

# EFFECTOS GENICOS Y HETEROSIS EN CULTIVARES TROPICALES DE MAIZ. \*

Dr. Leopoldo Alvarado

## RESUMEN

La estimación de la magnitud e importancia relativa de los efectos génicos; parámetros genéticos y heterosis en cultivares de maíz, permite identificar genotipos superiores que pueden ser utilizados en programas de selección recurrente destinados a incrementar la frecuencia de genes favorables y - en consecuencia mejorar el cultivar per se o identificar líneas superiores - para programas de hibridación.

Estudios de campo fueron conducidos en rendimiento de grano en tres ambientes, para determinar la magnitud de los componentes de heterosis y estimar la relativa contribución de los efectos génicos aditivos y de dominancia. Nueve cultivares y las 36 cruza varietales desarrolladas de todas las combinaciones posibles entre ellos, sin incluir cruza recíprocas fueron evaluadas en dos localidades de la Costa Norte de Honduras.

Métodos de mínimos cuadrados y regresión múltiple fueron utilizados para - obtener estimados de los parámetros genéticos. Los efectos génicos debidos a dominancia mostraron la mayor contribución a la variación total. La subdivisión de los componentes de heterosis revela que la heterosis promedio - fue el efecto más importante. Los efectos aditivos fueron importantes para algunos cultivares. Sin embargo, la magnitud de esos efectos relativo a los efectos debidos a la dominancia fueron menos importantes en la determinación de la herencia para rendimiento de grano.

La evaluación de padres e hijos, no permite evaluar directamente efectos - epistáticos. No obstante, la magnitud de las desviaciones del modelo, indican que es muy probable que los efectos epistáticos esten contribuyendo - significativamente al total de la variación observada en rendimiento de grano.

---

\* Trabajo presentado en la XXXIII Reunión Anual del Programa Cooperativo Centroamericano para el Mejoramiento de Cultivos Alimenticios.

# EFFECTOS GENICOS Y HETEROSIS EN CULTIVARES TROPICALES DE MAIZ. \*

Dr. Leopoldo Alvarado

## INTRODUCCION

El conocimiento de los mecanismos que controlan la herencia del rendimiento de grano en maíz (*Zea mays* L.), es de mucha utilidad en el desarrollo de cultivares de polinización libre e híbridos de maíz de alto potencial de rendimiento. Dos aspectos importantes en relación a los efectos génicos, lo constituyen la estimación de la magnitud e importancia relativa de esos efectos y como los mismos contribuyen a la heterosis total obtenida al evaluar determinada cruz.

Las cruas dialélicas son una herramienta genética de mucha utilidad para estimar el comportamiento de líneas o cultivares en cruas varietales. Además, las cruas dialélicas constituyen una de las muchas técnicas de Biometría disponibles para los mejoradores de plantas para evaluar y caracterizar la variabilidad genética existente en los cultivos. Hay muchos métodos para analizar datos provenientes de un grupo de padres y sus  $P(P-1)/2$  cruas simples. Sin embargo, el análisis de Gardner y Eberhart (1966), provee la máxima información. Debido a que el modelo asume frecuencias de genes arbitrarios en todos los loci, es aplicable a un grupo fijo de padres, ya sean estas líneas endocriadas o variedades de polinización libre en equilibrio. Otra característica que hace que el modelo sea de mucha utilidad es el hecho que las medias de las variedades y las cruas pueden ser predichas y, cuando los efectos específicos ( $s_{ij}$ ) y los efectos heteróticos ( $h_i$ ) son de poca importancia, los valores predichos para las cruas tienen errores estándar menores que los errores correspondientes a las medias de los valores observados. Además, los estimados de los efectos génicos son definidos en función de frecuencias de genes.

## REVISION DE LITERATURA

La teoría general para el estudio de la genética cuantitativa fue desarrollada por Fisher (1918), expandida por Fisher et al. (1932); Wright (1935); Mather (1949) y Hayman y Mather (1955). Desde la publicación de el modelo básico para el estudio de las características heredadas en forma cuantitativa por Fisher y la clarificación hecha por Wright, muchos autores han contribuido al estudio de la herencia cuantitativa (Gardner y Lonquist, 1965; Gardner y Eberhart, 1966; Eberhart and Gardner, 1966). Revisiones

---

\* Trabajo presentado en la XXXIII Reunión Anual del Programa Cooperativo Centroamericano para el Mejoramiento de Cultivos Alimenticios.

hechas por Cortez et al., (1985) y Alvarado (1985)), ilustran la diversidad de autores que han aportado al tema. La mayoría de los modelos genéticos fueron desarrollados para estimar la importancia relativa de efectos genéticos aditivos y no-aditivos. Los efectos genéticos epistáticos han sido con frecuencia asumidos de poca importancia relativa. Sin embargo, actualmente la conclusión general es que cantidades significantes pueden existir en algunas combinaciones híbridas específicas.

