



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS AGRÍCOLAS

COORDINACIÓN DE ESTUDIOS DE POSTGRADO

**ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS EN MAIZ CON DOS
METODOLOGÍAS USANDO DATOS DE UNA CRUZA DIALÉLICA COMPLETA:**

I. UN AMBIENTE

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN FITOMEJORAMIENTO

PRESENTA:

CLAUDIA SAAVEDRA GUEVARA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. EN C. ANDRÉS GONZÁLEZ HUERTA



EL CERRILLO PIEDRAS BLANCAS, ESTADO DE MÉXICO, MAYO DEL 2019

ÍNDICE GENERAL

	Página
ÍNDICE DE CUADROS	iii
RESUMEN	v
ABSTRACT	vii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	6
2.1. Diseños genéticos más usados en fitomejoramiento	6
2.2. Estimación de aptitud combinatoria general y específica	21
2.3. Heterosis	24
2.4. Predicción de híbridos de dos y tres líneas	28
3. MATERIALES Y MÉTODOS	33
3.1. Ubicación del área de estudio	33
3.2. Material genético	33
3.2.1. Progenitores	33
3.2.2. Derivación de cruzas	34
3.3. Diseño y tamaño de la parcela	34
3.4. Establecimiento del experimento	34
3.5. Análisis estadístico	35
3.6. Programas para SAS	46
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	51
5. CONCLUSIONES	72
5.1 Primera etapa	72
5.2 Segunda etapa	73

6. BIBLIOGRAFÍA CITADA

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
1. Peso volumétrico del grano (gL^{-1}) de 16 cruzas formadas con 4 líneas de maíz.	51
2. Análisis de varianza para peso volumétrico del grano (PVG). Metodología A	52
3. Valores de $Y_{ij.} + Y_{ji.}$ Metodo 1 de Griffing (1956a)	56
4. Diferencial ($Y_{ij.} - Y_{ji.}$)	56
5. Análisis Dialélico para PVG. Método 1 de Griffing. Modelo de efectos fijos.	57

RESUMEN

En el presente estudio se estimaron varios parámetros genéticos para analizar y discutir los resultados generados con una cruce dialélica completa, como Aptitud Combinatoria General (ACG) y Aptitud Combinatoria Especifica (ACE), los efectos maternos (EM) y los efectos recíprocos (ER), la respuesta a la selección (R), la heterosis, la heredabilidad en sentido amplio y estrecho y la predicción de híbridos trilineales, entre otros.

Con base en la variabilidad registrada en un ambiente para el peso volumétrico de grano (PVG), fraccionada por medio de una cruce dialélica completa, con las metodologías identificadas como A y B, se estimaron los parámetros genéticos aplicando dos programas para SAS en cuatro líneas de maíz (S₉), identificados como 101, 103, 116 y 129, derivados de un criollo de la raza cónico, colectado en el municipio de Ixtlahuaca, en el estado de México. En total se generaron 16 apareamientos que correspondieron a los cuatro progenitores (P), sus seis cruces directas (CD) y sus seis cruces recíprocas (CR).

Con relación a los resultados que se obtuvieron con la metodología A se concluye que las cruces fueron altamente significativas, lo que llevó a la partición de su variabilidad fenotípica total en efectos de P, CD, CR y dos contrastes mutuamente ortogonales: P vs C y CD vs CR. Hubo diferencias altamente significativas entre todos con excepción del último, lo que sugiere que cada línea puede emplearse como hembra o como macho.

La heredabilidad en sentido amplio fue muy alta (91.7%), valor que sugiere que habrá una alta respuesta a la selección y que esta característica es menos afectada por los efectos ambientales.

A partir de la metodología B se concluyó que se encontraron diferencias altamente significativas en la ACG y en la ACE, lo que sugiere que la aditividad, la dominancia y/o la epistasis fueron importantes en la determinación del PVG. Al calcular los efectos de ACG se encontró que el progenitor 3 (Línea 116) presentó el valor más alto, lo que contribuyó a que las cruzas donde éste intervino presentaran los mayores pesos volumétricos del grano.

La heredabilidad en sentido amplio fue alta (65.93%), lo que indica que la variación en PVG fue debida a factores genéticos; la heredabilidad en sentido estrecho fue intermedia (38.94%), lo que indica que la contribución de los genes aditivos fue menos importante.

Las estimaciones de heterosis con la media de ambos progenitores o con el promedio del mejor de ellos fueron bajas, lo que sugiere que será difícil incrementar el PVG por medio de la hibridación con base en las cuatro líneas. En este contexto, el cruzamiento entre estos progenitores y otros derivados de otras razas de maíz podrían incrementar su vigor híbrido en esta y otras características. Por lo que se refiere a la predicción de cruzas triples, el coeficiente de correlación entre valores observados y predichos fue altamente significativo, lo que sugiere que ésta fue muy confiable.

ABSTRACT

In this study, several genetical parameters were estimated in order to analyze and discuss the results of a complete diallel cross, parameters such as General Combinatory Ability (ACG) and Specific Combinatory Ability (ACE), maternal effects (EM) and reciprocal effects (ER), Response to selection (R), heterosis, broad and narrow sense heritability and trilinear hybrid prediction, among others.

Based on the registered variability in one environment for the grain volumetric weight (PVG), partitioned through a complete diallel cross, two methodologies (identified as A and B) were used to estimate the genetical parameters using two SAS programs in four inbred maize lines (S_9), they were identified as 101, 103, 116 and 129. These lines were obtained from an open pollinated line of the conic race, collected in the municipality of Ixtlahuaca, State of Mexico. A total of 16 crosses were generated, corresponding to four progenitors (P), six direct crosses (CD) and six reciprocal crosses (CR).

According to methodology A, there was highly significant difference amongst crosses, which led to a partition of the total phenotypical variability in its different effects in parental (P), CD and CR, and two orthogonal mutually exclusive contrasts: P vs C and CD vs CR. Highly significant differences were found amongst them all, exception made with the last one, this result suggests that each line can be used either as male or female progenitor.

Broad sense heritability was very high (91.7%), which suggests the high response to selection that should be obtained and also that this trait is not easily affected by

the environment. Taken all this into consideration, we decided to use methodology B or Griffing's method 1 to validate the presence of maternal and reciprocal effects.

With respect to methodology B, highly significant differences were found in ACG and ACE, which suggests that additivity, dominance and, or epistasis were important in determining the PVG. When calculating individual effects of ACG, progenitor 3 (line 116) was found with the highest value, which contributed to the fact that the crosses in which it was involved had gotten the highest grain volumetric weight.

Broad sense heritability was high (65.93%), which means variation in PVG was due to genetic factors; narrow sense heritability was intermediate (38.94%), which means that additive genes contribution was of less importance.

Heterosis estimations with both parents or with the mean of the best parent were low, suggesting that increasing PVG through hybridization using this four lines would be difficult. In this context, crossing these progenitors and some others derived from other maize races could increase hybrid vigor in this and other traits. In regard to triple cross predictions, correlation coefficients observed and predicted were highly significant, which suggests they were very reliable.

1. INTRODUCCIÓN

El diseño, la conducción, la colecta y el análisis de datos provenientes de experimentos es muy caro, especialmente la inversión en equipo científico, su mantenimiento técnico, la capacitación del personal, los insumos y la mano de obra, entre otros. En maíz (*Zea mays* L.) en cada ensayo de rendimiento se invierten más de \$20000.00. También los datos son subempleados cuando se identifica la fracción superior del material genético o cuando se estudia su interacción con el ambiente. Para ahorrar recursos deben usarse diseños genéticos y experimentales, (González *et al*, 2007a).

En los Valles Altos del centro de México existe poca información publicada sobre la estimación de parámetros genéticos que permitan el análisis y la discusión de los resultados que genera el empleo de una cruce dialéctica completa, como aptitud combinatoria general y específica, efectos maternos y recíprocos, respuesta a la selección, estimación de heterosis y la predicción de híbridos o variedades sintéticas, entre otros (González *et al.*, 2007a).

En las últimas décadas se ha dado mayor atención a la identificación de genotipos superiores con base en caracteres agronómicos, fisiológicos y fisiotécnicos, pero poco se ha hecho con relación al diseño y análisis de los diseños genéticos que permitan definir su estructura genética. Se ha intentado explicar esa variabilidad con base en el origen genético y geográfico. En la generación, validación, aplicación y transferencia de

tecnología o en la producción de semilla se ha procedido de manera similar (Reyes *et al.*, 2004; Morales, 2001; Muñoz *et al.*, 2017)

La conceptualización de la estructura genética de las poblaciones, a través de sus efectos y/o varianzas genéticas, es relevante para determinar la contribución específica de cada uno de éstos a su valor fenotípico promedio. Lo anterior es más importante cuando a partir de éstos se quiere predecir el comportamiento de sintéticos o de híbridos (Martínez, 1991; Narain, 1990).

Cuando se planifican ensayos de rendimiento se subutilizan los datos recopilados. El diseño y análisis de cruza dialélicas completas (CDC) es una herramienta indispensable para definir una estructura genética (Martínez, 1983; González *et al.*, 2007a). Los diseños genéticos o de apareamiento, son planes de cruzamiento entre individuos de una o más poblaciones usados para estimar parámetros genéticos en los progenitores y en sus propias progenies, para enseguida relacionarlos con datos empíricos derivados previamente (Christie y Shattuck, 1992; Morales, 2001).

La elección de un diseño genético determina el tipo de información y el material que estará disponible (Hallauer y Miranda, 1988). Depende de las consideraciones teórico - prácticas, de los costos, de los parámetros estimables y de las implicaciones en la selección y mejoramiento de generaciones avanzadas, así como de su heredabilidad (Griffing, 1956a y b; Dudley y Moll, 1969; Ipinza, 1998).

Los diseños de apareamiento se han utilizado para caracterizar una población y para estimar la proporción de la variabilidad fenotípica de origen no ambiental. En los modelos aleatorios, con una muestra representativa se hace inferencias hacia la población y se determinan las varianzas de aptitud combinatoria general (ACG), específica, (ACE), de efectos maternos (EM) y de recíprocos (ER); la primera está relacionada con aditividad (S_A^2), y la segunda con dominancia (S_D^2), y/o epistásis (S_I^2) (Wright, 1985; Singh y Singh, 1984; Martínez, 1983). Con ésta se estima heredabilidad (H), respuesta a la selección (R) y predicción del comportamiento de híbridos o sintéticos (Singh y Chaudhary, 1979; Narain, 1990; González *et al.*, 2007b). En los modelos fijos sólo interesa un grupo específico de progenitores y se determinan sus efectos de los componentes del valor fenotípico promedio, mientras en los aleatorios, a partir de esa muestra aleatoria, se hace inferencia hacia su población o la que puede derivarse a partir de ellos (Martínez, 1983; Lagos y Criollo, 1997; González *et al.*, 2007a).

Una población puede definirse por su media y por su varianza genética. La primera está determinada por frecuencias génicas y por valores aditivos, de dominancia o epistasis; la segunda mide su dispersión con respecto a esa media (Wright, 1985; Ceballos, 1995).

Un diseño genético puede definirse considerando uno, dos, tres o cuatro factores, dependiendo del número de ancestros por progenie sobre los que se ejerce control. Un diseño de un factor, como las familias de medio hermanos (un padre en común), las progenies de una policruza (más de cuatro padres) o de un conjunto de mestizos (cruza línea por probador), es suficiente para detectar variabilidad genética (Singh y Chaudhary,

1979), pero la subdivisión de la varianza genética en aditiva y de dominancia, sin epistasis, debe emplear un diseño de dos factores, como el de la cruce dialélica, los diseños I, II y III de Carolina del Norte (Comstock y Robinson, 1952) o el dialélico parcial (Martínez, 1983). Entre los diseños de tres o cuatro factores se encuentran las cruces trialelicas y cuatrialelicas usadas para el análisis de híbridos de tres o cuatro líneas (Singh y Chaudhary, 1979). La estimación de la varianza epistática requiere de un diseño más complejo o de una combinación de estos. Todos los diseños pueden utilizarse en especies que puedan cruzarse fácilmente, como maíz (*Zea mays* L.), papa (*Solanum tuberosum* L.), haba (*Vicia faba* L.), o trigo (*Triticum aestivum* L.).

La estimación de parámetros genéticos también se puede hacer con los métodos de Griffing (1956 a y b). En el método 1 se analizan progenitores (P), cruces directas (CD) y sus recíprocas (CR). En el método 2 se incluyen P y CD. En el método 3 se ensayan CD y CR. En el método 4 sólo se consideran CD. En los métodos 1 y 3, además de la ACG y ACE, se estiman efectos y varianzas materno y recíproco (Martínez, 1983; González *et al.*, 2007). También se estima heredabilidad en sentido amplio (H^2) y estrecho (h^2) (Dudley y Moll, 1969; Wright, 1985; Bridges Jr y Knapp, 1987).

Como una alternativa a la CDC, se ha fraccionado la variabilidad de cruces posibles (Metodología A) en: P, CD, CR, y dos contrastes mutuamente ortogonales (P vs cruces y CD vs CR). El primer contraste es un estimador de heterosis promedio, pero sólo es posible el cálculo de H^2 (Gómez y Gómez, 1984; González *et al.*, 2007a).

En el contexto anterior se plantearon los siguientes objetivos:

- 1) Estimar parámetros genéticos con dos metodologías
- 2) Identificar los mejores tratamientos con la prueba de tukey
- 3) Predecir algunas cruzas trilineales con el método de Otsuka *et al.* (1972).
- 4) Elaborar dos códigos para programa para SAS, uno para generar las salidas de la metodología A y otro para modificar el propuesto por Zhang y Kang (1997).

El uso de software libre o gratuito para el análisis de experimentos de cruzas dialélicas es indispensable debido a los costos tan elevados de las licencias de diversos paquetes estadísticos. En este trabajo se presentan dos códigos para el sistema para análisis estadísticos (Statistical Analysis System, SAS) para versión 6.0 o superior en ambiente Windows, que no han sido reportados previamente.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Diseños genéticos más usados en fitomejoramiento

La elección de un conjunto adecuado de progenitores y el empleo de un diseño de apareamiento eficiente son clave para conducir un programa de mejoramiento genético (Nduwumuremyi *et al.*, 2013). Un diseño genético es un sistema de apareamiento usado para desarrollar progenies, y puede ser de uno, dos, tres o cuatro factores, dependiendo del número de ancestros por progenie sobre los que se ejerza control. Un diseño de un factor, como un grupo de familias de medio hermanos (un padre en común), las progenies de una policruza (más de cuatro padres) o un grupo de mestizos (línea x probador), es suficiente para detectar variabilidad genética, pero la subdivisión de la varianza genética en aditiva y de dominancia sin epistasis debe hacerse con un diseño de dos factores, como el de la cruce dialélica, los diseños I, II y III de Carolina del Norte (Comstock y Robinson, 1952) o el dialélico parcial. Las cruces trialelicas y cuatrialelicas permiten el análisis genético estadístico de híbridos de tres o cuatro líneas. La estimación de la varianza epistática requiere de un diseño más complejo o de una combinación de éstos. Todos los diseños genéticos pueden utilizarse en especies alógamas o autógamas que puedan cruzarse fácilmente, como en maíz (*Zea mays* L.), trigo (*Triticum aestivum* L.), papa (*Solanum tuberosum* L.) o haba (*Vicia faba* L.).

La elección de un diseño genético para la estimación de varianzas debe dictarse por los objetivos del estudio, el tiempo, el espacio, los costos y otras limitaciones biológicas. Los factores que influencian la elección del diseño genético son: i) tipo de polinización o de

cruza, ii) forma de diseminación del polen, iii) presencia de esterilidad masculina; iv) propósito del proyecto, y v) tamaño de la población, entre otros (Acquaah, 2012).

Las suposiciones más comunes que se plantean en el uso de diseños genéticos son: a) comportamiento diploide en la meiosis, b) distribución independiente de los genes en los progenitores, c) ausencia de epistasis, d) ausencia de series de alelos múltiples, e) sin diferencias recíprocas; f) idealmente los progenitores deben ser homocigóticos; g) sin interacción genotipo ambiente (Nduwumuremyi *et al.*, 2013).

Los diseños genéticos: 1) proveen información del tipo de acción génica que controla el carácter bajo investigación; 2) generan una población mejorada que puede usarse como base para la selección y desarrollo de variedades potenciales; 3) proveen estimadores de la ganancia genética y 4) proporcionan información para la evaluación de los padres usados en el programa de mejoramiento (Acquaah, 2012).

