a efectos de dominancia. Similar a lo ocurrido en PRO, con las cruzas 2×5 y 3×4 los valores de heterosis fueron superiores cuando la línea prolífica se usó como progenitor masculino. Estos valores fueron superiores en la localidad considerada como favorable (El Mezquite), en la cual se alcanzó una estimación promedio

In the analysis between direct and reciprocal crosses, only difference (p≤0.01) was found between the two groups in flowering asynchrony (ASI), as a contribution of the prolific parent in F<sub>1</sub> that resulted in a reduction in mean values in the reciprocal cross where a prolific line (L2 and L3) intervened as male parent. This pattern was as consistent in the two locations as in the combined analysis (Table 3).

Regarding the number of ears per plant or prolificacy (PRO), in two of the four crosses (2×5 and 3×4) an increase was found in the F<sub>1</sub> progeny, when

de heterosis del 186% para REND. La heterosis con base en el promedio de los progenitores depende de la divergencia genética de los progenitores y de efectos de dominancia direccional, además es específica a una cruce en particular. Pavlov *et al.* (2016) obtuvieron correlación positiva ( $p \leq 0.05$ ) entre distancia genética y aptitud combinatoria general para rendimiento de grano en maíz ( $r=0.53$ ), y entre distancia genética y heterosis ( $r=0.57$ ).

En este estudio los valores de heterosis de la prolificidad y rendimiento de grano dependieron de las combinaciones genéticas al analizar la respuesta de las cruces  $2 \times 5$  y  $3 \times 4$ , comparadas con las cruces  $2 \times 4$  y  $3 \times 5$  (Cuadro 3). Los valores estimados de heterosis para la prolificidad (promedio -13%) fueron negativos. Lo anterior contrasta con los resultados de Prakash *et al.* (2019) quienes mencionaron valores de heterosis en la prolificidad con base en el promedio de los progenitores que oscilaron entre 25.4 y 34.2%, lo cual atribuyeron a efectos de dominancia parcial. No obstante, Al-Naggar *et al.* (2012) indicaron que las estimaciones de heterosis en la prolificidad y el rendimiento del grano se redujeron en condiciones de densidad de población baja, y señalaron que incluso pueden desaparecer en densidades altas.

### Efectos genéticos

La relación de los vectores de los caracteres por ambiente (Figura 1) indicó la variación de las localidades  $\times$  fechas de siembra, y la interacción genotipo  $\times$  ambiente. Con base en esta respuesta y en la consistencia en las estimaciones de heterosis (Cuadro 3), se decidió realizar el análisis genético de las generaciones filiales de los caracteres en estudio a través de los ambientes de evaluación (Cuadro 4).

En esta etapa del estudio se realizó cruce entre líneas prolíficas (L2 y L3) y líneas identificadas como no prolíficas (L4 y L5). En todos los casos a la cruce con la línea prolífica utilizada como progenitor femenino se la consideró como cruce directa, y cuando se utilizó como progenitor masculino se denominó cruce recíproca. El número de mazorcas por planta (prolificidad) estuvo definido por efectos aditivos ( $p \leq 0.01$ ), y por efectos epistáticos aditivo  $\times$  dominancia, cuando la línea prolífica se utilizó como progenitor masculino en todas las combinaciones de cruces (Cuadro 4). El rendimiento de grano, en todas las combinaciones de cruces estuvo dado por efectos de dominancia

a prolífica (L2, L3) was used as the male parent. These values were higher in the location considered as favourable (El Mezquite), and the response was consistent in the two locations and in the mean values across locations. In all cases, heterosis values were negative, thus an expression of additive effects was inferred in the response, with an average heterosis estimate for prolificacy of -13.0%.

For grain yield (REND) in all cases, heterosis values were positive which is explained by an expression due to dominance effects. Similar to PRO, in the  $2 \times 5$  and  $3 \times 4$  crosses heterosis values were higher when the prolific line was used as the male parent. These values were higher in the location considered as favourable (El Mezquite), an average heterosis value of 186% was estimated in REND. Heterosis based on the average of the parents depends on the genetic divergence of the parental lines, on the directional dominance effects, and it is specific to a particular cross. Pavlov *et al.* (2016) obtained a positive correlation ( $p \leq 0.05$ ) between genetic distance and general combining ability for grain yield in maize ( $r=0.53$ ), and also between genetic distance and heterosis ( $r=0.57$ ).