El modelo Gardner y Eberhart. Gardner (1965) menciona que las medias de generaciones son una buena fuente de información genética debido a que las medias pueden ser estimadas con mayor precisión que las varianzas. Para obtener estimados de heterosis, importancia relativa de efectos genéticos aditivos y dominancia y, otros parámetros genéticos, Gardner (1965) introdujo la teoría general que puede ser aplicada a las medias de variedades y otras poblaciones desarrolladas mediante autofecundaciones, cruces fraternales y retrocruzamientos. Gardner y Eberhart (1966) extendieron el modelo de Gardner (1965) para incluir casos cuando los padres son líneas endocriadas. Posteriormente, Eberhart y Gardner (1966), ampliaron los conceptos del modelo anterior para incluir alelos múltiples y epistasis intervarietal aditiva x aditiva. Dependiendo del tipo de generaciones disponibles para análisis, cinco tipos diferentes de análisis pueden ser aplicables. Solamente los análisis pertinentes a este estudio serán revisados.

Las aplicaciones iniciales del modelo han sido revisadas por Gardner (1968). Además, recientemente Gardner (1982), revisó la mayoría de los trabajos donde se aplicó el modelo. Revisiones relacionadas con este trabajo han sido publicadas por Johnson (1974); Martin (1976); Cortez et al., (1985) y Alvarado (1985).

## MATERIALES Y METODOS

### Cultivares y poblaciones desarrolladas:

Nueve cultivares tropicales de maíz mostrados en el Cuadro 1, fueron seleccionados para obtener información sobre la magnitud e importancia relativa de los efectos genéticos debidos a aditividad, dominancia y heterosis para el rendimiento de grano en maíz. Para estimar los parámetros descritos por Gardner y Eberhart (1966), los 9 cultivares y las 36 cruces varietales posibles entre ellos, incluyendo recíprocas fueron desarrolladas durante el ciclo 85A, en el Campo Experimental Omonita ubicado en la Costa Norte de Honduras.

### Ecuaciones de predicción:

Los coeficientes utilizados para estimar los parámetros genéticos varían de acuerdo al número de padres y a las generaciones utilizadas. Gardner (1982) presentó la matrix de coeficientes genéticos para un dialelo de 4 líneas. Las ecuaciones de predicción con los coeficientes genéticos para las generaciones incluidas en el presente estudio son las siguientes:

Padres:

$$y_j = u + a_j$$

**Cuadro 1. Características agronómicas de los cultivares tropicales de maíz utilizadas en las cruzas dialélicas.**

CULTIVAR	DIAS A FLOR	AL T U R A (cm)		COBERTURA DE MAZORCA	RENDIMIENTO TON/HA
		PLANTA	MAZORCA		
Poza Rica 8121	63	211	210	2.8	6.8
Ferke(1) 8223	61	209	108	3.3	6.2
Poza Rica 8129	62	199	99	2.5	6.1
Hlonga 8043	64	244	129	3.0	7.1
Santa Rosa 8243	63	233	126	2.8	6.7
Santa Rosa 8073	63	220	113	2.6	6.0
Sint. Tuxpeño IV	66	243	146	2.1	6.3
Guaymas IV	65	245	130	1.8	6.4
Resist. Diplod.	60	208	104	1.6	5.9

Cruzas varietales:

$$y_{jj}^i = u + \left(\frac{1}{2}\right)(a_j + a_j^i) + h_{jj}^i + aa_{jj}^i$$

El término de heterosis total ( $h_{jj}^i$ ) es subdividido de la siguiente forma:

$$h_{jj}^i = \bar{h} + h_j + h_j^i + s_{jj}^i \quad \text{con las restricciones que:}$$

$$\sum_j a_j = \sum_j h_j = 0 \quad \text{y} \quad \sum_j s_{jj}^i = 0$$

La heterosis total es un estimado de la heterosis causada por dominancia cuando los padres  $j$  y  $j^i$  son cruzados. Como ejemplo de la matriz de coeficientes genéticos y vector de valores observados de un dialelo de 9 padres, se describe en el apéndice (tabla A-14) el vector de medias de rendimiento observados y la matriz de coeficientes genéticos (Alvarado, 1985). La columna "Code" representa las diferentes generaciones utilizadas (3 =  $F_1$ 's; 4 =  $F_2$ 's; g = BC, y 7 =  $BC_2$ ,  $BC_1$  y  $BC_2$  se refieren a la  $F_1$  retrocruzada al padre 1 y padre 2 respectivamente). Los parámetros genéticos son los definidos previamente:  $u$  = media general,  $a_j$  = efectos aditivos,  $\bar{h}$  = heterosis promedio,  $h_j$  = heterosis del cultivar, y  $s_{jj}^i$  = heterosis específica.

#### Localidades y diseños experimentales:

Los experimentos reportados en este trabajo fueron sembrados en Omonita, durante dos ciclos de siembra 85B y 86A y Guaymas 85B. El experimento en cada localidad consistió en la evaluación de 9 cultivares y 36 cruzas varietales. Las prácticas agronómicas realizadas fueron las que normalmente se ejecutan en investigaciones desarrolladas en estaciones experimentales.