Los experimentos que se conducen en fitomejoramiento utilizan diseños de apareamiento y experimentales para evaluar familias de autohermanos, medio hermanos y hermanos completos. Diversos estudios han descrito, comparado y discutido los siete más comunes, que son: Progenies bi-parentales (BIP), policruzas, cruza de prueba, Carolina del Norte (I, II Y III), Dialélicos completos (I, II, III, IV), dialélicos parciales y línea por probador (Nduwumuremyi *et al.*, 2013).

Apareamiento biparental (BIP)

En éste se seleccionan n plantas y se cruzan en parejas para obtener $(1/2)n$ familias de hermanos completos (Acquaah, 2012). Sus progenies se prueban y se estudia su variación con un análisis de varianza dentro y entre familias. Su simplicidad contrasta con su incapacidad para proporcionar suficiente información para estimar todos los parámetros incluidos en el modelo. Aun cuando se generan progenies de hermanos completos éstos no están emparentados. Además, los estimadores de los parámetros sólo se pueden obtener si la dominancia está ausente ($V_D=0$), y no hay un ambiente común ($V_{EW}=0$) en la evaluación de los individuos de la misma familia. (Nduwumuremyi *et al.*, 2013).

Policruza

Entrecruzamiento natural de un grupo de cultivares en bloque aislado. Representa la progenie de una línea sometida a polinización abierta con otro grupo selecto de líneas que crecen en la misma parcela. Esta metodología es más adecuada para especies alógamas que pueden ser propagadas vegetativamente (Acquaah, 2012). Este diseño da igual oportunidad a cada clon o padre de cruzarse naturalmente con los demás, siempre y cuando se evite la autofecundación (Nduwumuremyi *et al.*, 2013). Todas las entradas deben estar igualmente representadas y aleatoriamente distribuidas en el bloque de cruzamiento (Falconer y Mackay, 1996); un diseño en cuadrado latino o en bloques completos al azar podría ser adecuado. En ambos casos de 20 a 30 repeticiones serán incluidas en el bloque, pero lo más importante es que en todas ellas las plantas

floreen al mismo tiempo para asegurar apareamiento aleatorio. En policruzas se generan medio hermanos, porque la progenie de cada entrada tiene un padre común. Los cultivares sintéticos podrían generarse al recombinar las mejores familias en un programa de selección recurrente o la metodología podría emplearse para evaluar su aptitud combinatoria general (Acquaa, 2012).

En este esquema de apareamiento la ACG estimada corresponde a progenitores maternos y la variación de las policruzas puede dividirse en dentro y entre hembras (Falconer y Mackay, 1996), y en consecuencia, con ésta se puede identificar a las mejores hembras y simultáneamente estimar su heredabilidad. La heredabilidad es un parámetro genético de gran utilidad en los programas de mejoramiento vegetal (Nduwumuremyi *et al.*, 2013).

Cruzas de prueba

Este diseño, comúnmente conocido como Top Cross, fue propuesto en 1932 por Jenkins y Brunsen. El probador debe tener una estructura genética bien definida. Su propósito principal es incrementar la oportunidad de obtener un gen o un grupo de genes deseables de materiales exóticos o difíciles de incrementar. Exótico se refiere a líneas o materiales genéticos provenientes de otros países que presentan pobre adaptación a condiciones locales. Materiales difíciles se refiere a variedades que son muy altas y que tienen pobre aptitud combinatoria o que son muy susceptibles a un entorno ambiental limitativo. En la evaluación del material genético sólo se utilizan las cruzas simples F_1 , porque son más

uniformes. Las progenies de las F_1 segregarán y será imposible identificar a las mejores. Las F_1 son seleccionadas con base en características agronómicas deseables.

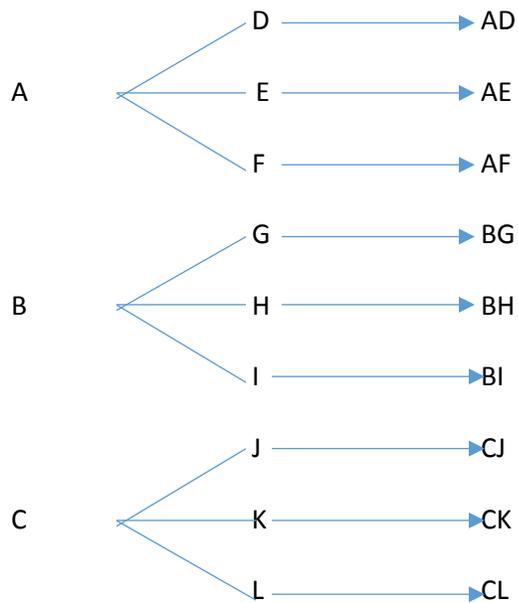
Esta metodología se ha utilizado ampliamente para la evaluación preliminar de la aptitud combinatoria de n cruzas que se pueden formar a partir de nuevas líneas endogámicas. Es el diseño de apareamiento más simple que permite hacer un diagnóstico preliminar de la variabilidad genética con menos cruzamientos y un análisis genético estadístico simple. Sin embargo, el empleo de una sola variedad probadora podría no ser útil y el número de cruzas que serán evaluadas será muy grande cuando se incremente n .

Diseños de Carolina del Norte

Para obtener información sobre la aptitud combinatoria, pero sin destinar tantos recursos como en el dialélico completo, Comstock y Robinson introdujeron en 1952 los diseños de Carolina del Norte, identificados como I, II y III.

Diseño I

Éste es utilizado para estimar varianza aditiva y varianza de dominancia en familias de hermanos completos y medio hermanos que serán empleados en un programa de fitomejoramiento por selección recurrente; no es de aplicación práctica en especies que no producen grandes cantidades de semilla (Aquaah, 2012). En alógamas como en autógamias cada grupo de machos se cruza con un grupo diferente de hembras, como se muestra a continuación:

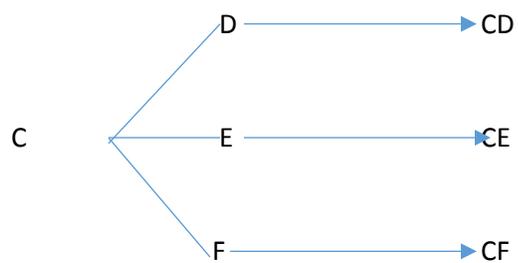
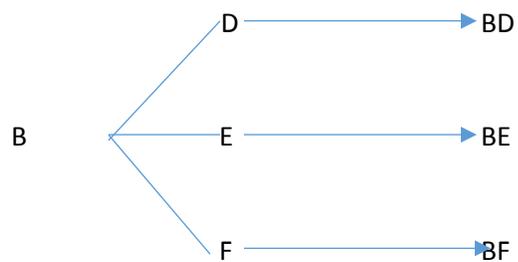
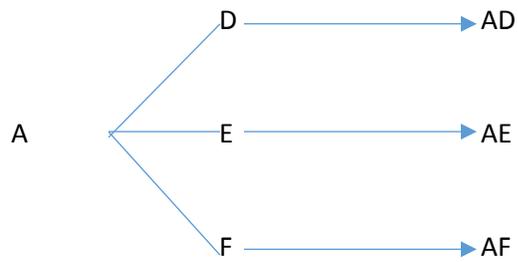


Machos Hembras Progenies

En el diseño 1 de Carolina del Norte se estiman tres estadísticos (varianzas aditiva y de dominancia, así como la evaluación de las cruzas recurrentes de hermanos completos y medios hermanos) mientras que en las cruzas biparentales y en las policruzas sólo es posible determinar dos de éstos (Kearsey, 1965). También permite probar la significancia de la varianza aditiva. Se utiliza en plantas y animales y se ha extendido a maíz con el mismo propósito.

Diseño II

Con este diseño factorial se evalúa la aptitud combinatoria de líneas endogámicas con base en el esquema de cruzamientos que se muestra a continuación:



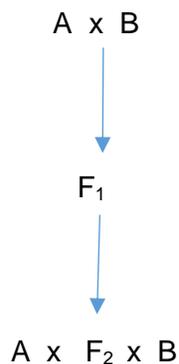
Machos Hembras Progenies

Como se puede observar en el esquema anterior las hembras son diferentes a los machos, pero cada una tiene en común a todos los progenitores masculinos. Para que este diseño sea eficiente las plantas deben tener flores múltiples para que puedan usarse como hembras y como machos. La estructura genética de los apareamientos conduce a la aplicación de la técnica del análisis de varianza con partición de diferencias fenotípicas en progenitor femenino, progenitor masculino y la interacción entre ambos. En ausencia de epistasis y con homogeneidad de varianzas ambientales la varianza de la interacción machos x hembras es una función de la componente de dominancia solamente. Si el

número de machos es igual para cada hembra ($n_1 = n_2 = n$) se puede aplicar una prueba para detectar efectos maternos al comparar el cociente de los cuadrados medios entre progenitores femeninos y masculinos. Con el diseño II se estima ACG y ACE pero no se puede estimar epistasis ni interacción genotipo por ambiente. La progenie de cada familia tiene parentesco de medio hermanos a través de los machos y hembras comunes (Nduwumuremyi *et al.*, 2013). Es por tanto un diseño de apareamiento rectangular, a menos que $n_1 = n_2$. Si hay cruza reciprocas se pueden analizar efectos maternos (Hill *et al.*, 1998).

Diseño III

En éste una muestra de plantas F_2 se retrocruza con sus dos líneas endogámicas progenitoras como se muestra a continuación:



De los tres diseños de apareamiento de Comstock y Robinson (1952) el identificado como III es el más potente, especialmente con las modificaciones hechas por Kearsey y Jinks, quienes añadieron un tercer probador. La población F_2 es una población de referencia en este diseño y la modificación es llamada cruce de prueba triple y permite probar epistasis. En su forma original o modificada este diseño es útil para investigar

cualquier población independientemente de la frecuencia génica o del sistema de apareamiento elegido. El análisis genético debe dividirse en dos partes: se estima epistasis y después se determina la significancia y los estimadores de los componentes de la varianza aditiva y de dominancia. Los probadores no son una muestra aleatoria de una población, son dos líneas muy particulares, los progenitores de la F_2 . (Hill *et al.*, 1998).

Si el interés se centra en determinar si hay dominancia en una característica medida en una población de interés cualquier par de líneas endogámicas será suficiente para emplearse como probador. Pero si se desea estimar la variación de dominancia y epistasis, L1 y L2 deben diferir en todos los loci que segreguen en la población. El mismo criterio aplica si se requiere de un estimador para el componente aditivo. (Nduwumuremyi *et al.*, 2013).

El uso principal de la triple cruce de prueba será investigar la herencia de caracteres cuantitativos en poblaciones naturales donde se sospecha de la existencia de epistasis y relacionar ésta con selección natural y ecológica. Con esta metodología se invierten más recursos pero para el genetista interesado en determinar la estructura genética de un carácter y el componente genético con la máxima precisión, es la más poderosa (Hill *et al.*, 1998).

Diseño dialélico completo

Los esquemas de cruzamiento relacionados con este tipo de diseños pueden ser muy útiles para los genetistas y mejoradores, especialmente cuando se emplean progenitores endogámicos o variedades de polinización libre que muestran amplia diversidad genética. Griffing (1956a) diseñó cuatro métodos (I, II, III y IV). De estos, probablemente el más usado en maíz sea el que sólo incluye cruzas directas (método IV), debido a que su evaluación en campo o invernadero se complica cuando se incrementa el número de progenitores que serán evaluados en varios años y/o localidades.

Las cruzas dialélicas se componen de las cruzas simples que pueden lograrse entre los elementos de un conjunto básico de líneas progenitoras, y éstas constituyen un procedimiento estándar de investigación en la genética de plantas y animales (Martínez, 1983; Mastache *et al.*, 1999; Mastache y Martínez, 2003).

Griffing (1956a) y Ceballos (1995) describen las cruzas dialélicas, como el procedimiento en el cual se elige un conjunto de p líneas progenitoras y se realizan las cruzas entre ellas. Existe un máximo de p^2 apareamientos posibles, que pueden dividirse en tres categorías:

1. p autofecundaciones progenitores
2. $p(p-1) / 2$ cruzas directas F_1
3. $p(p-1) / 2$ cruzas recíprocas de la F_1

El análisis dialélico permite establecer las relaciones genéticas entre los progenitores y sus progenies involucrados en los cruzamientos, como un prerequisite para la identificación de híbridos y/o apareamientos promisorios (Martínez, 1983; González *et al.*, 2007a; González *et al.*, 2007b).

En la CDC se cruzan tres o más progenitores (P) en todas sus combinaciones para la formación de familias de autohermanos (líneas), medio hermanos y hermanos completos, de la misma o de poblaciones diferentes. Las progenies de un autohermano tienen en común al mismo progenitor, en los medios hermanos todas sus progenies tienen en común a un padre y en los hermanos completos dos líneas son específicas a cada progenie (Griffing, 1956a; Hallauer y Miranda, 1988; Martínez, 1983).

La CDC permite la estimación de los efectos y de las varianzas de ACG y ACE (Griffing, 1956a). La heterosis, con la media de los padres o con el mejor de ellos, y la heredabilidad también se pueden estimar. Se ha sugerido que p sea menor a 10. Con $p = 100$ habrá 4950 CD, 4950 CR y 100 progenitores por evaluar (Singh y Chaudhary, 1979; Hallauer y Miranda, 1988; González *et al.*, 2007a).

Los progenitores de una CDC pueden ser líneas puras o clones (coeficiente de endogamia $F = 1$) o variedades de polinización libre ($F = 0$). Si $p < 10$ hay menos inconvenientes para evaluar la CDC en dos o más localidades, en dos o más años o en combinaciones de éstos en una región geográfica amplia (más de 10000 ha).

En la CDC se asumen modelos de efectos fijos o aleatorios. En el primero sólo un conjunto de progenitores es de interés y se estiman los efectos de ACG y ACE; las inferencias se aplican a los padres elegidos. En el segundo caso los padres son usados para hacer inferencias hacia la población y deben estimarse sus varianzas (Narain, 1990; Christie y Shattuck, 1992; Mastache y Martínez, 2003).

En la interpretación de una crusa dialéctica debe definirse si los progenitores son la población (modelo I) o sólo una muestra aleatoria de ella (modelo II). Si se estiman los efectos de ACG y ACE lo correcto es utilizar el modelo I, pero si el objetivo es estimar los componentes de varianza debe utilizarse el modelo II (González *et al.*, 2007a).

El contraste progenitores *versus* cruza es un estimador de heterosis promedio y está relacionado con la superioridad que muestran las progenies con relación a sus padres (González *et al.*, 2007a).

Los métodos varían según se ensayen o no las autofecundaciones o las cruza recíprocas de las F₁ (Morales, 2001).

Método I: comprende autofecundaciones, cruza F₁ y las recíprocas de la F₁. En total hay P² apareamientos.

Método II: se ensayan autofecundaciones y cruza directas F₁; hay p (p+1) / 2 combinaciones.

Método III: se ensayan cruzas directas F_1 y sus recíprocas; hay $p(p-1)$ combinaciones.

Método IV: se ensayan sólo cruzas directas F_1 y hay $p(p-1) / 2$ combinaciones.

Los diseños uno y tres permiten la estimación de efectos y varianzas materno y recíproco más la aptitud combinatoria general y específica de los progenitores y de sus progenies (Franco, 1979).

La variabilidad que hay entre cruzas posibles, genotipos o tratamientos también se fracciona en P, CD, CR, y dos contrastes mutuamente ortogonales (P vs cruzas y CD vs CR); con esta estructura genética se estima heterosis y heredabilidad y, cuando se usan promedios aritméticos, el comportamiento de híbridos y variedades sintéticas, entre otros. Su descripción y uso se hizo en González *et al.* (2007a). La sencillez en su diseño permitiría extender el análisis a una serie de experimentos en espacio y/o tiempo generándose las interacciones entre sus componentes y el ambiente.

El dialelo completo no es práctico desde el punto de vista económico, debido a la inmanejable cantidad de cruzas que se genera cuando p es mayor a 10. Algunos dialelos más pequeños son más viables si uno desea estimar la ACG y la ACE en familias específicas y producir una población segregante para realizar selección (Ipinza, 1998).