In this study, heterosis values for prolificacy and grain yield depended on genetic combinations, when the response of  $2 \times 5$  and  $3 \times 4$  crosses was analysed and compared to  $2 \times 4$  and  $3 \times 5$  crosses (Table 3). The estimated heterosis values for prolificacy (average -13%) were negative. This is opposite to the results of Prakash *et al.* (2019) who mentioned heterosis values for prolificacy based on parental average ranging from 25.4 to 34.2%, which authors attributed to partial dominance effects. Nevertheless, Al-Naggar *et al.* (2012) indicated that estimates of heterosis in prolificacy and grain yield under low population density conditions were reduced. Those authors stated that they may even disappear at high densities.

### Genetic effects

The relationship of trait vectors per environments (Figure 1) indicated the variation of traits due to locations  $\times$  sowing dates, and the genotype  $\times$  environment interaction. Based on this response and the consistency in heterosis estimates (Table 3), it was decided to perform the genetic analysis of the filial generations of the traits under study across evaluation environments (Table 4).

**Cuadro 4. Efectos genéticos de las cruzas directas y recíprocas entre líneas prolíficas y no prolíficas para los caracteres en estudio en la evaluación en 2018.****Table 4. Genetic effects of direct and reciprocal crosses between prolific and nonprolific lines for the traits under study as evaluated in 2018.**

Combinación genética	$m^{\S}$	$a$	$d$	$aa$	$ad$	$dd$
Asincronía de floración						
2×4	1.000 <sup>§</sup>	-1.167 <sup>†</sup>	-2.667	-1.000	-1.083	1.667
4×2	0.583	-2.417 <sup>§</sup>	-2.000	-0.167	-2.500 <sup>§</sup>	1.333
2×5	1.167 <sup>§</sup>	-1.000	0.417	1.333	-0.250	0.500
5×2	0.083	-2.417 <sup>§</sup>	0.417	2.500	-3.167 <sup>§</sup>	0.167
3×4	1.167 <sup>§</sup>	-1.417 <sup>†</sup>	1.792	2.167	-1.125	-3.583
4×3	-0.333	-2.333 <sup>§</sup>	-1.958	0.333	-2.625 <sup>§</sup>	2.250
3×5	1.583 <sup>§</sup>	0.583	-0.958	-0.500	1.542 <sup>†</sup>	2.583
5×3	0.250	-0.833	-2.542	0.000	-1.792 <sup>§</sup>	2.750
Prolificidad						
2×4	1.022 <sup>§</sup>	0.380 <sup>§</sup>	0.343	0.500 <sup>†</sup>	0.044	-0.175
4×2	1.018 <sup>§</sup>	0.279 <sup>§</sup>	-0.035	0.270	0.614 <sup>§</sup>	0.007
2×5	1.139 <sup>§</sup>	0.470 <sup>§</sup>	0.051	0.230	0.068	-0.406
5×2	1.100 <sup>§</sup>	0.365 <sup>§</sup>	0.133	0.231	0.766 <sup>§</sup>	-0.092
3×4	1.134 <sup>§</sup>	0.436 <sup>§</sup>	0.138	0.449	0.034	-0.552
4×3	1.001 <sup>§</sup>	0.433 <sup>§</sup>	0.516	0.689 <sup>†</sup>	0.836 <sup>§</sup>	-0.228
3×5	1.194 <sup>§</sup>	-0.418 <sup>§</sup>	0.409	0.452	-0.887 <sup>§</sup>	-0.530
5×3	1.151 <sup>§</sup>	0.530 <sup>§</sup>	0.325	0.428	0.999 <sup>§</sup>	-0.431
Rendimiento de grano						
2×4	3.744 <sup>§</sup>	1.154	7.334 <sup>§</sup>	3.269	0.317	-3.799
4×2	3.704 <sup>§</sup>	0.783	6.383 <sup>§</sup>	2.778	1.620 <sup>§</sup>	-3.578
2×5	3.960 <sup>§</sup>	1.448	6.551 <sup>†</sup>	3.016	0.352	-6.252
5×2	3.088 <sup>§</sup>	1.258 <sup>†</sup>	8.776 <sup>§</sup>	4.842 <sup>†</sup>	2.354 <sup>§</sup>	-5.619 <sup>†</sup>
3×4	4.106 <sup>§</sup>	1.114 <sup>†</sup>	7.030 <sup>§</sup>	2.801	0.370	-4.358
4×3	3.343 <sup>§</sup>	0.746	10.023 <sup>§</sup>	5.231 <sup>†</sup>	1.490 <sup>†</sup>	-5.042
3×5	3.452 <sup>§</sup>	-0.440	9.756 <sup>§</sup>	5.177 <sup>†</sup>	-1.443 <sup>†</sup>	-6.827 <sup>†</sup>
5×3	4.036 <sup>§</sup>	1.425 <sup>†</sup>	7.422 <sup>§</sup>	3.275	2.427 <sup>§</sup>	-6.223