Para obtener los mejores posibles estimados de las medias de padres e hijos; un diseño fue desarrollado para minimizar los efectos de competencia, eliminar la variación de campo tanto como fuera posible y proporcionar estimados comparables con la mínima y aproximadamente iguales varianzas. Debido a que las cruzas posibles entre 9 padres proporcionan 36 cruzas varietales, un diseño de látice 6 x 6 con cuatro repeticiones fue utilizado en cada localidad. Los padres fueron sembrados utilizando diseños de bloques completos al azar, en subbloques asignados al azar en áreas entre los bloques incompletos del diseño de látice (ver Croquis de siembra). La unidad experimental fue compuesta de parcelas de dos surcos separados a 90 cms. y de 5 mts. de largo con una área de 9 mts.

#### Toma de datos y calculos preliminares:

Las variables agronómicas medidas en las tres localidades incluyen rendimiento de grano, días a flor, altura de planta, altura de mazorca y mazorcas mal cubiertas. Debido a que la población de plantas en algunas parcelas fue menor que el planeado, se registraron datos de población en todas las unidades experimentales. El número total de plantas por parcela fue usado como covariable para obtener las medias de rendimiento ajustadas por diferencias en población. Las parcelas fueron cosechadas a mano y el peso de campo y por ciento de humedad anotados al momento de la cosecha. Rendimientos de grano en ton/ha fueron ajustados al 15.5 por ciento de humedad.

# CROQUIS DE SIEMBRA F1'S + PADRES

Latice Simple + DBCA

REP

ARREGLI

1

6	12	30	36	24	18	23	35	29	17	11	5	16	10	4	22	28	34	13	7	1	19	25	31	20	14	2	8	26	32	9	15	27	33	21	3
---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	---	----	----	---	----	----	----	----	---	---	----	----	----	----	----	---	---	----	----	---	----	----	----	----	---

(Y)

2

14	16	17	15	18	13	8	12	10	7	9	11	2	4	1	5	6	3	20	19	23	24	22	21	33	32	34	36	31	25	26	25	28	30	27	29
----	----	----	----	----	----	---	----	----	---	---	----	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----

(X)

3

11	17	5	23	29	35	18	24	6	12	30	36	1	13	19	7	25	31	32	20	36	2	8	14	10	16	4	34	22	28	9	21	3	15	27	33
----	----	---	----	----	----	----	----	---	----	----	----	---	----	----	---	----	----	----	----	----	---	---	----	----	----	---	----	----	----	---	----	---	----	----	----

(Y)

8

4

24	20	19	22	21	23	18	14	13	16	15	17	35	36	34	31	33	32	6	5	1	4	2	3	25	27	29	28	26	30	10	9	12	11	8	7
----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	---	----	----	---	---

(X)

↓  
Nº de bloques  
incompletos

\*P bloque de padres (DBCA)

Los datos de campo fueron procesados en la Unidad de Biometría de la Secretaría de Recursos Naturales, Honduras. Para obtener medias ajustadas y aplicar el modelo de Gardner y Eberhart (1966), los padres y las cruza varietales en cada localidad fueron analizadas como experimentos separados. Los análisis de látices para las cruza no mostraron ganancias considerables, en consecuencia, la eficiencia relativa del diseño de látice fue poca en relación al diseño de bloques completos al azar (DBCA). Por lo anterior, padres y cruza varietales fueron analizados como DBCA y, los únicos ajustes hechos a las medias de rendimiento fueron los debidos a diferencias en plantas cosechadas por parcela.

La inclusión de padres y cruza varietales en los experimentos, permite evaluar la mayoría de los parámetros genéticos definidos por Gardner y Eberhart (1966). Los valores esperados de las medias de las generaciones incluidas pueden ser expresados en términos de frecuencias relativas de genes y los efectos génicos definidos en el modelo. Para los experimentos reportados en este estudio, las medias pueden ser expresadas como función de los:

Parámetros genéticos como Sigue:

$$y = f(u, a_j, h_{jj})$$

Donde:

- u = Media esperada de las líneas que en forma al azar pueden ser desarrolladas a partir de los cultivares en estudio.
- $a_j$  = Efectos aditivos acumulativos.
- $h_{jj}$  = Parámetro de heterosis en la cruza de cultivar  $j$  con cultivar  $j$ , el que se obtiene como consecuencia de diferencias en frecuencia de genes en los dos cultivares y dominancia.

Para cada localidad y análisis combinado de localidad, el por ciento de la suma de cuadrados totales del número de medias evaluadas atribuible a cada efecto génico puede ser calculado. Esto permite mayor precisión en las comparaciones de la importancia relativa de cada efecto génico en la variación genética total para una característica dada.