En los dialelos parciales sólo se incluye un subconjunto de cruzas directas F1, pero ocasionalmente podrían evaluarse éstas con sus recíprocas si se sospecha de la existencia de efectos maternos y recíprocos. Algunas de las modificaciones que presentan estos diseños de indican a continuación:

Dialelos parciales no relacionados

En este, los padres son divididos en pequeños grupos y un dialelo parcial es desarrollado dentro éstos. No hay relación entre cruzas de grupos diferentes. Estos diseños tienen la ventaja de utilizar un diseño completo, y mantienen el número total de cruzas dentro de un límite muy razonable. La mayor limitación de estos diseños es su dificultad para jerarquizar confiablemente a los progenitores entre los distintos grupos (Ipinza, 1998). El esquema de cruzamientos se muestra a continuación:

♀ / ♂	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1		X	X	X	X	X						
2			X	X	X	X						
3				X	X	X						
4					X	X						
5						X						
7								X	X	X	X	X
8									X	X	X	X
9										X	X	X
10											X	X
11												X

Cruzamientos circulares (apareamiento simple)

En este tipo de dialélico parcial se genera el máximo número de cruzas no relacionadas con menos trabajo. Su desventaja radica en que no es adecuado para estimar aptitud

combinatoria o el valor de un progenitor en combinaciones híbridas. Los cruzamientos son del tipo 1×2 , 2×3 , 3×4 , ..., $(n-1) \times n$.

Cruzamientos circulares (apareamiento doble)

Este tipo de diseños es de bajo costo, permite practicar selección en generaciones avanzadas cuando se conoce la ACG; es un plan de cruzamientos más eficiente que el anterior. Los apareamientos son del tipo:

1×2 , 1×3 , 2×3 , 2×4 , ..., $(n-1) \times n$, $(n-1) \times (n+1)$, (Ipinza, 1988.)

Línea por probador

La cruce de prueba en la que se utilizan dos o más probadores, también se conoce como mestizos y es una extensión del Top Cross. Esta metodología fue propuesta por Kempthorne en 1957 e involucra la hibridación entre f hembras y m probadores, generando fm híbridos (Sharma, 2006). Es el diseño de apareamiento más simple que produce simultáneamente hermanos completos y medios hermanos; con la Top Cross sólo se producen medios hermanos. Proporcionan estimadores de la ACE de cada cruce, y de la ACG de las líneas y de los probadores. Es el diseño más adecuado para realizar experimentos con animales. Se usa para estimar varios tipos de acción génica en caracteres cuantitativos (Nduwumuremyi *et al.*, 2013).

La elección adecuada de los padres y de un buen diseño de apareamiento son clave para lograr mejoras importantes en fitomejoramiento. La elección del sistema de apareamiento depende de varios factores pero se ha sugerido que en las primeras

etapas del programa, cuando se tiene un gran número de líneas o clones por evaluar, se empleen la policruza o el top cross. Sin embargo, si se considera la información que éstos generan, en orden decreciente de importancia se tendría: dialélico > CN II > CN III > CNI > BIP (Acquaah, 2012).

2.2 Estimación de aptitud combinatoria general y específica

El análisis de la aptitud combinatoria es importante para seleccionar a los padres, junto con la naturaleza y magnitud de los efectos génicos que controlan las características cuantitativas. La técnica de cruzas dialélicas desarrollada por Sprague y Tatum (1942) y Griffing (1956b) dan información de la acción génica y de las aptitudes combinatorias de las líneas parentales. Los dos parámetros genéticos principales del análisis de cruzas dialélicas son la aptitud combinatoria general (ACG) y la aptitud combinatoria específica (ACE) (Kamara, 2015).

Los efectos de la ACG se atribuyen a la preponderancia de genes con efectos aditivos y la ACE indica la predominancia de genes con efectos no aditivos. Algunos investigadores reportaron que los efectos aditivos fueron más importantes en la expresión del rendimiento de grano en maíz (Vacaro *et al.*, 2002; Mousa, 2014), pero otros sugirieron que en esta característica lo fueron los efectos génicos no aditivos (Bhatnagar *et al.*, 2004; Gouda *et al.*, 2013), y ambas son atribuidas a las diferencias que existen entre el material genético y los ambientes en los cuales se conducen los experimentos.

Sprague y Tatum (1942) definieron la aptitud combinatoria (ACG) como el comportamiento promedio de una línea en combinaciones híbridas, y la aptitud

combinatoria específica (ACE) es usado para designar aquellos casos en los cuales ciertas combinaciones son relativamente mejores o peores que lo que podría esperarse, sobre la base del comportamiento promedio de las líneas involucradas. Ceballos (1995) y Martínez (1983) relacionaron los efectos de ACG con aditividad (efecto promedio) y los de ACE con dominancia y/o epistasis (desviaciones del promedio).

Se han descrito métodos específicos para estimar los efectos y las varianzas de ACG y ACE. Estas metodologías consisten en el empleo de un análisis de varianza de las cruzas dialélicas completas (Griffing, 1956 a,b) y parciales (Kempthorne y Curnow, 1961), entre otros. La principal característica distintiva de estos métodos es su generalidad, ya que se pueden usar en cualquier especie, y su análisis e interpretación es fácil.

Cuando los progenitores del dialelo no son una muestra aleatoria de la población (modelo de efectos fijos), las restricciones paramétricas asociadas con el modelo estadístico deben tomarse en cuenta. La media genotípica de la población se puede expresar como:

$$M_{ij} = \sum_{i=1}^k m_i + \sum_{j=1}^k (2p_{ij} - 1)a_i + 2 \sum_{i=1}^k (p_{ij} - p_{ij}^2)d_i$$

Donde m_i es la media de los valores genotípicos de los homocigotos relativos al locus i , p_{ij} es la frecuencia en la población j del gen ubicado en el locus i que incrementa la expresión de la característica en estudio, a_i es la diferencia entre el valor genotípico del homocigoto con el valor más alto y la m_{ij} , y d_i es la desviación debida a dominancia relativa al locus i . Es importante notar que p_{ij} es igual a uno ó cero si la especie es autógena o alógama.

Si la población j es una de los N progenitores de un dialelo, la media genotípica de los híbridos producidos al cruzar las poblaciones j con j' es:

$$M_{jj'} = \sum_{i=1}^k m_i + \sum_{i=1}^k (p_{ij} + p_{ij'} - 1) a_i + \sum_{i=1}^k (p_{ij} + p_{ij'} - 2p_{ij}p_{ij'}) d_i$$

La media de los híbridos en los cuales participa el progenitor j , incluyendo a éste, es

$$M_{j.} = \sum_{i=1}^k m_i + \sum_{i=1}^k (p_{ij} + \bar{p}_i - 1) a_i + \sum_{i=1}^k (p_{ij} + \bar{p}_i - 2p_{ij}\bar{p}_i) d_i$$

Donde: \bar{p}_i es la frecuencia promedio en los progenitores del dialelo para el gen situado en el locus i , el cual incrementa la expresión del carácter.

La media del dialelo es:

$$M_{..} = \sum_{i=1}^k m_i + \sum_{i=1}^k (2\bar{p}_i - 1) a_i + 2 \sum_{i=1}^k \bar{p}_i (1 - \bar{p}_i) d_i$$

El efecto de la ACG de la población corresponde a:

$$M_{j.} - M_{..} = \sum_{i=1}^k (p_{ij} - \bar{p}_i) [a_i + (1 - 2\bar{p}_i) d_i] = g_j$$

Si los padres son poblaciones de polinización abierta, a mayor valor del efecto de la ACG en la población, mayor será la frecuencia de los genes que incrementan la expresión del

carácter y mayores serán las diferencias entre las frecuencias génicas de la población y el promedio de las frecuencias en los progenitores del dialelo.

2.3 Heterosis

El término heterosis se refiere al fenómeno biológico en el cual la progenie híbrida exhibe valores en las características que están fuera del rango que se mide en cada uno de sus padres (Lippman y Zamir, 2006).

Este fenómeno se ha explotado extensivamente en el mejoramiento de maíz. Los fenómenos de heterosis y depresión endogámica son complementarios y se han contrastado en diversos estudios. Para tomar ventaja de la heterosis expresada en la primera generación de la cruce de líneas endogámicas se requiere nueva semilla para cada temporada de siembra y los productores no deben usar el siguiente ciclo la semilla que cosecharon porque se pierde vigor híbrido. Los productores no tienen el conocimiento o los materiales genéticos para producir su propia semilla híbrida, consecuentemente, su producción se ha dejado a los especialistas (Hallauer y Miranda, 1988).

La manifestación de vigor híbrido depende de la divergencia genética de las dos variedades parentales, la cual es usualmente desconocida; el único recurso empírico para determinar los patrones heteróticos es por medio de un grupo de cruces con ciertas relaciones de parentesco. Si la heterosis que se manifiesta en la cruce de dos variedades es relativamente grande, se concluye que ambas son genéticamente diversas. El origen

geográfico del material genético también es importante para explicar las diferencias que se observan en los patrones heteróticos (Hallauer y Miranda, 1988).

La heterosis o vigor híbrido fue descubierto en maíz hace más de un siglo como un fenómeno agrícola milagroso. Desde entonces se ha extendido a muchas otras especies cultivadas, su importancia es evidente dado el incremento significativo que se ha logrado en rendimiento de grano en los últimos 50 años con el empleo de mejores líneas homocigóticas, aplicación de mayores insumos agrícolas y de eficientes paquetes tecnológicos, entre otros. A finales de los 1990's se estimaba que el 65% de los incrementos en la producción mundial del maíz se debía al empleo de híbridos. En otros cultivos como sorgo y girasol hubo tendencias similares, no obstante lo anterior (Lippman y Zamir, 2006).

A través de los años, la heterosis ha sido mejor comprendida; ahora se tiene más información sobre las líneas endogámicas que han sido elegidas con base en su aptitud combinatoria general y específica y, desde luego, considerando el patrón heterótico al que pertenecen. Se ha trabajado más sobre la similitud que debe haber entre fenotipo y genotipo y, de este último a través de ambientes contrastantes. A decir verdad, mucho del conocimiento que se tiene sobre heterosis proviene de estudios en genética de poblaciones y cuantitativa realizados con maíz, que permitieron definir las principales hipótesis que involucran dominancia amplia y sobredominancia específica a un locus (Lippman y Zamir, 2006).

Se han propuesto varias hipótesis para explicar la heterosis, pero la mayoría se puede incluir en estimulación fisiológica (interacción alélica o sobredominancia) o en factores de crecimiento dominantes favorables. La evidencia que apoya ambas depende de los datos disponibles y de su interpretación. Desde que esas hipótesis fueron propuestas y discutidas, se han obtenido rápidos progresos en genética cuantitativa. El rendimiento, por ejemplo, tiene un modo de herencia compleja y su expresión heterótica ha sido de gran interés para todos los investigadores. El rendimiento es una medida de la capacidad reproductiva y en el pasado se le ha tratado como una característica cuantitativa independiente de la genética cuantitativa (Hallauer y Miranda, 1988).

Shull (1908) presentó la primera teoría, designada como hipótesis de la estimulación fisiológica o heterocigosidad. Esta se basa en la premisa de que su causa tiene una explicación no mendeliana. En 1936 East revisó esta teoría y concluyó que la hipótesis de los factores de crecimiento dominantes favorables era inadecuada para explicarla. Él propuso que una serie de alelos múltiples en un locus era diferenciable con respecto a sus funciones fisiológicas. La segunda teoría fue presentada por Bruce, (1910), y es la que más se asemeja a la hipótesis actual. Las derivaciones matemáticas presentadas por Bruce pueden aplicarse a cualquier par de genes, cualquier rango de frecuencias génicas y cualquier tipo de dominancia; la heterosis puede ocurrir si los padres difieren en frecuencia génica y la dominancia está presente (Hallauer y Miranda, 1988).

Aunque la heterosis se ha explotado ampliamente en la agricultura y la ganadería, la descripción completa de sus bases moleculares está incompleta a pesar de la

investigación extensiva que se ha hecho en las últimas décadas; probablemente se origine de cruces entre individuos genéticamente diferentes, relacionadas específicamente con una serie de alelos múltiples loci. De este modo, los modelos multigénicos probablemente sean más informativos. La complementación en variación alélica así como la variación en contenido y expresión génica, son probablemente importantes contribuyentes de la heterosis. La variación epigenética tiene el potencial de interactuar en los híbridos como mecanismos nuevos. En las plantas cultivadas, la heterosis debe ser considerada dentro del contexto del impacto genómico antes de la selección para características agronómicas (Schnable y Springer, 2013).

Por mucho tiempo se ha reconocido que la heterosis tiene un papel fundamental en la aptitud de adaptación de las poblaciones al proveer una ventaja heterocigótica que amortigua en contra de los alelos recesivos deletéreos y provee plasticidad para adaptarse a condiciones ambientales diversas. La heterosis a nivel poblacional es inferida de la correlación de la adaptación de la población y el nivel promedio de heterocigosis, y se ha debatido si loci específicos muestran efectos de sobredominancia o si la heterocigosis confiere heterosis *per se* en una forma genómica amplia. Esta distinción es importante porque en el último caso, se sugiere que no hay genes o alelos específicos responsables del vigor híbrido, mientras que en el primer caso sugiere que genes específicos con efectos fenotípicos específicos están involucrados. En el caso de la heterosis en una forma genómica amplia sugiere que cualquier ventaja adaptativa sería de corta duración, ya que se perdería en sucesivas generaciones debido a la recombinación, causando una ruptura en su expresión. En contraste, un solo loci con

sobredominancia tiene la posibilidad de persistir en poblaciones al promover su sobrevivencia al incrementar su capacidad reproductiva (Lippman y Zamir, 2006).

La literatura sobre heterosis ha ido creciendo con las últimas décadas, la mayoría no es posible apreciarla por completo, pero la heterosis fenotípica es la mejor clave para entender su base molecular. Los microarreglos todavía no contribuyan al entendimiento molecular del vigor híbrido, porque solo se han interpretado aisladamente. Sin embargo, con la renovada apreciación de la complejidad de los fenotipos heteróticos en el contexto del análisis genético cuantitativo, debemos ser capaces de tomar ventaja de los recursos genómicos para descubrir los factores mendelianos que definen este fenómeno. Sólo entonces seremos capaces de explotar sus principios fundamentales en la explotación de la estructura genética de las plantas (Lippman y Zamir, 2006).

2.4 Predicción de híbridos de dos y tres líneas

Una de las contribuciones más importantes de la genética a la agricultura ha sido la predicción de resultados. Después del redescubrimiento de las leyes de Mendel, los métodos de predicción se han usado extensivamente en el estudio de caracteres cuantitativos. En caracteres cuantitativos frecuentemente se emplean medias y varianzas genéticas estimadas en poblaciones que tienen segregación diploide, sin fertilización preferente, con equilibrios Hardy-Weinberg y de ligamento factorial, sin la presencia de epistasis. Estos procedimientos son útiles cuando hay un gran número de cruza posibles y no se pueden producir y evaluar en ensayos establecidos en varios años y localidades (Hallauer y Miranda, 1988).

Los híbridos de cruce doble se han usado extensivamente en maíz desde que su uso fue sugerido por Jones (1918). En años subsecuentes, el objetivo primario de los mejoradores de maíz ha sido el desarrollo de nuevos híbridos superiores. Los híbridos de cruce doble resultan de la cruce entre dos cruces simples que a su vez son el resultado del apareamiento entre dos líneas endogámicas. Se espera tener los mejores resultados cuando cuatro líneas endogámicas, genética y geográficamente contrastantes, son utilizadas. Si la misma línea endogámica es utilizada en ambas cruces simples parentales, se espera cierta endogamia en la progenie, lo que minimizará la heterosis (Hallauer y Miranda, 1988).

Con n líneas endogámicas se puede formar C_4^n cruces dobles, pero dentro de cada una de éstas sólo habrá tres combinaciones diferentes. Si las líneas se identifican como A, B, C, D, éstas serán: (A x B) x (C x D), (A x C) x (B x D) y (A x D) x (B x C). Así, el número de cruces dobles diferentes es:

$$N_{dc} = 3C_4^n = (1/8)[n(n-1)(n-2)(n-3)]$$

Con $n=10$ habrá 630 cruces dobles distintas. Este o un número de entradas mayor no puede ser evaluado en un ensayo. En el contexto anterior la predicción basada en cruces simples ($N_{sc} = C_n^2$) requiere de solamente 45 cruces simples (Hallauer y Miranda, 1988).

Las cruza triples (N_{tc}) también se han utilizado exitosamente en la producción comercial de híbridos de maíz. Estas resultan de la crusa entre una crusa simple usada como hembra y una línea endogámica empleada como macho. Predecir las cruza triples también es importante cuando el número de líneas endogámicas es muy grande. Para esto se usa la siguiente fórmula:

$$N_{tc} = 3C_3^n = (1/2)[n(n-1)(n-2)]$$

Con $n = 10$ habrá 360 cruza triples.