<sup>†</sup> $p \leq 0.05$ , <sup>§</sup> $p \leq 0.01$  probabilidad estadística significativa; <sup>§</sup>Media y efectos genéticos,  $a$  = aditivos,  $d$  = dominancia, y efectos epistáticos,  $aa$  = aditivo×aditivo,  $ad$  = aditivo×dominancia,  $dd$  = dominancia×dominancia. ♦ <sup>†</sup> $p \leq 0.05$ , <sup>§</sup> $p \leq 0.01$  statistical difference; <sup>§</sup>Mean and genetic effects,  $a$  = additive,  $d$  = dominance, and epistatic effects,  $aa$  = additive×additive,  $ad$  = additive×dominance,  $dd$  = dominance×dominance.

( $p \leq 0.01$ ), excepto en la cruce 2×5 ( $p \leq 0.05$ ). Similar a la prolificidad, se presentaron efectos epistáticos significativos ( $p \leq 0.01$ ) aditivo×dominancia sólo cuando la línea prolífica se utilizó como progenitor masculino.

En el caso de la asincronía de floración (ASI), aunque no existió un patrón claro en la expresión, en general se notó tendencia de efectos aditivos, excepto en las cruces 3×5 y 5×3. Sin embargo, cuando la línea prolífica se utilizó como progenitor masculino, similar a la expresión de la prolificidad y el rendimiento de grano, se presentaron los efectos epistáticos aditivo×dominancia. Es decir, cuando los genes

At this stage of the study, crosses between prolific lines (L2 and L3) with lines identified as non-prolific (L4 and L5) were made. In all cases, the cross with the prolific line used as female parent was considered as a direct cross, and when the prolific line was used as male parent, it was called a reciprocal cross. The number of ears per plant (prolificacy) was defined by additive effects ( $p \leq 0.01$ ), and by epistatic additive×dominance effects, when the prolific line was used as male parent in all cross combinations (Table 4). Grain yield, in all cross combinations was given by dominance effects ( $p \leq 0.01$ ), except the 2×5 cross ( $p \leq 0.05$ ). Similar to prolificacy, significant

para esos caracteres los aportó el progenitor masculino, la contribución por parte de los efectos epistáticos aditivo×dominancia predominó en la expresión de prolificidad, rendimiento de grano y asincronía de floración. Sorrells *et al.* (1979) encontraron que los efectos genéticos aditivos fueron significativos para el número de mazorcas por planta en maíz, similar a los resultados de este estudio.

Sin embargo, esto contrastó con los resultados de Al-Naggar *et al.* (2012) quienes encontraron que la expresión de la prolificidad estuvo determinada por efectos de dominancia, a los cuales afectan la combinación del carácter prolífico en los progenitores y la densidad de población. También Prakash *et al.* (2019) señalaron en la prolificidad la presencia de efectos epistáticos, en particular dominancia×dominancia. En rendimiento de grano, la importancia de los efectos de dominancia resaltó a partir de los efectos epistáticos aditivo×aditivo y aditivo×dominancia. Además de los efectos aditivos y de dominancia, Azizi *et al.* (2006) observaron la expresión de efectos epistáticos aditivo×aditivo y aditivo×dominancia en dependencia del tipo de cruce, y afectados por la densidad de población.