La consistencia de los efectos génicos estimados a través de ambientes y la consistencia de las medias observadas y predichas puede ser estudiada mediante la correlación de los estimados independientemente obtenidos en cada par de localidades. Al correlacionar los estimados de los parámetros genéticos en una localidad con los estimados en otra localidad se puede detectar la influencia de la interacción genotipo medio ambiente. Coeficientes de correlación entre valores observados y predichos también miden la influencia de interacciones genotipo medio ambiente y la capacidad de predicción del modelo a través de ambientes.

## RESULTADOS Y DISCUSION

Los datos de rendimiento de grano de los padres y cruza varietales son mostrados en los Cuadros A-1 a A-3. Las medias de los padres son las subrayadas en la diagonal, y las medias de las cruza arriba de la diagonal son iguales a aquellas debajo de la diagonal. La suma de cada línea o columna es dada en los mismos cuadros para cada cultivar. También, la suma y la media de todos los híbridos por cada uno de los padres son mostrados en los cuadros antes mencionados.

El análisis II de Gardner y Eberhart (1966), permite estimar las constantes genéticas mostradas para los cultivares de grano blanco y un grupo selecto de cruza en los Cuadros 2 al 6 y A-4 al A-6. Para ilustrar el análisis II se presentan los Cuadros 7 al 9. Los Cuadros 7 y 8 muestran los análisis de varianza para un dialelo de maíces de endosperma blanco y amarillo respectivamente, en cambio el Cuadro 9, resume el porcentaje de la variación total entre medias que es atribuible a los parámetros genéticos indicados para los dos tipos de endosperma.

Para rendimiento, la contribución de los efectos aditivos fue altamente significativa para ambos dialelos. En el caso de los materiales blancos 25.8% de la variación total es debida a los loci homocigotos ( $a_i^2$ ). En relación a los blancos, los cultivares de endosperma amarillo mostraron mayor contribución de efectos aditivos. Los materiales blancos muestran efectos varietales y heteróticos significantes, lo que indica existencia de dominancia y diferencias en frecuencia de genes entre las variedades, así como diferencias en habilidad combinatoria general. En la subdivisión de heterosis solamente la heterosis promedio fue significativa, lo que significa que las cruza varietales fueron superiores a los valores medios de los padres. La heterosis promedio aportada por el cultivar a las cruza en que participa fue igual para todos los cultivares, lo anterior es debido a la no significancia de los efectos ( $h_i$ ). La heterosis específica  $s_{ij}$  fue de una magnitud equivalente al 33.1% de la variación total entre medias.

Los Cuadros 2 al 6 muestran las constantes genéticas de los cultivares de endosperma blanco en dos localidades: Omonita 86A, ambiente apropiado para el crecimiento de maíz y Guaymas 85B, ambiente poco apropiado para producir maíz durante el ciclo 85B. Los estimados de  $a_i^2$  son una medida de la importancia relativa de la contribución acumulativa de los genes en estado homocigoto. Los valores positivos de mayor magnitud indican mayor número de alelos favorables en determinado padre y los  $a_i^2$  más negativos indican menor número de alelos favorables.

En ambos ambientes, los cultivares con los mayores estimados de efectos aditivos para rendimiento, fueron Sintético Tuxpeño IV y Guaymas IV. Ambos materiales, son producto de cuatro ciclos de un programa de mejoramiento de mazorca por hilera modificado para reducir altura de planta y mazorca, es probable que el efecto de selección haya incrementado la frecuencia de genes favorables en ambos materiales.

Para rendimiento de grano, la mayor heterosis estimada fue proporcionada por el cultivar Ferke (1) 8223 en el ambiente más favorable. Sin embargo, dos cultivares derivados de la población 43 (Ilonga 8043 y Santa Rosa 8243) mostraron la mayor heterosis estimada en el ambiente menos favorable y, -

además, buen comportamiento heterótico en el ambiente favorable (Cuadros 2 y 3). Cuando el estimado de heterosis de los cultivares se expresa como desviación de la media de todos los cultivares incluidos en el dialelo, el rango en % de heterosis para rendimiento de grano fue de 4.7 a 24.8 en el ambiente favorable y 0 a 14.3 en el ambiente que rindió menos. En Omonita, Ferke (1) 8223 y Santa Rosa 8243 mostraron 24.8 y 20.6 por ciento más heterosis en relación a la media de los cultivares. En Guaymas, Santa Rosa 8243 fue 14.3 por ciento superior a la media de los cultivares incluidos en el estudio. Los porcentajes presentados están en el rango de heterosis reportada previamente por varios autores (Hallauer y Eberhart, 1966 y Cortez et al., 1985).

La mayor cantidad de heterosis estimada, debido a efectos génicos de dominancia fue obtenida con el híbrido varietal 2 x 5 (Cuadro 4 y 6). Por consiguiente, una conclusión general para la característica rendimiento de grano es que Ferke (1) 8223 y Santa Rosa 8243 pueden ser seleccionadas como las dos variedades a utilizar en un programa de selección recurrente recíproca en familias de hermanos completos o una combinación de líneas  $S_1$  y familias de hermanos completos.