Si hay dos sets de líneas endogámicas (n_1 y n_2) que provienen de dos poblaciones diferentes:

$$N_{tc} = n_1 C_{n_2}^2 = n_1 n_2 (n_2 - 1) / 2 \text{ cuando la crusa simple proviene del set 2}$$

$$N_{tc} = n_2 C_{n_1}^2 = n_1 n_2 (n_1 - 1) / 2 \text{ cuando la crusa simple proviene del set 1}$$

El número total de cruza trilineales será:

$$(1/2)n_1 n_2 (n_1 + n_2 - 2)$$

En este caso solo $n_1 n_2$ cruza simples se necesitan para la predicción, si $n_1 = n_2 = n$, entonces n^2 cruza simples son necesarias.

La predicción del rendimiento de cruzas dobles en maíz fue reportada primeramente por Jenkins (1934) usando datos de cruzas simples. Él sugirió cuatro metodologías:

- a. Rendimiento promedio de seis cruzas simples posibles en un set de cuatro líneas endogámicas.
- b. Rendimiento promedio de cuatro cruzas simples de líneas no parentales.
- c. Rendimiento promedio de cuatro líneas endogámicas en una serie de cruzas simples.
- d. Rendimiento promedio de un set de cuatro líneas endogámicas cuando se prueban con el procedimiento top cross.

Los cuatro métodos de predicción desarrollados por Jenkins difieren con respecto al tipo de acción génica involucrada. Los métodos A, C y D están relacionados solamente con la acción génica aditiva, mientras que el método B involucra aditividad, dominancia y varios tipos de epistasis. Jenkins usó todos los métodos y encontró correlación significativa entre las medias observadas y las predichas. Sin embargo, el mejor método fue el B, lo que concuerda con el conocimiento actual que se tiene sobre la teoría de genética cuantitativa (Hallauer y Miranda, 1988).

La predicción de híbridos de cruce doble utilizando el método B de Jenkins considera el conjunto de cuatro líneas endogámicas (P_1 , P_2 , P_3 y P_4). Las seis cruzas simples se identificarán como S_{12} , S_{13} , S_{14} , S_{23} , S_{24} y S_{34} ; y las tres cruzas dobles posibles se predecirán como:

$$S_{12} \times S_{23} : \bar{D}_{12.34} = (1/4) (\bar{S}_{13} + \bar{S}_{14} + \bar{S}_{23} + \bar{S}_{24})$$

$$S_{13} \times S_{24} : \bar{D}_{13.24} = (1/4) (\bar{S}_{12} + \bar{S}_{14} + \bar{S}_{23} + \bar{S}_{34})$$

$$S_{14} \times S_{23} : \bar{D}_{14.23} = (1/4) (\bar{S}_{12} + \bar{S}_{13} + \bar{S}_{24} + \bar{S}_{34})$$

Cockerham (1967) presentó una teoría unificadora en la que se usa tanto las condiciones genéticas como las experimentales para predecir las cruzas dobles, a partir de datos de las cruzas simples. Se consideró el enfoque de una muestra aleatoria y se sugirió un predictor óptimo. Cockerham encontró que las diferencias en eficiencia al comparar los métodos A y B de Jenkins con el predictor óptimo fueron pequeñas, aunque este último generalmente fue más eficiente.

Otsuka *et al.* (1972) usaron el concepto de predictor óptimo para desarrollar ecuaciones para predecir varios tipos de cruzas, basados en los efectos de aptitud combinatoria general y específica de un experimento de cruzas dialélicas completas para un modelo de efectos fijos. Las ecuaciones se describen a continuación:

$$\hat{S}_{ij} = m + \hat{g}_i + \hat{g}_j + \hat{s}_{ij}$$

$$\hat{D}_{ij.kl} = m + (1/2)(\hat{g}_i + \hat{g}_j + \hat{g}_k + \hat{g}_l) + \lambda (1/4)(\hat{s}_{ik} + \hat{s}_{il} + \hat{s}_{jk} + \hat{s}_{jl})$$

$$\hat{T}_{i.j.k} = m + (1/2)(\hat{g}_i + \hat{g}_j) + \hat{g}_k + \lambda (1/2)(\hat{s}_{ik} + \hat{s}_{jk})$$

Donde: λ , varía de 0 a 1 y es un coeficiente de efectos específicos. Cuando $\lambda = 1$, la fórmula para las cruzas dobles corresponde al método B de Jenkins. El uso del predictor óptimo fue adecuado pero la predicción con el método B de Jenkins fue casi igual de eficiente. Los autores también encontraron que el método A de Jenkins fue ligeramente superior en algunas instancias, sugiriendo que la información de cruzas simples parentales puede ser efectiva para predecir los híbridos de un conjunto de líneas altamente seleccionadas.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Ubicación del área de estudio

Este estudio se realizó en la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma del Estado de México, localizada en Cerrillo Piedras Blancas, estado de México; esta comunidad se localiza a 19°14' de Latitud Norte y 99°42' de Longitud Oeste del Meridiano de Greenwich. La Facultad se sitúa a 2611 msnm y a 18 km al norte de la ciudad de Toluca. El clima predominante es C(W2)(w)b(i), que corresponde al templado húmedo con lluvias en verano y con oscilación térmica. La temperatura promedio es de 12.8°C y la precipitación media anual es de 900 mm (García, 1986).

El suelo predominante es vertisol, que presenta textura franco-arcillosa, pH ácido (5.6), 1.37 % de materia orgánica, es pobre en nitrógeno (0.09 kg/ha) y fósforo (39 kg ha⁻¹), pero es rico en calcio (766 kg ha⁻¹) y magnesio (2578kg ha⁻¹) (Laboratorio de Suelos de la Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Autónoma del Estado de México).

3.2 Material genético

3.2.1. Progenitores

Los progenitores (S₉), identificados como 101, 103, 116 y 120, fueron derivados de un criollo de la raza Cónico, colectado en el municipio de Ixtlahuaca, Estado de México; su grano amarillo oro es cristalino, y las plantas tienen 30% de acame de tallo y raíz, alturas de planta y mazorca de 1.80 y 1.05 m, con 96 días a floración masculina, y medias de longitud de mazorca de 13 cm, diámetro de mazorca de 4.02 cm, 14 hileras de grano y

un rendimiento de grano en temporal de 2.5 t ha⁻¹ (González *et al.*, 2007a). Para mayor información sobre las líneas, consultar Díaz y Olivares, (1991).

3.2.2 Derivación de las cruzas

Los 16 genotipos considerados en este estudio fueron obtenidos en 1987 con el Método 1 de Griffing (1954), el cual incluye progenitores ($i=j$), cruzas directas ($i < j$) y cruzas recíprocas ($i > j$). (Díaz y Olivares, 1991).

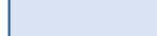
Progenitores				
	1	2	3	4
1	1 X 1	1 X 2	1 X 3	1 X 4
2	2 X 1	2 X 2	2 X 3	2 X 4
3	3 X 1	3 X 2	3 X 3	3 X 4
4	4 X 1	4 X 2	4 X 3	4 X 4

Progenitor 1 = 101

Progenitor 2 = 103

Progenitor 3 = 116

Progenitor 4 = 120

	Autofecundaciones
	Cruzas directas
	Cruzas recíprocas

3.3 Diseño y tamaño de la parcela

Las cruzas posibles se evaluaron en campo en un diseño experimental de bloques completos al azar con seis repeticiones. Cada unidad experimental constó de tres surcos de 6.0 m de longitud separados a 0.80 m. La distancia entre matas fue de 0.60 m y cada mata tuvo 3 plantas (62,500 plantas por ha). El surco central de cada parcela fue la unidad experimental útil (área de 4.8 m²).

3.4 Establecimiento del experimento

La siembra manual se hizo el 13 de abril y se fertilizó con 140N-80P-30K. Se efectuaron dos labores culturales y la maleza se controló manual y químicamente. En la primera aplicación se mezclaron 0.50 kg de Gesaprim 50 y 2.0 L de Hierbamina; en la segunda se asperjó Gramoxone y Karmex en dosis de 1.0 L y 1.0 kg ha⁻¹, respectivamente. Cada aplicación se mezcló con 200 L de agua. La cosecha se realizó el 30 de noviembre.

3.5 Análisis estadístico

El peso volumétrico del grano (g L⁻¹), registrado por Díaz y Olivares (1991), fue sometido a los análisis que se indican en las metodologías A y B, como a continuación se indica:

Metodología A

Los efectos de cruzas posibles, también denominados comúnmente en la mejora vegetal y en la experimentación agrícola como tratamientos o genotipos, fueron subdivididos en: progenitores (P), cruzas directas (CD), cruzas recíprocas (CR), P *versus* cruzas y CD *versus* CR. Para obtener el análisis de varianza se procede así (González *et al.*, 2007a):

El modelo estadístico que se utilizara en esta metodología es el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + \tau_i + B_j + \varepsilon_{ijk}$$

Donde: μ es la media general, τ_i es el efecto conjunto del i-ésimo tratamiento, cuyos componentes son: progenitores (P), cruzas directas (CD), cruzas recíprocas (CR), P *versus* cruzas y CD vs CR, B_j es el efecto de la j-ésima repetición, y ε_{ijk} es el residual del modelo o error experimental.

Calcular grados de libertad (GL)

Total = $p^2r - 1$; Rep = $r - 1$; Cruzas posibles = $p^2 - 1$;

Error = $(r-1)(p^2 - 1)$.

También: Error = Total – Rep – cruzas posibles.

Los GL de cruzas posibles se dividen en:

P = $p - 1$; CD = $\{p(p-1)/2\} - 1$; CR = $\{p(p-1)/2\} - 1$;

P vs (CD+CR) = CD vs CR = 1

Calcular sumas de cuadrados

$$\text{Factor de corrección (FC)} = \frac{(\sum_i^p \sum_j^p \sum_k^r Y_{ijk})^2}{rp^2}$$

$$\text{Total} = \sum_i^p \sum_j^p \sum_k^r Y_{ijk}^2 - \text{FC}$$

$$\text{Rep} = \frac{\sum_{k=1}^r Y_{.k}^2}{p^2} - \text{FC}$$

$$\text{Cruzas posibles} = \frac{\sum_i^p \sum_j^p Y_{ij.}^2}{r} - \text{FC}$$

Error = Total – cruzas posibles – Rep.

Subdivisión de la SC de cruzas posibles:

$$P = \frac{\sum_i^p \sum_j^p Y_{ij.}^2}{r} - \frac{(\sum_i^p \sum_j^p Y_{ij.})^2}{rp}$$

$(i=j)$

$$\text{CD} = \frac{\sum_i^p \sum_j^p Y_{ij.}^2}{r} - \frac{(\sum_i^p \sum_j^p Y_{ij.})^2}{r\{\frac{p(p-1)}{2}\}}$$

$(i < j)$

$$CR = \frac{\sum_{i>j}^p \sum_j^p Y_{ij.}^2}{r} - \frac{(\sum_{i>j}^p \sum_j^p Y_{ij.})^2}{r \left\{ \frac{p(p-1)}{2} \right\}}$$

($i>j$)

Progenitores *versus* cruzas [P vs cruzas]

Con p^2 cruzas posibles hay p^2-1 contrastes mutuamente ortogonales, (L_i), la suma de los L_i debe ser igual a la suma de cuadrados de cruzas posibles. Así:

$$Li[P \text{ vs cruzas}] = \frac{[\sum_{i=1}^r C_i \tau_i]^2}{r \sum_{i=1}^C C_i^2}$$

Donde: C_i son los coeficientes de los contrastes ortogonales ($\sum_{i=1}^C C_i = 0$),

τ_i es el total de la i -ésima craza posible calculado con r repeticiones.

Como p , el número de progenitores es igual a 4 y hay $\frac{p(p-1)}{2} = 6$ cruzas directas y

$\frac{p(p-1)}{2} = 6$ cruzas recíprocas, esto último es igual a $p(p-1) = 12$ cruzas, entonces los

coeficientes de los contrastes ortogonales para L_i son 12 12 12 12 -4 -4 -4 -4 -4 -4 -4 -4

-4 -4 -4 -4. Los primeros cuatro corresponden a los progenitores y los últimos 12 a las

cruzas, en el orden en el que se muestran en el cuadro 1, donde también se muestran

en la penúltima y última columna, los totales y medias aritméticas de los p^2

apareamientos posibles.

De lo anterior se puede inferir lo siguiente:

$$P \text{ vs } (CD+CR) = \frac{\{(p-1) \sum_{i=j}^p \sum_{i=j}^p \sum_k^r Y_{ijk} - (\sum_{i<j}^p \sum_{i<j}^p \sum_k^r Y_{ijk} + \sum_{i>j}^p \sum_{i>j}^p \sum_k^r Y_{ijk})\}^2}{rp^2(p-1)}$$

$$CD \text{ vs } CR = \frac{\{\sum_{i < j}^p \sum_{i < j}^p \sum_k^r Y_{ijk} - \sum_{i > j}^p \sum_{i > j}^p \sum_k^r Y_{ijk}\}^2}{rp(p-1)}$$

También: SC (CD vs CR) = SC cruzas posibles – SC (P) – SC (CD) – SC (CR) – SC (P vs cruzas).

Calcular cuadrados medios

$$Rep = \frac{SC \text{ Rep}}{r-1}$$

$$Cruzas \text{ posibles} = \frac{SC \text{ cruzas posibles}}{p^2-1}$$

$$Error = \frac{SC \text{ Error}}{(r-1)(p^2-1)}$$

$$P = \frac{SC \text{ de } P}{(p-1)}$$

$$CD = \frac{SC \text{ CD}}{\{p(p-1)/2\}-1}$$

$$CR = \frac{SC \text{ CR}}{\{p(p-1)/2\}-1}$$

$$P \text{ vs cruzas} = \frac{SC (P \text{ vs cruzas})}{1}$$

$$CD \text{ vs } CR = \frac{SC (CD \text{ vs } CR)}{1}$$

Calcular valores de F

$$Rep = \frac{CM \text{ rep}}{CM \text{ error}}$$

$$Cruzas \text{ posibles} = \frac{CM \text{ cruzas posibles}}{CM \text{ error}}$$

$$P = \frac{CM \text{ P}}{CM \text{ error}}$$

$$CD = \frac{CM \ CD}{CM \ error}$$

$$CR = \frac{CM \ CR}{CM \ error}$$

$$P \ vs \ cruza = \frac{CM \ (P \ vs \ cruza)}{CM \ error}$$

$$CD \ vs \ CR = \frac{CM \ (CD \ vs \ CR)}{CM \ error}$$

Obtener los F de tablas.

Determinar la significancia estadística de los efectos de interés.

Concentrar los cálculos en el formato del ANAVA.

Calcular la media aritmética general ($\bar{\bar{x}}$) y el coeficiente de variación (CV), estimar componentes de varianza y heredabilidad en sentido amplio (H^2).

$$\bar{\bar{x}} = \frac{\sum_i^p \sum_j^p \sum_k^r Y_{ijk}}{p^2 r}$$

$$CV (\%) = \left[\frac{\sqrt{CM \ error}}{\bar{\bar{x}}} \right] \times 100$$

$$\hat{\sigma}_e^2 = CM \ error$$

$$\hat{\sigma}_t^2 = \frac{CM \ cruza \ posibles - CM \ error}{r}$$

$$H^2 = \frac{\hat{\sigma}_t^2}{\left(\hat{\sigma}_t^2 + \frac{\hat{\sigma}_e^2}{r}\right)} \times 100$$

Donde:

$$\hat{\sigma}_p^2 = \hat{\sigma}_t^2 + \frac{\hat{\sigma}_e^2}{r}$$

Metodología B

En el análisis de varianza del Método 1 de Griffing (1956a), los efectos de cruza posibles se dividen en ACG, ACE, EM y ER. El procedimiento se describe a continuación (Singh y Chaudhary, 1979; Martínez, 1983; Gómez y Gómez, 1984; Hallauer y Miranda, 1988; Narain, 1990; Martínez, 1991; Mastache y Martínez, 1999; Mastache y Martínez, 2003):

Obtener el ANAVA general y ordenar los datos como $(Y_{ij.} + Y_{ji.})$.

Tabla dialéctica de valores $(Y_{ij.} + Y_{ji.})$. Metodo 1 de Griffing (1956a).