En este estudio, la prolificidad estuvo determinada por efectos genéticos aditivos y el rendimiento de grano por efectos de dominancia. Estos resultados fueron congruentes con la estimación de heterosis en las cruces específicas, y consistentes en el análisis por localidad y dentro de localidades evaluadas. La presencia de efectos epistáticos aditivo×dominancia cuando el progenitor prolífico se utilizó como progenitor masculino, sugiere que en el proceso de selección este carácter debe estar presente en ambos progenitores para lograr una respuesta genética mayor.

## CONCLUSIONES

La prolificidad interactuó con el ambiente en proporciones similares al rendimiento de grano. Mientras que la contribución genética de la prolificidad o heredabilidad fue superior al rendimiento de grano con valores de 0.63 *vs.* 0.41, lo que puede contribuir con una respuesta genética mayor en programas de selección.

La expresión de la prolificidad y la asincronía de floración estuvo determinada por efectos genéticos aditivos, en tanto que el rendimiento de grano, por efectos de dominancia. En las combinaciones genéticas estudiadas, cuando la línea prolífica se utilizó

( $p \leq 0.01$ ) additive×dominance epistatic effects were present only when the prolific line was used as the male parent.

In the case of flowering asynchrony (ASI), although there was no clear pattern in expression, a general trend of additive effects was noticed, except the 3×5 and 5×3 crosses. However, when the prolific line was used as the male parent, similar to the expression of prolificacy and grain yield, additive×dominance epistatic effects were present. That is, when genes for these traits were contributed by the male parent, the contribution of epistatic additive×dominance effects predominated in the expression of prolificacy, grain yield and flowering asynchrony. Sorrells *et al.* (1979) found that additive genetic effects were significant for the number of ears per plant in maize, similar to the results of this study.

However, this contrasted with the results of Al-Naggar *et al.* (2012) who found that the expression of prolificacy was determined by dominance effects, which are affected by the combination of prolific trait in parents and by the population density. Also, Prakash *et al.* (2019) indicated on prolificacy the presence of epistatic effects, in particular dominance×dominance. In grain yield, the importance of dominance effects was highlighted from additive×additive and additive×dominance epistatic effects. In addition to additive and dominance effects, Azizi *et al.* (2006) observed the expression of additive×additive and additive×dominance epistatic effects depending on the type of cross and affected by population density.

In this study, prolificacy was determined by additive genetic effects and grain yield by dominance effects. These results agreed with the estimation of heterosis for the specific crosses, and they were consistent in the analysis by location and within evaluated locations. The presence of additive epistatic×dominance effects when the prolific parent was used as the male parent suggests that prolificacy must be present in both parents in the selection process to achieve a higher genetic response.

## CONCLUSIONS

Prolificacy interacted with the environment in similar proportions to grain yield. While the genetic contribution of prolificacy or heritability was higher than grain yield with values of 0.63 *vs.* 0.41, which may contribute to a higher genetic response in selection programs.

como progenitor masculino (cruza recíproca) se presentaron efectos epistáticos aditivo×dominancia en la asincronía de floración, prolificidad y rendimiento de grano.