El mejorador también puede considerar la utilización de más de un cultivar para formar una población base. Para ello, es necesario identificar los cultivares que proporcionen el mayor efecto de genes favorables (a<sub>i</sub>'s) y además, un buen nivel de heterosis. Cuando se logra lo anterior, el mejorador tiene la alternativa de mejorar la población base como población per se o derivar líneas de la población para posteriormente formar híbridos de buen potencial de rendimiento.

Para concluir con la discusión, los resultados obtenidos en este estudio son razonablemente consistentes con otros datos obtenidos con cultivares de maiz (Gardner y Paterniani, 1967; Cortez et al., 1985). Aunque en este estudio no es posible obtener estimados de epistasis, el mejorador debe mantener en mente que el modelo utilizado toma en consideración tanta variación como es posible en términos del modelo de dominancia. Lo anterior, puede ser la causa por la cual los autores citados no encontraron evidencia de epistasis. Quizás un grupo de variedades de mayor diversidad en origen pueda mostrar más evidencia de epistasis.

Para clarificar el concepto de los efectos génicos, es conveniente mencionar que altos efectos acumulativos debidos a dominancia en un cultivar indican que está ocurriendo segregación de un número considerable de loci en los cuales los alelos más favorables tienden a ser dominantes sobre los menos favorables. De la misma forma, heterosis ocurre como resultado de diferencias en frecuencia de genes en los dos cultivares cuando se trata de híbridos simples, más dominancia de mayor número de alelos favorables o interacción entre alelos (epistasis del tipo aditivo x dominante o dominante x dominante). Epistasis del tipo aditivo x aditivo es más común en cultivos donde la autofecundación es la forma más generalizada de reproducción.

Para sumarizar en relación a la aplicación de los parámetros genéticos en la implementación de programas prácticos de mejoramiento genético, es del caso comentar que cuando se forman poblaciones base incluyendo cultivares o líneas que muestran alto rendimiento y considerable heterosis en cruza, es

**Jadro 3. Parámetros genéticos y heterosis estimados en cultivares de maiz.  
Guaymas-85B**

CULTIVAR	EFECTOS GENICOS		HETEROSIS ESTIMADA
	$a_i$ 's	$h_i$ 's	$h_{aver.} + h_j$
Maiza Rica 8121	-0.037	-0.020	0.133
Arke(1) 8223	0.027	-0.149	0.004
Maiza Rica 8129	-0.199	-0.128	0.025
Longa 8043	-0.183	0.150	0.303
Anta Rosa 8243	-0.125	0.174	0.327
Anta Rosa 8073	0.026	-0.005	0.148
Int. Tuxpeño IV	0.211	-0.023	0.130
Jaymas IV	0.330	-0.009	0.144
Resist. Diplod.	-0.048	0.010	0.143
ES	0.162	0.101	
aver. (HETEROSIS PROMEDIO)			0.153

**Cuadro 2. Parámetros genéticos y heterosis estimados en cultivares de maíz Omonita-86A**

CULTIVAR	EFECTOS GENICOS		HETEROSIS ESTIMADA
	$a_i$ 's	$h_i$ 's	$h_{aver.} + h_j$
Poza Rica 8121	0.057	-0.055	0.627
Ferke(1) 8223	-0.960	0.568	1.269
Poza Rica 8129	-0.968	0.295	1.000
Ilonga 8043	0.160	-0.184	0.521
Santa Rosa 8243	-0.061	0.351	1.056
Santa Rosa 8073	-0.109	0.050	0.755
Sint. Tuxpeño IV	1.243	-0.462	0.243
Guaymas IV	0.624	-0.227	0.478
Resist. Diplod.	0.024	-0.335	0.335
± ES	0.292	0.183	
$h_{aver.}$ (HETEROSIS PROMEDIO)			0.690

adro 4. Componentes de heterosis en cruza varietales de maizes tropicales.  
Omonita-86A

COMPONENTES DE HETEROSIS

IUZA	$S_{JJ}$	$h_j$	$h_j$	$h$	$h_{JJ}$
x 2	0.1709	-0.0551	0.5681	0.6902	1.37
x 4	0.1209	0.0551	-0.1847	0.6902	0.68
x 6	0.2648	0.0551	0.0500	0.6902	1.06
x 7	0.2918	0.0551	-0.4623	0.6902	0.57
x 8	0.3293	0.0551	-0.2269	0.6902	0.85
x 5	0.8305	0.5681	0.3509	0.6902	2.44
x 9	0.5812	0.5681	0.3353	0.6902	2.17
x 4	0.6762	0.2953	-0.1847	0.6902	1.48
x 7	0.2730	0.2953	-0.4623	0.6902	0.80
x 8	0.4771	-0.1847	-0.2269	0.6902	0.76
x 6	0.6522	0.3509	0.0500	0.6902	1.74
x 8	0.2082	0.3509	-0.2269	0.6902	1.02
x 7	0.1643	0.0500	-0.4623	0.6902	0.44
x 9	0.1638	-0.4623	0.3353	0.6902	0.73

=Poza Rica 8121

=Hongo 8043

=Sint. Tuxp. IV

2=Farke (1)8223

5=Santa Rosa 8243

8=Quaymas IV

3=Poza Rica 8129

6=Santa Rosa 8073

9=Resis. Diplod.