$\sigma(j)$					
$\sigma(i)$	1	2	3	4	TOTAL
1	$2 Y_{11.}$	$Y_{12.} + Y_{21.}$	$Y_{13.} + Y_{31.}$	$Y_{14.} + Y_{41.}$	$Y_{1.} + Y_{.1}$
2	$Y_{21.} + Y_{12.}$	$2 Y_{22.}$	$Y_{23.} + Y_{32.}$	$Y_{24.} + Y_{42.}$	$Y_{2.} + Y_{.2}$
3	$Y_{31.} + Y_{13.}$	$Y_{32.} + Y_{23.}$	$2 Y_{33.}$	$Y_{34.} + Y_{43.}$	$Y_{3.} + Y_{.3}$
4	$Y_{41.} + Y_{14.}$	$Y_{42.} + Y_{24.}$	$Y_{43.} + Y_{34.}$	$2 Y_{44.}$	$Y_{4.} + Y_{.4}$
TOTAL	$Y_{.1} + Y_{1.}$	$Y_{.2} + Y_{2.}$	$Y_{.3} + Y_{3.}$	$Y_{.4} + Y_{4.}$	$Y_{...} + Y_{...}$ $= 2 Y_{...}$

Nota: $Y_{ij.}$ O $Y_{ji.}$. Indica que se ha sumado sobre las $r = 6$ repeticiones ($k = 1, 2, 3, 4, 5, 6$)

Nota: Checar que $2Y_{...} = \sum_{i=1}^p [\sum_{j=1}^p (Y_{ij.} + Y_{ji.})]$

Además: $Y_{ij.}$. Es la crza directa y $Y_{ji.}$. Su recíproco

$$2 Y_{11.} = (Y_{11.} + Y_{11.})$$

$$2 Y_{22.} = (Y_{22.} + Y_{22.})$$

$$2 Y_{33.} = (Y_{33.} + Y_{33.})$$

$$2 Y_{44.} = (Y_{44.} + Y_{44.})$$

Calcular SC para:

$$\text{Dialelos} = \frac{\sum_{i=j}^p Y_{ij.}^2}{r} + \frac{\sum_{i \neq j}^p (Y_{ij.} + Y_{ji.})^2}{2r} - \frac{Y_{...}^2}{rp^2} = \text{ACG} + \text{ACE}$$

Total de cada hilera

$$\text{ACG} = \frac{\overbrace{\sum_{i=1}^p [\sum_{j=1}^p (Y_{ij.} + Y_{ji.})^2]}^{\text{Total de cada hilera}}}{2rp} - \frac{2 Y_{...}^2}{rp^2}$$

$$\text{ACE} = \text{Dialelos} - \text{ACG}$$

Para calcular EM se usan las diferencias $(Y_{ij.} - Y_{ji.})$

$$\text{EM} = \frac{\sum_{i < j}^p [\sum_{j=1}^p (Y_{ij.} - Y_{ji.})^2]}{2rp}$$

$$\text{ER} = \text{Cruzas posibles} - \text{dialelos} - \text{EM}.$$

Concentrar los cálculos en la tabla del ANAVA.

Los efectos de g_i se estiman cómo:

$$\widehat{g}_i = \frac{\sum_{j=1}^p [Y_{ij.} + Y_{ji.}]}{2rp} - \frac{2Y_{...}}{2rp^2}$$

$$\text{Nota: } \sum_{i=1}^p \widehat{g}_i = 0$$

Los \widehat{g}_i también pueden estimarse cómo:

$$\widehat{g}_i = \left[\frac{(Y_{i..} + Y_{.i.})}{2p} - \frac{Y_{...}}{p^2} \right] \left[\frac{1}{r} \right]$$

Los efectos de ACE (\widehat{S}_{ij}) se calculan así:

$$\widehat{S}_{ij} = \left[\frac{1}{r} \right] \left[\frac{Y_{ij.} + Y_{ji.}}{2} - \frac{Y_{i.} + Y_{.i} + Y_{j.} + Y_{.j}}{2p} + \frac{Y_{...}}{p^2} \right]$$

Nota: $\widehat{S}_{ij} = \widehat{S}_{ji}$

Los efectos recíprocos (\widehat{r}_{ij}) se estiman como:

$$\widehat{r}_{ij} = \frac{(Y_{ij.} - Y_{ji.})}{2r}$$

Si $Y_{ij.} = Y_{ji.}$, no hay efectos recíprocos entre CD y CR, y $\widehat{r}_{ij} = -\widehat{r}_{ji}$

El valor fenotípico promedio de la cruce \widehat{Y}_{ij} , estimado con el método 1 de Griffing, es:

$$\widehat{Y}_{ij} = \mu + \widehat{g}_i + \widehat{g}_j + \widehat{S}_{ij} + \widehat{r}_{ij}$$

Donde:

\widehat{Y}_{ij} es la media de la cruce entre la i -ésima hembra y el j -ésimo macho a través de las repeticiones, \widehat{g}_i y \widehat{g}_j son los efectos de ACG de la i -ésima o j -ésima línea, \widehat{S}_{ij} es el efecto de la ACE de los progenitores i, j , \widehat{r}_{ij} es un efecto recíproco o diferencia promedio entre CD y su CR.

En el método 1 de Griffing las varianzas se estiman cómo:

$$\widehat{\sigma}_e^2 = CM \text{ error}$$

$$\widehat{\sigma}_r^2 = \frac{(CM \text{ ER} - CM \text{ error})}{2r}$$

$$\widehat{\sigma}_M^2 = \frac{(CM \text{ EM} - CM \text{ ER})}{2rp}$$

$$\hat{\sigma}_S^2 = \frac{p^2(CM\ ACE - CM\ error)}{2r[p(p-1) + 1]}$$

$$\hat{\sigma}_g^2 = \left[\frac{CM\ ACG - CM\ error - \frac{2r(p-1)\hat{\sigma}_S^2}{p}}{2rp} \right]$$

También se define que:

$$\hat{\sigma}_g^2 = \text{covarianza de medios hermanos (Cov MH)}$$

$$\hat{\sigma}_S^2 + 2\text{Cov MH} = \text{Covarianza de Hermanos Completos (Cov HC)}$$

En los cálculos anteriores se asumió que F, el coeficiente de endogamia, es igual a 1.

En ausencia de epistasis:

$$\hat{\sigma}_G^2 = 2\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_S^2$$

$$\hat{\sigma}_G^2 = \text{Cov HC} = \text{varianza genética total.}$$

$$\hat{\sigma}_A^2 = 2\hat{\sigma}_g^2, \text{ es la varianza aditiva.}$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = \hat{\sigma}_S^2, \text{ es la varianza de dominancia.}$$

La proporción de la varianza aditiva sobre la genética total es:

$$\frac{2\hat{\sigma}_g^2}{2\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_S^2}$$

Las heredabilidades en sentido amplio (H^2) y estrecho (h^2) se calculan como:

$$H^2 = \left[\frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_p^2} \right] \times 100$$

$$h^2 = \left[\frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_p^2} \right] \times 100$$

La respuesta a la selección (R) en la población que se formaría con el apareamiento aleatorio de las P líneas o de sus cruzas F₁, suponiendo equilibrio genético y selección de plantas antes de la polinización libre sería (Wricke y Wueber, 1986):

$$R = i \left(\hat{\sigma}_A^2 / \hat{\sigma}_p \right)$$

Estimación de heterosis:

- a) Con ambos progenitores (Ha)
- b) Con el mejor progenitor (Hb)

$$Ha = \left[\frac{\bar{F}_{i \times j} - \frac{\bar{P}_i + \bar{P}_j}{2}}{\left(\frac{\bar{P}_i + \bar{P}_j}{2} \right)} \right] \times 100$$

$$Hb = \left[\frac{\bar{F}_{i \times j} - \bar{P}_s}{\bar{P}_s} \right] \times 100$$

Donde: $\bar{F}_{i \times j}$ es la media aritmética de la craza simple formada por las líneas i y j , \bar{p}_i y \bar{p}_j son las medias aritméticas de los padres i , j ; \bar{p}_s es el promedio aritmético del mejor progenitor.

Para saber cuántas cruzas simples (CS) deben formarse se aplica la fórmula:

$$C_r^n = \frac{n!}{(n-r)! r!}$$

Como cada cruce simple se forma con dos líneas diferentes $r = 2$ y esta fórmula se simplifica a:

$$CS = C_2^n = \frac{n!}{(n-2)!2!} = \frac{n(n-1)(n-2)!}{(n-2)!2 \times 1 \times 0!} = \frac{n(n-1)}{2}$$

Cuando se tiene información de un ensayo de cruces dialélicas completo la predicción de las CS se hace con la fórmula:

$$\hat{P}_{ij} = \mu + \hat{g}_i + \hat{g}_j + \hat{S}_{ij}$$

Donde: \hat{P}_{ij} es el valor predicho de la cruce entre las líneas i, j ; μ es la media aritmética de los p^2 apareamientos, \hat{g}_i y \hat{g}_j y \hat{S}_{ij} son los efectos de ACG y ACE.

Para calcular cuantas CT deben formarse con n líneas se procede de la siguiente manera: para cualquier CT se forman tres arreglos diferentes con los tres progenitores: si estos son A, B, C, los tres arreglos son: (A x B) x C, (A x C) x B, y (B x C) x A, por lo tanto:

$$CT = 3C_3^n = \frac{3n!}{(n-3)!3!} = \frac{3(n-1)(n-2)(n-3)!}{(n-3)!(3 \times 2 \times 1 \times 0!)} = \frac{n(n-1)(n-2)}{2}$$

La predicción de las CT se hace con la fórmula:

$$\hat{T}_{ij.k} = \mu + \frac{1}{2} (\hat{g}_i + \hat{g}_j) + \hat{g}_k + \lambda \left(\frac{1}{2} \right) (\hat{S}_{ik} + \hat{S}_{jk})$$

Donde μ , \hat{g}_i , \hat{g}_j , \hat{g}_k , \hat{S}_{ik} , \hat{S}_{jk} son los términos ya definidos y λ es un coeficiente de ponderación usado para la predicción de las CT y CD, el cual puede tomar valores entre 0 y 1; si $\lambda=1$ se genera el método B de Jenkins (1934), pero si $\lambda = 0$ se obtiene el método C de Jenkins (1934). Ambos métodos fueron descritos por Oztuka *et al.* (1972). Además:

$$\lambda = B^*/A^*$$

Donde:

$$B^* = \frac{(\beta - \beta\alpha)}{(1 - \beta\alpha)}$$

$$A^* = \frac{\left[\beta + \left(\frac{1}{2}\right)(p-4)\beta\alpha \right]}{1 + \left(\frac{1}{2}\right)(p-4)\beta\alpha}$$

$$\beta = \frac{\sigma_D^2 + \sigma_A^2}{\frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_D^2 + \sigma_A^2}$$

$$\alpha = \frac{\sigma_A^2}{(\sigma_D^2 + \sigma_A^2)}$$

3.6. Programas para SAS

Griffing (1956a) describió los modelos estadísticos para analizar los cuatro diferentes diseños dialécticos. Estos cuatro métodos se establecieron en base a los datos de un año o de una localidad.

Los efectos del ambiente y del bloque se consideran generalmente aleatorios, mientras que los híbridos F_1 se consideran fijos o aleatorios, dependiendo en como los padres son

seleccionados. Cuando los híbridos F_1 son considerados fijos, el material experimental hace referencia al total de la población acerca la cual se hacen inferencias, mientras que, en el modelo de efectos aleatorios, el material experimental es una muestra aleatoria de la población de la que se hace referencia.

El primer y más importante paso es construir una matriz lineal de contraste para cada componente genético en el análisis dialélico en base a las fórmulas descritas por Griffing (1956a).

PROGRAMA 1. METODOLOGÍA A

```
Data maiz; Input rep trat PVG;Cards;
1 01 758
1 02 761
1 03 802
.
.
.
6 14 797
6 15 768
6 16 758
;
DATA MAIZ
DATA PADRES; SET MAIZ; IF TRAT > 4 THEN DELETE;
DATA CD; SET MAIZ; IF TRAT<5 OR TRAT>10 THEN DELETE;
DATA CR; SET MAIZ; IF TRAT<11 THEN DELETE;
PROC ANOVA DATA=MAIZ; CLASS REP TRAT; MODEL PVG=REP TRAT; MEANS
TRAT/TUKEY LINES ALPHA=0.01;
PROC GLM DATA=MAIZ; CLASS REP TRAT; MODEL PVG=REP TRAT;
CONTRAST "P VS CRUZAS" TRAT 12 12 12 12 -4 -4 -4 -4 -4 -4 -4 -4 -4 -4 -4 -4;
CONTRAST "CD VS CR" TRAT 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 -1 -1 -1 -1 -1 -1;
PROC ANOVA DATA=PADRES; CLASS REP TRAT; MODEL PVG=REP TRAT;
PROC ANOVA DATA=CD; CLASS REP TRAT; MODEL PVG=REP TRAT;
PROC ANOVA DATA=CR; CLASS REP TRAT; MODEL PVG=REP TRAT; RUN;
```

PROGRAMA 2. Metodología B (Modificado de Khang y Zang, 1997)

```
OPTIONS PS=56 LS=78;
TITLE 'METHOD 1';
DATA METHOD1;
INPUT I J REP HYBRID YIELD ENV;IF ENV>1 THEN DELETE;
DROP N NI NJ P;
P=4;*NUMBER OF PARENTAL LINES;
ARRAY GCA(N) G1 G2 G3;
DO N=1 TO (P-1);
GCA=((I=N)-(I=P))+((J=N)-(J=P));
END;
ARRAY SCA(N) S11 S12 S13 S22 S23 S33;
N=0;
DO NI=1 TO (P-1);
DO NJ=NI TO (P-1);
N+1;
IF NI=NJ THEN DO;
SCA=(I=NI)*((J=NJ)-(J=P))+I=P)*((J=P)-(J=NI));END;
ELSE DO;
SCA=(I=NI)*(J=NJ)-(J=P)*((I=NI)+(I=NJ)-(I=P)*2)+(I=NJ)*(J=NI)
-(I=P)*((J=NI)+(J=NJ));
END;END;END;
ARRAY REC(N) R12 R13 R14 R23 R24 R34;
N=0;
DO NI=1 TO (P-1);
DO NJ=(NI+1) TO P;
N+1;
REC=(I=NI)*(J=NJ)-(j=NI)*(I=NJ);
END;END;
ARRAY MAT (N) M1 M2 M3;
DO N=1 TO (P-1);
MAT=(I=N)+(J=P)-(J=N)-(I=P);
END;
ARRAY NONM (N) N12 N13 N23;
N=0;
DO NI=1 TO (P-2);
DO NJ=(NI+1) TO (P-1);
N+1;
NONM=((I=NI)*(J=NJ))-(I=NJ)*(J=NI)-((I=NI)*(J=P))+I=NJ)*(J=P)
+((I=P)*((J=NI)-(J=NJ)));
END;END;
CARDS;
1 1 1 01 758 1
1 2 1 02 814 1
1 3 1 03 805 1
```

4 2 6 14 768 1
4 3 6 15 758 1
4 4 6 16 775 1

```
;  
PROC SORT;BY REP ENV I J;  
PROC GLM;CLASS REP ENV HYBRID;MODEL YIELD=ENV REP(ENV) HYBRID  
HYBRID*ENV;TEST H=HYBRID E=HYBRID*ENV;  
LSMEANS HYBRID;  
RUN;  
TITLE 'DIALLEL-SAS 1'; PROC GLM; CLASS REP ENV HYBRID;  
MODEL YIELD=ENV REP(ENV) G1 G2 G3 S11 S12 S13 S22 S23 S33 R12 R13 R14  
R23 R24 R34 G1*ENV G2*ENV G3*ENV  
S11*ENV S12*ENV S13*ENV S22*ENV S23*ENV S33*ENV  
R12*ENV R13*ENV R14*ENV R23*ENV R24*ENV R34*ENV;  
%MACRO GCASCA;  
CONTRAST 'GCA' G1 1,G2 1,G3 1;  
CONTRAST 'SCA' S11 1,S12 1,S13 1,S22 1,S23 1,S33 1;  
ESTIMATE 'G1' G1 1; ESTIMATE 'G2' G2 1; ESTIMATE 'G3' G3 1;  
Estimate 'G4' G1 -1 G2 -1 G3 -1;  
ESTIMATE 'S11' S11 1; ESTIMATE 'S12' S12 1; ESTIMATE 'S13' S13 1;  
ESTIMATE 'S22' S22 1; ESTIMATE 'S23' S23 1; ESTIMATE 'S33' S33 1;  
Estimate 'S14' S11 -1 S12 -1 S13 -1;  
Estimate 'S24' S12 -1 S22 -1 S23 -1;  
Estimate 'S34' S13 -1 S23 -1 S33 -1;  
Estimate 'S44' S11 1 S12 2 S13 2 S22 1 S23 2 S33 1;  
%MEND GCASCA;  
%GCASCA  
%MACRO INTERACT;  
CONTRAST 'GCA*ENV' G1*ENV 1 -1,G2*ENV 1 -1,G3*ENV 1 -1;  
CONTRAST 'SCA*ENV' S11*ENV 1 -1,S12*ENV 1 -1,S13*ENV 1 -1,S22*ENV 1 -  
1,S23*ENV 1 -1,S33*ENV 1 -1;  
%MEND INTERACT;  
%INTERACT  
CONTRAST 'REC' R12 1, R13 1, R14 1, R23 1, R24 1, R34 1;  
ESTIMATE 'R12' R12 1; ESTIMATE 'R13' R13 1; ESTIMATE 'R14' R14 1;  
ESTIMATE 'R23' R23 1; Estimate 'R24' R24 1;ESTIMATE 'R34' R34 1;  
CONTRAST 'REC*ENV' R12*ENV 1 -1,R13*ENV 1 -1,R14*ENV 1 -1,R23*ENV 1 -  
1,R24*ENV 1 -1,R34*ENV 1 -1;  
CONTRAST 'MAT SS' R12 1 R13 1 R14 1, R12 -1 R23 1 R24 1,R13 -1 R23 -1 R34  
1,R14 -1 R24 -1 R34 -1;  
ESTIMATE 'MAT1' R12 1 R13 1 R14 1/DIVISOR=3;  
ESTIMATE 'MAT2' R12 -1 R23 1 R24 1/DIVISOR=3;
```