### LITERATURA CITADA

- Al-Naggar, A.M.M., R. Shabana, A.M. Rabie. 2012. Inheritance of maize prolificacy under high plant density. *Egypt. J. Plant Breed.* 16: 1 – 27. DOI: 10.12816/0003929.
- Ali F., M. Ahsan, Q. Ali, N. Kanwal. 2017. Phenotypic stability of *Zea mays* grain yield and its attributing traits under drought stress. *Front. Plant Sci.* 8:1397. DOI: 10.3389/fpls.2017.01397.
- Azizi F., A. M. Rezai, and G. Saeidi. 2006. Generation mean analysis to estimate genetic parameters for different traits in two crosses of corn inbred lines at three planting densities. *J. Agric. Sci. Technol.* 8: 153-169. Corpus ID: 86325198.
- Baretta D., M. Nardino, I. R. Carvalho, R. Nornberg, V. Q. de Souza, V. A. Konflanz, A. Costa de Oliveira, and L. C. da Maia. 2016. Path analysis for morphological characters and grain yield of maize hybrids. DOI: 10.21475/ajcs.2016.10.12.p7707
- De Leon, N., J. G. Coors, S. M. Kaeppler. 2005. Genetic control of prolificacy and related traits in the Golden Glow maize population: I. Phenotypic evaluation. *Crop Sci.* 45: 1361-1369. <https://doi.org/10.2135/cropsci2003.0486>
- Hayman, B. I. 1958. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity.* 12: 371-390. <https://doi.org/10.1038/hdy.1958.36>
- Kiyyo J. G., and P. M. Kusolwa. 2017. Estimation of heterosis and combining ability in maize (*Zea mays* L.) for maize lethal necrosis (MLN) disease. *J. Plant Breed. Crop Sci.* 9: 144-150. DOI: 10.5897/JPBCS2017.0657
- Maafi O., P. Revilla, L. Alvarez-Iglesias, R. A. Malvar, A. Djemel. 2021. Adaptation assessment of drought tolerance in maize populations from the Sahara in both shores of the Mediterranean Sea. *Euphytica.* 217: 172. DOI: 10.1007/s10681-021-02902-z
- Maita R., and J. G. Coors. 1996. Twenty cycles of biparental mass selection for prolificacy in the open-pollinated maize population Golden Glow. *Crop Sci.* 36:1527-1532. <https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600060021x>
- Ngugi K., J. Cheserek, C. Muchira, and G. Chemining'wa. 2013. Anthesis to Silking Interval Usefulness in Developing Drought Tolerant Maize. *J. Renew. Agric.* 1: 84-90. <https://doi.org/10.12966/jra.08.03.2013>
- The expression of prolificacy and flowering asynchrony was determined by additive genetic effects, while grain yield was determined by dominance effects. In the genetic combinations studied, when the prolific line was used as the male parent (reciprocal cross) there were epistatic additive×dominance effects on flowering asynchrony, prolificacy and grain yield.

—End of the English version—



- Noor M., D. Shahwar, H. Rahman, H. Ullah, F. Ali, M. Iqbal, I.A. Shah, and I. Ullah. 2013. Change in heritability estimates due to half-sib family selection in the maize variety Pahari. <https://doi.org/10.4238/2013.January.16.1>
- Pavlov J., N. Delic, T. Živanovic, D. Ristic, Z. Čamddzija, M. Stevanovic, and M. Tolimir. 2016. Relationship between genetic distance, specific combining abilities and heterosis in maize (*Zea mays* L.). *Genetika* 48: 165-172.
- Prakash, N.R., R. U. Zunjare, V. Muthusamy, G. Chand, M. C. Kamboj, J. S. Bhat, F. Hossain. 2019. Genetic analysis of prolificacy in “Sikkim Primitive”—A prolific maize (*Zea mays*) landrace of North-Eastern Himalaya. <https://doi.org/10.1111/pbr.12736>.
- SAS Institute Inc. 2018. SAS/STAT® 15.1 User's Guide. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA. 198 p.
- Sorrells, M. E., J. H. Lonquist, and R. E. Harris. 1979. Inheritance of prolificacy in maize. *Crop Sci.* 19: 301-306. <https://doi.org/10.2135/cropsci1979.0011183X001900030005x>
- Sukto S., K. Lomthaisong, J. Sanitchon, S. Chankaew, S. Falab, T. Lübberstedt, K. Lertrat, and K. Suriharn. 2021. Breeding for prolificacy, total carotenoids, and resistance to downy mildew in small-ear waxy corn by modified mass selection. *Agronomy* <https://doi.org/10.3390/agronomy11091793>.
- Yan W. 2014. *Crop variety trials: data management and analysis.* John Wiley & Sons, Ltd. The Atrium, Southern Gate. Chichester, West Sussex. PO19 8SQ UK. 351 p.
- Yan W., and J. Frégeau-Reid. 2018. Genotype by yield\*trait (GYT) biplot: a novel approach for genotype selection based on multiple traits. *Sci. Rep.* 8:8242. DOI:10.1038/s41598-018-26688-8 2