**Cuadro 5. Componentes de heterosis en cruza varietales de maizes tropica Guaymas-85B**

S	COMPONENTES DE HETERO:					
	CRUZA	$S_{JJ}$	$h_{ij}$	$h_{jj}$	$h_{JJ}$	$h_{JJ}$
	1 x 8	0.3534	-0.0197	-0.0098	0.1527	0.48
	1 x 9	0.1233	-0.0197	0.0100	0.1527	0.27
	2 x 3	0.1918	-0.1495	-0.1275	0.1527	0.07
	2 x 7	0.1710	-0.1495	-0.0229	0.1527	0.15
	2 x 8	0.1456	-0.1495	-0.0098	0.1527	0.14
	3 x 6	0.1458	-0.1279	-0.0047	0.1527	0.17
	4 x 8	0.1206	0.1504	-0.0098	0.1527	0.41
	4 x 9	0.1438	0.1504	0.0100	0.1527	0.46
	5 x 6	0.2097	0.1742	-0.0047	0.1527	0.53
	5 x 7	0.1632	0.1742	-0.0229	0.1527	0.47
	5 x 9	0.1731	0.1742	0.0100	0.1527	0.51
	1=Poza Rica 8121		2=Ferke (1)8223		3=Poza Rica 8129	
	4=Hlonga 8043		5=Santa Rosa 8243		6=Santa Rosa 8073	
	7=Sint. Tuxp. IV		8=Guaymas IV		9=Resis. Diplod.	



Cuadro 7. Análisis de varianza de 9 cultivares de Maíz de grano blanco y las 36 cruza varietales posibles. Omonita 85B.

FUENTE DE VARIACION	G.L.	CUADRADOS MEDIOS	F
Poblaciones	179	194.81	
Cultivares ( $v_j$ 's)	8	276.72	2.96 **
Heterosis ( $h_{jj}$ 's)	36	176.60	1.89 *
Heterosis promedio ( $\bar{h}$ )	1	2522.34	27.06 **
Heterosis varietal ( $h_j$ )	8	124.74	1.33
Heterosis específica ( $s_{jj}$ )	27	105.09	1.13
Error	135	93.19	

Cuadro 8. Análisis de varianza de 8 cultivares de maíz de grano amarillo y las 36 cruzas varietales posibles. Omonita 85B.

FUENTE DE VARIACION	G.L.	CUADRADOS MEDIOS	F
Poblaciones	107		
Cultivares	7	1012.46	12.33 **
Heterosis ( $v_j$ 's)	28	97.6	1.19
Heterosis promedio ( $\bar{h}$ )	1	97.05	1.13
Heterosis varietal ( $h_j$ )	7	112.32	1.37
Heterosis específica ( $s_{jj}$ 's)	20	93.21	1.14
Error	72	82.05	

Cuadro 9. Porcentaje de la variación total debido a los parámetros genéticos indicados para rendimiento de grano en cruza varietales. Omonita 85B.

PARAMETROS GENETICOS	CRUZAS DE GRANO BLANCO	CRUZAS DE GRANO AMARILLO
$a_j$ 's	25.8 **	72.1 **
$\bar{h}$	29.5 **	0.9
$h_j$	11.6	8.0
$s_{jj}$ '	33.1	19.0
$h_{jj}$ '	74.2 *	27.9
C.V.%	4.3	4.7
$R^2$ *	0.67	0.81

\* C.V.% y  $R^2$ , corresponden a un modelo reducido:  
 $y = u + v_j + \bar{h} + h_j$ .

muy probable que resulte una población base excelente con substancial variación genética. Progreso mediante el uso de esquemas basados en acción aditiva de genes también puede ser esperado en una población como la descrita anteriormente.

Además, selección recurrente recíproca usando dos variedades de alto rendimiento y que muestran alta heterosis como Ferke (1) 8223 y Santa Rosa 8243 es recomendado como un procedimiento que permite capitalizar sobre cualquier sobre-dominancia o epistasia que pueda existir en la población. Para tomar ventaja de cualquier situación de dominancia parcial en determinado locus, el cruce de las dos variedades elites, seguido de subdivisión de la cruce en dos poblaciones es necesario al iniciar un programa de selección recurrente recíproca.