ESTIMATE 'MAT3' R13 -1 R23 -1 R34 1/DIVISOR=3;
ESTIMATE 'MAT4' R14 -1 R24 -1 R34 -1/DIVISOR=3;
RUN;

TITLE 'DIALLEL-SAS 2'; PROC GLM; CLASS REP ENV HYBRID;
MODEL YIELD=ENV REP(ENV) G1 G2 G3 S11 S12 S13 S22 S23 S33
M1 M2 M3 N12 N13 N23 G1*ENV G2*ENV G3*ENV
S11*ENV S12*ENV S13*ENV S22*ENV S23*ENV S33*ENV
M1*ENV M2*ENV M3*ENV N12*ENV N13*ENV N23*ENV;
%GCASCA
%INTERACT
CONTRAST 'MAT SS' M1 1,M2 1,M3 1;
CONTRAST 'NONM SS' N12 1,N13 1,N23 1;
CONTRAST 'MAT*ENV' M1*ENV 1 -1,M2*ENV 1 -1,M3*ENV 1 -1;
CONTRAST 'NONM*ENV' N12*ENV 1 -1,N13*ENV 1 -1, N23*ENV 1- 1;
ESTIMATE 'M1' M1 1; ESTIMATE 'M2' M2 1; ESTIMATE 'M3' M3 1;Estimate 'M4' M1
-1 M2 -1 M3 -1;
ESTIMATE 'N12' N12 1; ESTIMATE 'N13' N13 1; ESTIMATE 'N23' N23 1;
Estimate 'N14' N12 -1 N13 -1;
Estimate 'N24' N12 1 N23 -1;
Estimate 'N34' N13 1 N23 1;
RUN;

NOTA: Cuando cambia **P**, el número de progenitores usado en la cruce dialélica completa, deben modificarse las instrucciones que se muestran con letra negrita.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Metodología A

En ésta los efectos de cruzas posibles (tratamientos o genotipos) se subdividieron en: progenitores (P), cruzas directas (CD), cruzas recíprocas (CR), P *versus* cruzas y CD *versus* CR. Los progenitores se identificaron con los subíndices i o j ; i representó a las hembras y j al macho. Cualquier tipo de apareamiento se identifica como $i \times j$. Si $i=j$ se trata de un progenitor, si $i < j$ se refiere a una CD y si $i > j$ a su CR. Las repeticiones se identifican con el subíndice k (cuadros 1 y 2)

Cuadro 1. Peso volumétrico del grano (gL^{-1}) de 16 cruzas formadas con 4 líneas de maíz.

Cruzas (ij)		Repeticiones (k)							Medias
		1	2	3	4	5	6	Total	Tukey p=0.01
1	1 x 1	758	734	750	790	758	765	4555	751.1e
2	2 x 2	761	762	737	779	763	773	4575	762.5e
3	3 x 3	802	812	802	838	793	782	4829	804.8a-d
4	4 x 4	790	768	780	772	783	775	4668	778.0c-e
5	1 x 2	814	792	770	781	775	755	4687	781.1c-d
6	1 x 3	805	803	806	832	813	824	4883	813.8a-c
7	1 x 4	791	775	777	791	795	780	4709	784.8b-e
8	2 x 3	819	816	793	814	818	786	4846	807.6a-d
9	2 x 4	779	778	758	798	783	755	4651	775.1de
10	3 x 4	830	830	850	853	828	806	4997	832.8a
11	2 x 1	774	772	786	750	794	769	4645	774.1de
12	3 x 1	789	808	816	808	824	806	4851	808.5a-d
13	4 x 1	787	815	815	825	802	796	4840	806.6a-d
14	3 x 2	817	832	808	775	790	797	4819	803.1a-d
15	4 x 2	756	768	756	754	753	768	4555	759.1e
16	4 x 3	850	820	840	850	805	758	4923	820.5a
	Total	12722	12685	12644	12810	12677	12495	76033	

Cuadro 2. Análisis de varianza para peso volumétrico del grano (PVG).
Metodología A.

FV	GL	SC	CM	Valores Calculados	F Tablas 5%	F Tablas 1%
Rep	5	3365.67	673.10	2.55 *	2.34	3.27
Trat	15	47825.48	3188.36	12.07 **	1.84	2.32
P	3	7805.45	2601.81	9.85 **	2.73	4.16
CD	5	15157.25	3031.55	11.48 **	2.34	3.27
CR	5	16515.47	3303.00	12.51 **	2.34	3.27
P vs cruzas	1	8075.08	8075.08	30.58 **	3.98	7.01
CD vs CR	1	272.22	272.22	1.03 n.s.	3.98	7.01
Error	75	19801.82	264.02			
Total	95	70992.98				

En el cuadro anterior se puede observar que el área experimental donde se evaluaron los maíces fue heterogénea, lo que justifico su subdivisión en repeticiones o bloques. Este resultado difiere de lo observado por otros investigadores quienes no encontraron diferencias significativas en esta fuente de variación dentro de las diferentes localidades donde ellos evaluaron material genético (Castañón *et al.*, 2000; De la Rosa *et al.*, 2000; De la Rosa *et al.*, 2006), pero concuerdan con lo reportado por Reyes *et al.* (2004). Este hecho contribuye a que el residual del modelo estadístico sea más pequeño, lo cual se ve reflejado en coeficientes de variación de menor magnitud y, por lo tanto, contribuye a la derivación de conclusiones más confiables.

Las cruzas posibles o tratamientos difirieron significativamente en el peso volumétrico del grano ($p=0.01$). Estos resultados se explican por las diferencias fenotípicas que se detectaron entre progenitores (P), entre cruzas directas (CD), entre cruzas recíprocas (CR) y en el contraste P vs (CD+CR) (Cuadro 2). Estos hechos han sido reportados previamente por Castañón *et al.* (2000), González *et al.* (2007a, 2007b), entre otros, y sugieren que el origen genético y geográfico del material también son importantes.

Adicionalmente, debe aplicarse algún procedimiento de comparación de medias de tratamientos, como la prueba de Tukey, que permita identificar a los mejores de ellos (Gomez y Gomez, 1984).

Con relación a lo anterior, las diferencias fenotípicas que hay entre progenitores (P) se explican por la depresión endogámica que originó la autofecundación y por la selección que realizó el fitomejorador para lograr mayor adaptación y características de planta y mazorca sobresalientes (González *et al.*, 2007 a, b; Hallauer y Miranda, 1988; Falconer y Mackay, 2006). Este hecho sugiere que debe realizarse el análisis genético complementario con base en efectos o varianzas de aptitud combinatoria general, según sea elegido el modelo 1 ó 2, respectivamente (Wright, 1995; Christie y Shattuck, 1992; González *et al.*, 2007b).

La diferenciación estadística que se detectó entre CD o entre CR fue reportada por González *et al.* (2007b) y está relacionada directamente con la diversidad genética de sus padres; González *et al.* (2007a) sugirieron que la diferenciación fenotípica que existe entre híbridos que se siembran en la mesa central de México se debe principalmente al ambiente y a la interacción genotipo x ambiente, ya que el origen genético y geográfico del material contribuyó en menor proporción.

El efecto altamente significativo que se observó en el contraste P vs (CD+CR) indica que hay heterosis promedio que puede ser del interés del fitomejorador; los estimadores con relación a la media de los progenitores o con relación al mejor de ellos será de gran

ayuda en la identificación de las cruzas directas o recíprocas más sobresalientes. En el contexto anterior, debido a que el contraste CR vs CR no fue significativo, cada línea puede emplearse como hembra o como macho, indistintamente y no sería necesario estimar efectos maternos y no maternos. Sin embargo, por el tamaño del dialélico completo (P=4) y debido a que esta metodología usa valores fenotípicos, es recomendable aplicar el método 1 de Griffing (1956) para verificar si existen o no efectos maternos o no maternos, como lo sugirió Martínez (1983).

Con relación a lo anterior, como las diferencias entre CD o entre CR fueron significativas, entonces sería necesario determinar los efectos o varianzas de aptitud combinatoria específica, para determinar la estructura fenotípica de cada combinación genética y, a partir de esta, realizar la predicción de híbridos de dos, tres, cuatro o más progenitores, como en el caso de variedades sintéticas o policruzas (Kempthorne y Curnow, 1961; Narain, 1990; Martínez, 1983).

$$\hat{\sigma}_e^2 = CM \text{ error} = 264.02$$

$$\hat{\sigma}_t^2 = \frac{CM \text{ cruzas posibles} - CM \text{ error}}{r} = \frac{3188.36 - 264.02}{6} = 487.39$$

La heredabilidad en sentido amplio (H^2) se calcula a partir de las esperanzas de los cuadrados medios. Los estimadores para los componentes de varianza y el cálculo de H^2 se muestra a continuación:

$$H^2 = \frac{\hat{\sigma}_t^2}{\left(\hat{\sigma}_t^2 + \frac{\hat{\sigma}_e^2}{r}\right)} \times 100 = \frac{487.39}{487.39 + 44.0} \times 100 = 91.7 \%$$

Donde:

$$\hat{\sigma}_p^2 = \hat{\sigma}_t^2 + \frac{\hat{\sigma}_e^2}{r}$$

En la formula anterior, $\hat{\sigma}_e^2$, $\hat{\sigma}_t^2$, y $\hat{\sigma}_p^2$ son las varianzas del error experimental, de tratamientos o cruzas posibles y del total, respectivamente. En esta metodología se considera que $\hat{\sigma}_t^2$ es un estimador de la variabilidad genética que existe entre los 16 tratamientos posibles y, por lo tanto, $\hat{\sigma}_t^2 = \hat{\sigma}_G^2$.

El valor de H^2 de 91%, indica que el peso volumétrico del grano está determinado principalmente por causas genéticas y se sugiere emplear a esta característica como criterio de selección indirecta para incrementar la producción de grano en maíz. Estos resultados concuerdan con los publicados con Molina (1992). Stanfield (1971) sugirió que los caracteres se consideran de heredabilidad alta cuando esta es mayor a 0.50, de heredabilidad media cuando se ubican entre 0.20 y 0.50 y de heredabilidad baja, si esta es menor a 0.20. La H^2 tiene validez para fines de comparación entre caracteres cuantitativos o cualitativos y por las expectativas que genera en programas de selección (Hallauer y Miranda, 1988; Falconer y Mackay, 2006; Pistorale *et al.*, 2008). Por su parte, Acquaah (2012) mencionó que los caracteres cuantitativos con alta heredabilidad muestran una alta respuesta a la selección debido a que son poco afectados por el medio ambiente. Es importante recalcar que no existe un valor de heredabilidad único para una determinada especie, ya que este varia a menudo entre poblaciones, entre ambientes y

según el manejo y paquete agronómico empleado (Dudley y Moll, 1969; Fehr, 1987; Bridges y Knapp, 1987; Pinedo, 2012).

Metodología B

En el método 1 de Griffing (1956a) la cruce dialélica completa considera los p^2 apareamientos posibles, los cuales se descomponen en efectos de ACG y ACE (dialelos) y efectos materno y recíproco. La estructura de cruces posibles es similar a la de la metodología A, ya que tiene p progenitores, $p(p - 1)/2$ cruces directas y $p(p - 1)/2$ cruces recíprocas (Cuadro 1).

En el análisis dialélico completo, los datos deben acomodarse en la forma como se indica en los cuadros 3 y 4. Con estos se calculan los estimadores de aptitud combinatoria general y específica y los efectos maternos y recíprocos.

Cuadro 3. Valores de $Y_{ij.} + Y_{ji.}$ Metodo 1 de Griffing (1956a).

$\begin{matrix} \delta(j) \\ \text{♀ } (i) \end{matrix}$	1	2	3	4	Totales
1	9110	9332	9734	9549	37725
2	9332	9150	9665	9206	37353
3	9734	9665	9658	9920	38977
4	9549	9206	9920	9336	38011
Totales	37725	37353	38977	38011	152066

Cuadro 4. Diferencial ($Y_{ij.} - Y_{ji.}$)

$\begin{matrix} \delta(j) \\ \text{♀ } (i) \end{matrix}$	1	2	3	4	Total
1	-	42	32	-131	-57
2	-42	-	27	96	81
3	-32	-27	-	74	15
4	131	-96	-74	-	-39
Total	57	-81	-15	39	0.0

El análisis de varianza de la cruce dialéctica completa se muestra en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Análisis dialéctico para PVG. Método 1 de Griffing. Modelo de efectos fijos.

FV	GL	SC	CM	F Calculado	F de tablas 5%	F de tablas 1%
Repeticiones	5	3365.67	673.13	2.55 *	2.34	3.27
Cruzas posibles	(15)	(47825.48)	3188.36	12.07 **	1.84	2.32
ACG	3	30162.38	10054.12	38.08 **	2.49	3.58
ACE	6	14715.60	2452.60	9.28 **	2.22	3.05
EM	3	240.75	80.25	6.30 ns	2.49	3.58
ER	3	2706.75	902.25	3.41 *	2.49	3.58
Error	75	19801.82	264.02			
Total	95	70992.98				

Los efectos altamente significativos que se observaron entre cruzas posibles (tratamientos) se explican principalmente por las diferencias estadísticas que se detectaron en la ACG, en la ACE y en los efectos recíprocos. Estos resultados sugieren que la aditividad (ACG), la dominancia y la epistasis (ACE) son importantes en la determinación del peso volumétrico del grano en las cuatro líneas de maíz y en sus respectivas cruzas. Estos resultados concuerdan con los hallazgos de Castañón *et al.*, (2000), Gonzalez *et al.*, (2007b), Kamara, (2015), Reyes *et al.*, (2004), Saad *et al.*, (2004) y Shattuck *et al.*, (1993), pero son contrastantes con los observados por Chuckwu *et al.* (2016), De la Rosa *et al.* (2000), De la Rosa *et al.* (2006), Jaggi y Shukla (1996) y Muñoz *et al.* (2017), quienes encontraron que la mayoría de la variación estimada estuvo relacionada con los efectos no aditivos (ACE); si hay significancia en ACG y ACE deben estimarse los efectos de g_i y S_{ij} , para determinar cuáles fueron los mejores progenitores o las cruzas más sobresalientes, respectivamente (Zhang y Kang, 1997; Martinez, 1983).

Como observamos, la línea con el mejor efecto de ACG fue la 3, mientras que los otros progenitores presentaron valores negativos de ACG, lo que está de acuerdo a lo encontrado por Castañón *et al.*, (2000). Quienes encontraron que en su estudio resulto más importante la ACG que la ACE.

Los métodos para estimar las cruzas recíprocas se han descrito por Griffing (1956a) y otros como Kang (1994), Zhang y Kang (1997) pero el impacto de estas cruzas en la estimación de ACG y ACE, sus varianzas y varianzas residuales no han sido reportadas. Los resultados de un estudio realizado por Fan *et al.*, (2014) sugieren los efectos de las cruzas recíprocas tienen un gran impacto en la ACG, la ACE y sus estimadores de varianzas. Estos efectos se particionaron aún más en efectos maternos y efectos no maternos. El impacto de las cruzas recíprocas en la ACE y sus varianzas se atribuyen principalmente a la interacción entre los genes nucleares y los factores citoplásmicos. Las cruzas recíprocas derivadas de las cruzas impactan la ACG vía efectos maternos y la ACE vía efectos no maternos, y sus varianzas correspondientes, así como el rendimiento en grano. (Fan *et al.*, 2014).