Conviene reconocer que los efectos génicos que regulan determinada característica pueden ser positivos o negativos, de manera que pueden cancelar su efecto en las varias sumas indicadas por los parámetros genéticos (Gardner y Paterniani, 1967). Valores pequeños de  $a_i$ 's o  $h_{ij}$ 's no necesariamente indican carencia de variabilidad genética, pero valores altos definitivamente indican que la variabilidad genética si existe. También, debemos reconocer como lo expresa Gardner y Paterniani (1967) que, aún cuando los cultivos estén en equilibrio gamético, las poblaciones derivadas de cruces  $F_2$  pueden no necesariamente estar. Cuando la epistasia es importante en la variación genética entre medias, ligamiento puede causar algún sesgo en los estimados de los parámetros. En la ausencia de epistasia el ligamiento no tiene que ser considerado.

## BIBLIOGRAFIA

- ALVARADO, L.R. 1985. Gene effects controlling grain yield and nitrogen use efficiency traits in maize. ph. D. Thesis, University of Nebraska.
- CORTEZ, H.M. et al., 1985. Evaluation of broad base improved populations of maize (*Zea mays* L.) I. Cumulative gene effects and heterosis Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coah.
- FISHER, R.A. 1918. The correlations between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. Trans. Roy. Soc. Edinb. 52: 399-433.
- FISHER, R.A., F.R. Immer, and O. Tedin. 1932. The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance. Genetics 17: 107-124.
- GARDNER, C.O. 1965. Teoría genética estadística aplicable a las medias de variedades, sus cruzas y poblaciones afines. Fitotecnia Latinoamericana 1: 11-22.
- GARDNER, C.O. 1968. Use of a general genetic model for fixed effects to evaluate breeding potential of populations, strains or lines and to predict performance in advanced generations of hybrids populations. Proc. National Poultry Breeders Roundtable 17: 39-68.
- GARDNER, C.O. 1982. Genetic information from the Gardner-Eberhart (1966) model for generation means. Lecture given at the SOMEFI Saltillo, Coahuila, México, 1982.
- GARDNER, C.O., and S.A. Eberhart. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. Biometrics 22: 439-452.
- EBERHART, S.A. and C.O. GARDNER. 1966. A general model for genetic effects. Biometrics 22: 864-881.
- GARDNER, C.O. and E. PATERNIANI. 1967. A genetic model used to evaluate the breeding potential of open-pollinated varieties of corn. Ciencia y Cultura 19: 95-101.
- GENTER, C.F., J.F. EBERHART, and W.N. LINKOUS. 1957. Oil and protein relationships between inbred lines and their single crosses progeny. Agron. J. 49: 283-285.
- HALLAUER, A.R. and S.A. EBERHART. 1966. Evaluation of synthetic varieties for yield. Crop Sci. 6: 423-427.
- JOHNSON, C.W. 1974. Estimation of genetic parameters from generation means and their use in prediction of hybrid performance in *Zea*

mays L. Ph.D. Thesis, University of Nebraska.

- MARTIN, P.R. 1976. Comparison of original and improved maize population through the use of hybrids derived from sets of random lines. Ph. D. Thesis, University of Nebraska.
- MATTER, K. 1949. Biometrical Genetics. Meth-uen, London. pp. ix-162.
- WRIGHT, S. 1935. The analysis of variance and the correlation between relatives with respect to deviations from an optimum. *J. Genet.* 30: 243-256.

Cuadro A-1 Promedio de rendimiento en ton/ha de 6 cultivares de maíz y las 36 cruzas simples posibles entre ellos Guaymas 85B.

Padre (J)		1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total Yj.	Total Híbrido Yh.	Promedio de
													Híbrido Yh.
PR 2181	1	<u>2.25</u>	2.28	2.15	2.53	2.33	2.18	2.35	2.91	2.51	21.49	19.24	2.40
FERKE(1) 8223	2		<u>2.31</u>	2.27	2.08	2.27	2.19	2.55	2.60	2.30	20.85	18.54	2.32
PR 8129	3			<u>2.08</u>	2.24	2.20	2.36	2.21	2.21	2.26	19.98	17.90	2.24
ILONGA 8043	4				<u>2.10</u>	2.59	2.54	2.53	2.77	2.63	22.01	19.91	2.49
SR 8243	5					<u>2.16</u>	2.77	2.79	2.62	2.71	22.44	20.28	2.53
SR 8073	6						<u>2.31</u>	2.55	2.49	2.47	21.86	19.55	2.44
ST IV	7							<u>2.50</u>	2.77	2.31	22.56	20.06	2.51
GUAYMAS IV	8								<u>2.61</u>	2.22	23.20	20.59	2.57
RESIST DIPL	9									<u>2.24</u>	21.65	19.41	2.43
TOTAL											196.04	175.48	
$\bar{X}$													2.28 $\frac{8}{5}$

Cuadro A-2 Promedio de rendimiento en ton/ha de 6 cultivares de maíz y las 36 cruzas posibles entre ellas Omonitas 86A.