Valor predicho (\hat{P}_{ij})	Valor real (O_{ij})
$P_{1 \times 2} = 792.01 - 6.07 - 13.82 + 5.55 = 777.67$	781.16
$P_{1 \times 3} = 792.01 - 6.07 + 20.01 + 5.21 = 811.16$	813.83
$P_{1 \times 4} = 792.01 - 6.07 - 0.114 + 9.92 = 795.74$	784.83
$P_{2 \times 3} = 792.01 - 13.82 + 20.01 + 7.21 = 805.41$	807.83
$P_{2 \times 4} = 792.01 - 13.82 - 0.114 - 10.90 = 767.17$	775.16
$P_{3 \times 4} = 792.01 + 20.01 - 0.114 + 14.76 = 826.66$	832.83

De acuerdo a estos resultados, la cruz con la ACE mas alta fue 3 X 4, que involucra al progenitor 3, que también tuvo la ACG mas alta, lo que sugiere que tanto los efectos fenotípicos se deben tanto a la aditividad como la dominancia y la epistasia. Además se observa que los rendimientos promedio más altos corresponden al progenitor número 3. También se observa como las cruzas con valores altos de ACE no necesariamente fueron las de mayor rendimiento, lo que coincide con lo encontrado por Reyes *et al.*, (2004).

Las cruzas recíprocas permiten calcular los efectos recíprocos, los efectos maternos y los efectos no maternos, en cultivos como maíz, donde el rendimiento en grano está determinado grandemente por el endospermo, las cruzas recíprocas son importantes para saber el impacto de la inclusión o no de cruzas recíprocas F1, en el análisis dialélico. La ACG se ve grandemente afectada cuando una línea es usada como hembra o como macho, y los efectos de los recíprocos tienen un impacto mayor en la determinación del rendimiento híbrido. (Fan *et al.*, 2014). Sin embargo, en el presente estudio, no se encontraron efectos recíprocos en las cruzas.

El valor fenotípico promedio de la cruz \widehat{Y}_{ij} , estimado con el método 1 de Griffing, tendrá los siguientes componentes:

$$\widehat{Y}_{ij} = \mu + \widehat{g}_i + \widehat{g}_j + \widehat{S}_{ij} + \widehat{r}_{ij}$$

Donde:

\widehat{Y}_{ij} es la media aritmética de la craza formada con la i -ésima hembra y el j -ésimo macho cuando los efectos se promedian sobre repeticiones

\widehat{g}_i y \widehat{g}_j son los efectos de la aptitud combinatoria general de la i -ésima o j -ésima línea

\widehat{S}_{ij} es el efecto de la aptitud combinatoria específica de la craza definida por los progenitores i, j

\widehat{r}_{ij} es un efecto recíproco, es decir, la diferencia promedio que existe entre la craza recíproca y su craza directa.

Por ejemplo,

$$\bar{Y}_{12.} = 781.16 \text{ g L}^{-1}$$

$$\bar{Y}_{21.} = 774.16 \text{ g L}^{-1}$$

Entonces:

$$\begin{aligned}\widehat{Y}_{12.} &= 792.01 - 6.07 - 13.82 + 5.55 + 3.50 \\ &= 781.17 \text{ g L}^{-1}\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\widehat{Y}_{21.} &= 792.01 - 13.82 - 6.07 + 5.55 - 3.50 \\ &= 774.17 \text{ g L}^{-1}\end{aligned}$$

Medias aritméticas para las cruzas 1 x 2 2 x 1, usando los parámetros calculados anteriormente.

Si las p líneas son una muestra aleatoria de la población y esta última es de interés, entonces es más correcto estimar las varianzas del modelo fenotípico. En el método 1 de Griffing su estimación se hace como:

$$\hat{\sigma}_e^2 = CM\ error = 264.02$$

$$\hat{\sigma}_r^2 = \frac{(CM\ ER - CM\ error)}{2r} = \frac{902.25 - 264.02}{2(6)} = 53.18$$

$$\hat{\sigma}_M^2 = \frac{(CM\ EM - CM\ ER)}{2rp} = \frac{(80.25 - 902.25)}{2(6)(4)} = -17.12$$

$$\hat{\sigma}_S^2 = \frac{p^2(CM\ ACE - CM\ error)}{2r[p(p-1) + 1]} = \frac{16(2452.6 - 264.02)}{12(13)} = 224.47$$

$$\hat{\sigma}_g^2 = \left[\frac{CM\ ACG - CM\ error - \frac{2r(p-1)\hat{\sigma}_S^2}{p}}{2rp} \right]$$

$$= \left[\frac{10054.2 - 264.02 - \frac{12(3)(224.47)}{4}}{48} \right]$$

$$= 161.87$$

La varianza fenotípica total ($\hat{\sigma}_p^2$) del peso volumétrico del grano se estima como:

$$\hat{\sigma}_p^2 = 2\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_S^2 + 2\hat{\sigma}_M^2 + \hat{\sigma}_r^2 + \hat{\sigma}_e^2$$

$$= 2(161.87) + 224.97 + 2(-17.12) + 53.18 + 264.02$$

$$= 831.1$$

También se define que:

$$\hat{\sigma}_g^2 = \text{covarianza de medios hermanos (Cov MH)} = 161.87$$

$$\begin{aligned}\hat{\sigma}_S^2 + 2 \text{Cov MH} &= \text{Covarianza de Hermanos Completos (Cov HC)} \\ &= 224.47 + 2(161.87) = 548.21\end{aligned}$$

En los cálculos anteriores se asumió que F, el coeficiente de endogamia es igual a 1, por lo que en ausencia de epistasis se tendrá:

$$\hat{\sigma}_G^2 = 2\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_S^2 = 323.74 + 224.47 = 548.21$$

$$\text{Así, } \hat{\sigma}_G^2 = \text{Cov HC} = 548.21$$

Donde $\hat{\sigma}_G^2$ es la varianza genética total.

También se define que

$$\hat{\sigma}_A^2 = 2\hat{\sigma}_g^2 \text{ y } \hat{\sigma}_D^2 = \hat{\sigma}_S^2$$

Entonces:

$$\hat{\sigma}_A^2 = 2\hat{\sigma}_g^2 = 2(161.87) = 323.74$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = \hat{\sigma}_S^2 = 224.47$$

$$\hat{\sigma}_A^2 = \text{Varianza Aditiva}$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = \text{Varianza de Dominancia}$$

La proporción de la varianza aditiva sobre genética total es:

$$\frac{2\hat{\sigma}_g^2}{2\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_S^2} = \left[\frac{323.74}{548.21} \right] = 0.59$$

Las heredabilidades en sentido amplio (H^2) y estrecho (h^2) se calculan como:

$$H^2 = \left[\frac{\hat{\sigma}_G^2}{\hat{\sigma}_p^2} \right] \times 100 = \left[\frac{548.21}{831.17} \right] \times 100 = 65.93\%$$

$$h^2 = \left[\frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_p^2} \right] \times 100 = \left[\frac{323.74}{831.17} \right] \times 100 = 38.94 \%$$

La heredabilidad en sentido amplio se considera alta, de acuerdo con Pistorale *et al.* (2008), y con Rosas y Robleto (1995), lo que indica que la variación en PVG se debió a factores genéticos. Por otra parte, la heredabilidad en sentido estrecho fue intermedia lo que indica que la contribución de los genes con efectos aditivos fue importante en esta variable.

Estos valores indican que hay variabilidad genética importante que puede emplearse en un programa de cruzamientos con estas cuatro líneas de maíz; solo un 34% es de tipo no genético. La aditividad es una componente importante de la $\hat{\sigma}_G^2$ y podría usarse para formar una variedad sintética o de polinización libre con las cruzas F_1 o con sus líneas endogámicas.

El valor de 0.59, que pertenece al cociente entre las varianzas aditiva y genética total ratifica la propuesta anterior. Otra opción sería cruzar las cuatro líneas con otro grupo de progenitores genética y geográficamente diferentes (líneas de CYMMIT o INIFAP).

Con la información anterior también es posible estimar la respuesta a la selección en la población que se formaría con el apareamiento aleatorio de las cuatro líneas progenitoras

o de sus 12 cruzas directas y reciprocas de la F₁, usadas para estudiar los efectos y varianzas de ACG y ACE ($\hat{\sigma}_A^2/\hat{\sigma}_D^2 = 1.44$).

La respuesta a la selección (R), si la población estuviera en equilibrio genético y si la selección de las plantas en el lote se hiciera antes de la polinización libre sería (Wricke y Weber, 1986):

$$R = i (\hat{\sigma}_A^2/\hat{\sigma}_p)$$

En PVG con $i = 5\%$ y $\hat{\sigma}_A^2$ y $\hat{\sigma}_p^2$ con valores 323.74 y 831.37, respectivamente.

$$R = 2.06 (323.79 / 28.23) = 11.23 \text{ g L}^{-1}$$

Este valor indica que al aplicar un ciclo de selección masal a la población formada con las cruzas simples del dialélico completo, se esperaría un incremento en el PVG de 11.23 gL⁻¹.

Si la selección se aplicara después de la polinización, como sucede comúnmente en terrenos de productores que siembran variedades criollas de maíz en México, la respuesta a la selección permitiría incrementar el PVG en un ciclo en:

$$R = \frac{2.06 (323.74)}{2 (28.23)} = 5.61 \text{ g L}^{-1}$$

Estos resultados concuerdan con lo establecidos por Hernández et al, (2014) quienes afirman que valores altos de heredabilidad muestran una alta respuesta a la selección.

Estimación de Heterosis

La explotación de la heterosis por medio de la hibridación es uno de los principales objetivos del fitomejoramiento para aumentar la producción en los cultivos de mayor

importancia agronómica. En la genética vegetal existen dos procedimientos que permiten su estimación en sus conceptos más generales:

Con datos de la media de ambos progenitores (H_a) y

Con el promedio aritmético del mejor progenitor (H_b). Las formulas usadas son:

$$H_a = \left[\frac{\bar{F}_{i \times j} - \frac{\bar{P}_i + \bar{P}_j}{2}}{\left(\frac{\bar{P}_i + \bar{P}_j}{2} \right)} \right] \times 100$$

$$H_b = \left[\frac{\bar{F}_{i \times j} - \bar{P}_s}{\bar{P}_s} \right] \times 100$$

Donde: $\bar{F}_{i \times j}$ es la media aritmética de la craza simple formada por las líneas i y j , \bar{p}_i y \bar{p}_j son las medias aritméticas de los padres i , j ; \bar{p}_s es el promedio aritmético del mejor progenitor.

Con los datos del experimento de cruza dialélico completo correspondiente al PVG se calcularan los valores de heterosis con ambos métodos.

$$H_{a_{1 \times 3}} = \left[\frac{781.1 - \frac{(759.1 + 761.6)}{2}}{\left(\frac{759.1 + 761.6}{2} \right)} \right] \times 100 = 2.72 \%$$

Este porcentaje es similar al calculado con totales (suma de valores a través de repeticiones).

$$H_{a_{1 \times 2}} = \left[\frac{4687 - \frac{4555 + 4575}{2}}{\left(\frac{4555 + 4575}{2} \right)} \right] \times 100 = 2.67\%$$

Los otros valores para H_a son:

$$H_{a_{1 \times 3}} = 4.97\%$$

$$H_{a_{1 \times 4}} = 2.11\%$$

$$Ha_{2 \times 3} = 3.06\%$$

$$Ha_{2 \times 4} = 0.63\%$$

$$Ha_{3 \times 4} = 5.23\%$$

Las estimaciones de heterosis con el mejor progenitor (Hb) para las seis cruzas simples son:

$$Hb_{1 \times 2; 2} = \left[\frac{4687 - 4575}{4575} \right] \times 100 = 2.44\%$$

Similarmente:

$$Hb_{1 \times 3; 3} = 1.1\%$$

$$Hb_{1 \times 4; 4} = 0.87\%$$

$$Hb_{2 \times 2; 3} = 0.35\%$$

$$Hb_{2 \times 4; 4} = -0.36\%$$

$$Hb_{3 \times 4; 3} = 3.47\%$$

Los resultados anteriores muestran que la estimación de Ha vario de 0.69 a 5.23%, mientras que para Hb estos oscilaron de -0.36 a 3.47%. Estos resultados sugieren que es difícil incrementar el PVG por medio de la hibridación con base en este grupo de cuatro líneas. Aun cuando no se presentan los cálculos de Hb para las cruzas recíprocas se puede verificar que solo el híbrido 4x3 tuvo un valor ligeramente mayor a los observados en las cruzas directas. Estos valores resultaron muy bajos, comparados por los encontrados por Ghosh *et al* (2018), cuyos valores para Ha variaron de 1 a 205, mientras que para Hb variaron de -3 a 201.

Una opción viable, como se sugirió antes, es formar un dialélico completo con líneas del CIMMYT y/o de INIFAP y las cuatro líneas estudiadas aquí (raza cónico); las líneas del INIFAP pertenecen a cónico-chalqueño y las del CIMMYT tienen germoplasma de razas

diferentes adaptables a los valles altos del centro de México. La divergencia de alelos geográfica y genéticamente diferentes es una de las causas que explican el aumento en los valores de H_a y H_b .

Otras opciones viables para intentar incrementar el PVG sería explotar la asociación entre el genotipo y el ambiente; el empleo del mejor paquete tecnológico en las mejores localidades de siembra sería una labor muy deseable obtener el mayor PVG o el mayor rendimiento de grano con los mejores cultivares.

En la genética aplicada es común predecir las medias de los híbridos de cruce simple, trilineal y doble, e incluso de variedades sintéticas formadas por líneas endogámicas.

Para saber cuántas cruces simples (CS) deben formarse se aplica la fórmula:

$$C_r^n = \frac{n!}{(n-r)! r!}$$

Pero cada cruce simple se forma solo con dos líneas, entonces $r = 2$ y ésta fórmula se simplifica a:

$$CS = C_2^n = \frac{n!}{(n-2)! 2!} = \frac{n(n-1)(n-2)!}{(n-2)! 2 \times 1} = \frac{n(n-1)}{2}$$

Si $n=4$ líneas como en el presente caso, habrá 6 cruces simples por predecir.

Cuando se tiene información de un ensayo de cruces dialélicas completas (p^2 apareamientos posibles), la predicción de las CS se hace con la fórmula:

$$\hat{P}_{ij} = \mu + \hat{g}_i + \hat{g}_j + \hat{S}_{ij}$$

Donde:

\hat{P}_{ij} es el valor predicho de la craza formada con las líneas i, j

μ es la media aritmética de todas las cruza posibles que se forman en el dialélico completo (p^2)

\hat{g}_i y \hat{g}_j son los efectos de ACG y

\hat{S}_{ij} son los efectos de ACE de las líneas i y j

El coeficiente de correlación (r) para PVG entre los valores predichos (\hat{P}_{ij}) y reales (O_{ij}) fue de $r=0.9434$ ** y sugiere que la predicción de las CS usando el modelo $\hat{Y}_{ij} = \mu + g_i + g_j + S_{ij}$ es muy confiable. Solo un 11% de la variación total que puede cuantificarse para las cruza simples predichas no se explica por la variación que hay en los valores reales de estos (O_{ij}), ya que el valor del coeficiente de determinación (R^2), fue de

$$R^2 = [100 (0.9434)^2] = 89\%.$$

Para calcular cuantas CT deben formarse con n líneas se procede de la siguiente manera: para cualquier CT se forman tres arreglos diferentes con los tres progenitores: si estos son A, B, C, entonces los tres arreglos son: (A x B) x C, (A x C) x B, y (B x C) x A, por lo tanto:

$$CT = 3C_3^n = \frac{3n!}{(n-3)!3!} = \frac{3n(n-1)(n-2)(n-3)!}{(n-3)!(3 \times 2 \times 1)} = \frac{n(n-1)(n-2)}{2}$$

Con $n = 4$, hay $CT = \frac{4(3)(2)}{2} = 12$

Estas 12 CT se formarán con base en las 6 CS directas (1x2, 1x3, 1x4, 2x3, 2x4, 3x4): en una tabla de doble entrada se colocan las CS en las hileras y en las columnas se asignan las cuatro líneas que las originaron (machos) y se eliminan las CT que tienen dos líneas iguales.