Padre (J)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total	Promedio		
										Total Yj.	Híbrido Yh.	de Híbrido Yh.	
PR 8121	1	<u>5.17</u>	6.03	5.47	5.78	5.21	6.04	6.23	6.19	5.31	51.43	46.26	5.78
FERKE(1)8223	2		<u>4.15</u>	5.07	5.62	7.04	5.47	6.11	5.93	5.76	51.18	47.03	5.88
PR 8129	3			<u>4.15</u>	6.19	5.95	5.42	6.05	5.69	5.29	49.28	45.13	5.64
ILONGA 8043	4				<u>5.28</u>	4.87	5.70	5.53	6.26	5.76	50.99	45.71	5.71
SR 8243	5					<u>5.05</u>	6.77	6.35	6.42	6.07	53.73	48.68	6.08
SR 8073	6						<u>5.01</u>	6.13	5.86	5.03	51.70	46.69	5.84
ST IV	7							<u>6.36</u>	5.44	5.73	53.93	47.57	5.95
GUAYMAS IV	8								<u>5.74</u>	5.25	52.78	47.04	5.88
RESIST DIPL	9									<u>5.14</u>	49.34	44.20	5.52

 $\bar{X}$ 

5.12 %

Cuadro A-3 Rendimiento en ton/ha de cultivares de maíz y las 36 cruzas posibles entre ellas promedio de dos localidades.

Padre (J)		1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total	Promedio	
											Total Yj.	de Híbrido Yh.	
PR 8121	1	<u>3.71</u>	4.16	3.81	4.15	3.77	4.11	4.29	4.55	3.91	36.46	32.75	4.09
FERKE (1)8223	2		<u>3.23</u>	3.62	3.85	4.66	3.83	4.33	4.27	4.03	35.98	32.75	4.09
PR 8129	3			<u>3.12</u>	4.22	4.08	3.89	4.13	3.95	3.78	34.60	31.48	3.93
ILONGA 8043	4				<u>3.69</u>	3.73	4.12	4.03	4.52	4.19	36.50	32.81	4.10
SR 8243	5					<u>3.61</u>	4.77	4.57	4.52	4.39	38.10	34.49	4.31
SR 8073	6						<u>3.66</u>	4.34	4.17	3.75	36.64	32.98	4.12
ST IV	7							<u>4.43</u>	4.11	4.02	38.25	33.82	4.23
GUAYMAS IV	8								<u>4.18</u>	3.73	38.00	33.82	4.23
RESIST DIPL	9									<u>3.69</u>	35.49	31.80	3.97
TOTAL											330.02	296.70	



Cuadro A-5. EFECTOS HETEROTICOS ESPECIFICOS EN CRUZAS VARIETALES DE MAICES TROPICALES  
OMONITA 86-A

		1	2	3	4	5	6	7	8
PR 8121	1		0.170870509	-0.12247402	0.12089938	-0.88828509	0.264777259	0.291760509	0.32928
FERKE 8223	2	0.170870509		-0.63494299	-0.16292352	0.830508437	-0.41394195	0.059966795	-0.43074
PR 8129	3	-0.12247402	-0.63494299		0.676255937	0.012893652	-0.19037349	0.272980759	-0.00879
ILONGA 8043	4	0.12089938	-0.16292352	0.676255937		-0.14826413	0.003189723	-0.32982127	0.477157
SR 8243	5	-0.88828509	0.830508437	0.012893652	-0.14826413		0.652185937	0.068099687	0.208240
SR 8073	6	0.264777259	-0.41394195	-0.19037349	0.003189723	0.652185937		0.164257795	-0.03091
ST IV	7	0.291760509	0.059966795	0.272980759	-0.32982127	0.068099687	0.164257795		-0.50
GURYNAS IV	8	0.32928583	-0.43074634	-0.00879792	0.477157545	0.208240509	-0.03091263	-0.50325	
RESIST DIPL.	9	-0.16683437	0.581209072	-0.00554191	-0.63649364	-0.73537899	-0.44918263	-0.02399426	-0.04097

Cuadro A-6.

EFFECTOS HETEROTICOS DE CRUZAS VARIETALES DE MAICES TROPICALES  
 MEDIAS DE DOS LOCALIDADES

		1	2	3	4	5	6	7	8
B121	1		0.09972	-0.067697	0.084567	-0.534735	0.014763	0.079106	0.33974
KE B223	2	0.09972		-0.0255501	-0.215524	0.349698	-0.262475	0.120323	0.056118
B129	3	-0.067697	-0.0255501		0.330256	-0.48111	-0.017459	0.101889	-0.078709
NGA B043	4	0.084567	-0.215524	0.330256		-0.586929	0.020244	-0.191355	0.297287
B243	5	-0.534735	0.349698	-0.48111	-0.586929		0.42933	0.114043	0.059373
B073	6	0.014763	-0.262475	-0.017459	0.020244	0.42933		0.093593	-0.072598
IV	7	0.079106	0.120323	0.101889	-0.191355	0.114043	0.093593		-0.24405
YMAS IV	8	0.33974	0.056118	-0.078709	0.297287	0.059373	-0.072598	-0.24405	
IST DIPL.	9	-0.015464	-0.1223099	0.2383801	0.261454	0.65033	-0.205398	-0.073549	-0.357161