♀ (i)	♂ (j)			
	Lineas			
CS	1	2	3	4
1x2			√	√
1x3		√		√
1x4		√	√	
2x3	√			√
2x4	√		√	
3x4	√	√		

Del análisis del cuadro anterior puede observarse que hay $\left[\frac{p(p-1)}{2} \right] p$ combinaciones trilineales posibles, pero $2 \left[\frac{p(p-1)}{2} \right]$ de estas deben eliminarse por tener dos líneas en común, es decir:

$$CT = \left[\frac{p(p-1)}{2} \right] p - 2 \frac{[p(p-1)]}{2} = \left(\frac{p^2-p}{2} \right) p - \frac{2p^2+2p}{2}$$

$$= \frac{p^3-p^2-2p^2+2p}{2} = \frac{p^3-3p^2+2p}{2} = \frac{p(p^2-3p+2)}{2} = \frac{p[(p-1)(p-2)]}{2}$$

Esta fórmula es igual a $\frac{N(N-1)(N-2)}{2}$

Si $n=10$ hay $\frac{10(9)(8)}{2} = 360$ CT

La predicción de los 12 CT se hace con la fórmula:

$$\hat{T}_{i,j,k} = \mu + \frac{1}{2} (\hat{g}_i + \hat{g}_j) + \hat{g}_k + \lambda \left(\frac{1}{2}\right) (\hat{S}_{ik} + \hat{S}_{jk})$$

Donde μ , \hat{g}_i , \hat{g}_j , \hat{g}_k , \hat{S}_{ik} , \hat{S}_{jk} son los términos ya definidos y λ es un coeficiente de ponderación usado para la predicción de las CT y CD, el cual puede tomar valores entre 0 y 1; si $\lambda=1$ se genera el método B de Jenkins (1934), pero si $\lambda = 0$ se obtiene el método C de Jenkins (1934). Ambos métodos fueron descritos por Oztuka *et al.* (1972). Además:

$$\lambda = B^*/A^*$$

Donde:

$$B^* = \frac{(\beta - \beta\alpha)}{(1-\beta\alpha)}$$

$$A^* = \frac{\left[\beta + \left(\frac{1}{2}\right)(p-4)\beta\alpha\right]}{1 + \left(\frac{1}{2}\right)(p-4)\beta\alpha}$$

$$\beta = \frac{\sigma_D^2 + \sigma_A^2}{\frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_D^2 + \sigma_A^2} \quad \alpha = \frac{\sigma_A^2}{(\sigma_D^2 + \sigma_A^2)}$$

Para estimar $\hat{T}_{12 \times 3}$, se tendrá lo siguiente:

$$\beta = \frac{\sigma_D^2 + \sigma_A^2}{\frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_D^2 + \sigma_A^2} = \frac{224.47 + 323.74}{\frac{264.02}{6} + 224.47 + 323.74} = 0.9257$$

$$\alpha = \frac{\sigma_A^2}{(\sigma_D^2 + \sigma_A^2)} = \frac{224.47}{548.21} = 0.4094$$

$$B^* = \frac{0.9257 - (0.9257)(0.4094)}{1 - (0.9257)(0.4094)} = \frac{0.5468}{0.6211} = 0.8803$$

$$A^* = \frac{0.9257 + \frac{1}{2}(0)(0.3789)}{1 + (0)(0.3789)} = 0.9257$$

$$\lambda = 0.8803/0.9257 = 0.9509$$

Los valores observados en las CS 1x2 y 1x3 fueron de 781.16 y

813.83 gL⁻¹. El valor para su CT:

$$\begin{aligned} \hat{T}_{12 \times 3} &= 792.01 + \frac{1}{2}(-6.07 - 13.82) + 20.01 + 0.9509 \left(\frac{1}{2}\right)(5.21 + 7.21) \\ &= 807.98 \text{ g L}^{-1} \end{aligned}$$

En ausencia de dominancia se esperaría que $\hat{T}_{12 \times 3}$ fuera el promedio de las cruzas simples formadas con las líneas 1, 2 y 3 $((781.16 + 813.83 + 807.83) / 3 = 797.60 \text{ g L}^{-1})$.

Cuando se hizo el análisis de varianza se detectaron efectos significativos en la ACE (σ_D^2), de ahí que estos contribuyan significativamente en la predicción de estas y otras CT.

El PVG en la CS 1x3 fue mayor que en la CT $(1 \times 2) \times 3$ (813.83 *versus* 807.92 g L⁻¹). Este hecho podría emplearse para no formar la CT debido a que económica y agronómicamente parece inviable.

La precisión de la predicción depende más del número de repeticiones y ambientes que de las diferencias en los métodos de predicción. (Hallauer y Miranda, 1988). Lo que

justificaría repetir el experimento en diferentes ambientes, con un número mayor de progenitores, sin considerar las cruzas recíprocas.

5. CONCLUSIONES

5.1 De la etapa 1 puede concluirse:

- a) Los efectos entre repeticiones fueron significativos ($p = 0.05$); esto indica que el área experimental donde se evaluaron los maíces fue heterogénea, por lo que se justifica su subdivisión en repeticiones o bloques.
- b) Los efectos de las cruzas posibles fueron altamente significativos ($p = 0.01$), por lo que hay diferencias en el peso volumétrico del grano que se atribuyen al tipo de craza evaluada. Esto sugiere la subdivisión de estos efectos en padres, cruzas directas, cruzas recíprocas y los dos contrastes definidos anteriormente.
- c) Hay diferencias altamente significativas entre progenitores ($p = 0.01$); al menos dos líneas son diferentes genéticamente.
- d) Los efectos entre cruzas directas o entre cruzas recíprocas fueron significativos ($p = 0.01$); se sugiere comparar los promedios aritméticos para saber entre cuales parejas hay diferencias estadísticas como CD *versus* CR no fue significativo, se sugiere usar cada línea como hembra o macho.
- e) El efecto significativo que se detectó en p *versus* cruzas indica que hay heterosis promedio que puede ser de interés para el fitomejorador.

En síntesis, se concluye que solo las cruzas y los progenitores deberían ser incluidos en la evaluación; si este es el caso debe aplicarse el modelo 3 de Griffing (1956a). La reducción de 16 combinaciones genéticas a 10 de estas permitiría incluir otra localidad para la evaluación de este material genético, reduciendo también de 6 a 4 repeticiones. Quizás los efectos maternos y recíprocos no sean significativos debido a que $CD = CR$, pero esto debe verificarse al analizar los datos con el método 1 de Griffing (1956a).

Todo lo anterior justifica que se haya procedido a la segunda etapa de análisis de resultados.

5.2 De la segunda etapa puede concluirse

- a) Existen diferencias significativas entre repeticiones, lo que justifica la aplicación del diseño de bloques completos al azar.
- b) En las cruzas posibles se encontraron diferencias altamente significativas, lo que se explica por las diferencias detectadas en ACG, ACE y efectos recíprocos.
- c) La ACG y ACE también mostraron diferencias altamente significativas, lo que sugiere que la aditividad (ACG) y la dominancia y epistasis (ACE) determinan los efectos fenotípicos de las cuatro líneas de maíz.
- d) En efectos recíprocos fueron significativos al 5%
- e) Al calcular las ACG de cada progenitor, se encontró que el progenitor 3 (identificado como 116) presentó el valor más alto, lo que contribuyó a los altos valores en rendimiento en las cruzas donde este progenitor intervino
- f) La heredabilidad en sentido amplio fue alta, lo que indica que la variación en PVG fue debida a factores genéticos, mientras que la heredabilidad en sentido estrecho fue intermedia, lo que indica que la contribución de los genes con efectos aditivos fue importante.
- g) Esta variabilidad genética puede emplearse en un programa de cruzamientos para formar una variedad sintética.

h) En cuanto a la heterosis, tanto con el promedio de los progenitores como con el mejor progenitor, muestra resultados bajos, lo que sugiere que es difícil incrementar el PVG por medio de la hibridación con base en este grupo de cuatro líneas.

i) En cuanto a la predicción de cruza triples, el coeficiente de correlación es altamente significativo, lo que sugiere que la predicción es muy confiable.

6. BIBLIOGRAFIA CITADA

Acquaah, G. 2012. Principles of plant genetics and breeding. 2nd ed. Wiley-Blackwell, Oxford. 740pp.

Bhatnagar, S., Betran, F.J., Rooney, L.W. 2004. Combining abilities of quality protein maize inbreds. Crop science, 44: 1977-2005.

Bridges Jr., W.C., Knapp, S.J. 1987. Probabilities of negative estimates of genetic variances. Theoretical and applied genetics. 74: 269-274.

Bruce, A.B. 1910. The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. Science, 32:627-628.

Castañón, G., Jeffers, D., Hidalgo, H. 2000. Aptitud combinatoria de líneas de maíz tropical con diferente capacidad para tolerar el achaparramiento. Agronomía Mesoamericana 11(1):77-81.

Ceballos, H. 1995. Principios Básicos de Genética Cuantitativa. Palmira. Universidad Nacional. 245pp.

Chukwu, S.C., Okporie, E.O., Onyshi, G.C., Ekwu, L.G., Nwogbaga, A.C., Ade, N.V. 2016. Application of diallel analyses in crop improvement. Agriculture and Biology Journal of North America. 7(2): 95-106.

Christie, B.R., Shattuck, V.I. 1992. The diallel cross: Design, Analysis and use for plant breeders. Plant breeding reviews. 9:9-36.

Cockerham, C.C. 1967. Prediction of double crosses from single crosses. Zuchter 37:160-69.

Comstock, R.E., Robinson, H.F. 1952. Estimation of average dominance of genes. In: heterosis, Iowa State College Press. USA. Pp. 494-516.

De la Rosa, A., De León, H., Martínez, G., Rincón, F. Heterosis, habilidad combinatoria y diversidad genética en híbridos comerciales de maíz (*Zea mays* L.). 2000. *Agronomía Mesoamericana* 11(1):113-122.

De la Rosa, L. A., De León, C. H., Rincón, S. F., Martínez Z.G. 2006. Efectos genéticos, heterosis y diversidad genética entre híbridos comerciales de maíz adaptados a el bajío mexicano. *Revista Fitotecnia Mexicana*. Vol. 29 (3): 247-254.

Diaz, O.D.R., Olivares, M.J. 1991. Evaluación de 4 líneas homocigóticas y sus híbridos de cruza simple en maíz (*Zea mays* L.). Tesis profesional. Facultad de Ciencias Agrícolas. UAEM. Toluca, México.

Dudley, J.W., Moll, R.H. 1969. Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variances in plant breeding. *Crop Science* 9(3): 257-262.

Fan, X.M., Zhang, Y.D., Yao, W.H., Bi, Y.Q., Liu, L., Chen, H.M., Kang M.S., 2014, Reciprocal diallel crosses impact combining ability, variance estimation, and heterotic group classification. *Crop Science* 54:89-97.

Falconer, D.S. 1970. *Introducción a la genética cuantitativa*. Ed. CECSA. México. 490 pp.

Falconer, D.S. Mackay, T.F.C. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. 4th ed. Pearson Prentice Hall. Harlow, England. 510pp.

Fehr, W.R. 1987. *Principles of cultivar development: Theory and Technique*. McMillan Publishing Company. 536pp.

Franco, D.J.E. 1979. Experimentos de Griffing para cruzas dialélicas en bloques incompletos balanceados. Tesis de maestría en ciencias. Colegio de Posgraduados. Chapingo. México. 80p.

García, M.E. 1986. Apuntes de climatología. Talleres de offset Larios, S.A. México. Pp.19-23.

Ghosh, A., Kanti, D.P, Ghosh, A. Kundagrami, S. 2018. Heterosis, potence ratio and genetic distance for yield and yield contributing traits in single cross maize hybrids. Madyca electronic publication. 63-M9. pp.1-9

Gomez, K.A., Gomez, A.A. 1984. Statistical Procedures for Agricultural Research. Second Edition. John Wiley and sons, Inc. Singapore. 680 pp.

González, H.A., Perez, L.D.D.J., Sahagún, C.J., Norman, M.T.H., Balbuena, M.A., Gutierrez, R.F. 2007a. Análisis de una crusa dialélica completa de líneas endogámicas de maíz. Ciencias Agrícolas Informa. 16:10-17.

González H.A., Sahagún, C.J., Pérez L.D.J. 2007b. Estudio de ocho líneas de maíz en un experimento dialélico incompleto. Ciencias Agrícolas Informa. 16: 3-9.

Gouda, R.K., Kage, U., Lohithaswa, H.C., Shekara, B.G., Shobha, D. 2013. Combining ability studies in maize (*Zea mays* L.) Mol. Plant Breeding, 3:116-127.

Griffing, B. 1956a. A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. Heredity 10: 31-50.

Griffing, B. 1956b. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. A Journal of Biological Sciences (Melbourne) 9(4): 463-493.

Hallauer, A.R., Miranda, B.J. 1988. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State University press. Second edition. Iowa State University. USA 468 p.

Hernandez, P.M., Lopez, B.A., Borrego, E.F., Lopez, B.S.R., Ramirez, M.M. 2011. Analisis dialelico del rendimiento de chile por el metodo IV de Griffing. *Agronomia Mesoamericana*. 22(1):37-43.

Hill, J., Becker, H.C., Tigerstedt, P.M.A. 1998. Quantitative and ecological aspects of plant breeding. Chapman and Hall, UK, London, 275pp.

Ipinza, R. 1998. Diseños de cruzamientos. En: *Mejora genética forestal operativa*. Primera edición. Universidad Austral de Chile. Ed. Ipinza, R. Gutierrez, B. Enhart, V. Pp. 233-247.

Jaggi, S., Shukla, R. 1996. Comparison of augmented partial diallel cross to complete diallel cross. *Indian J. Genet.*, 56 (3): 431-349.

Jenkins. M.T. 1934. Methods of estimating the performance of double crosses in corn. *J. Am. Soc. Agron.* 26:199-204.

Jenkins, M.T., Brunson, A.M. 1932. Methods of testing inbred lines of corn in crossbred combinations. *Journal of American Society of Agronomy*. 24:523-530.

Jones, D.F. 1918. The effects of inbreeding and cross-breeding upon development. *Conn. Agric. Exp. Stn. Bull.* 207:5-100.

Kamara, M.M. 2015. Diallel analysis of some yellow maize inbred lines under low and normal nitrogen levels. *International Journal of Plant Breeding and Genetics* 9 (2): 32-34.

Kang, M.S. 1994. Applied quantitative genetics. M,S. Kang publisher , Baton Rouge, L.A. USA, 157pp.

Kearsey, M.J. 1965. Biometrical analysis of a random mating population: a comparison of five experimental designs. *Heredity*. 20:205-235.

Kempthorne, O., Curnow, R.N. 1961. The partial diallel cross. *Biometrics*. 17:229-250.

Lagos, B.T.C. y Criollo, E. H. 1997. Algunos aspectos de los diseños genéticos. *Revista de Ciencias Agrícolas*. Universidad de Nariño. Colombia.15(1-2): 104-114.

Lippman, Z.B. Zamir, D. 2006. Heterosis: revisiting the magic. *Trends in genetics*. 23(2):60-66.

Martínez, G.A. 1983. Introducción al SAS. Statistical Analysis System. Sistema para análisis estadístico. Segunda edición. Colegio de Posgraduados. Centro de Estadística y cálculo. Chapingo, Estado de México. 167 pp.

Martínez, G.A. 1991. Análisis de los experimentos dialélicos a través del procedimiento IML del SAS. *Comunicaciones en Estadística y Cómputo*. Vol. 10(2) 36 p.

Mastache, L.A., Martínez G.A., Castillo, M.A. 1999. Los mejores predictores lineales e insesgados (MPLI) en los diseños uno y tres de Griffing. *Agrociencia* 33: 349-359.

Mastache, L.A., Martínez G.A. 2003. Un algoritmo para el análisis, estimación y predicción en experimentos dialélicos balanceados. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 26(3): 191-200.

Miranda, B.D., Pereira, P.A.A, Bliss, F.A. 1987. Recurrent selection for increase nodule number in back bean. Annual Report of the bean Improvement Cooperative Group.30:5-6.

Molina, G.J. 1992. Introducción a la genética de poblaciones cuantitativa (algunas implicaciones en Genotecnia). AGT. México. 370 pp.

Morales, I.P. 2001. Comparación de dos diseños genéticos en la estimación de los componentes de varianza en una población de maíz enano. Tesis. UAAAN. Coahuila, México. Agronomía. Universidad Autónoma de Nuevo León, Marín, Nuevo León. 62pp

Mousa, S.T.M., 2014. Diallel analysis for physiological traits and grain yield of seven White maize inbred lines. Alexandria Journal of Agricultural Research, 59:9-17.

Muñoz, R.L.A., Navarro, G.E., De la Rosa, I.M., Pérez, R.L., Caamal, D.A.E. 2017. Estimación de varianzas genéticas en ocho variedades criollas de maíz para el Bajío mexicano. Agron. Mesoam. 28(2): 455-464.

Narain, P. 1990. Statistical Genetics. Wiley Eastern Limited. First Edition. New Delhi, India. 599 p.

Nduwumuremyi, A., Tongoona, P., Hbimana, S. 2013. Mating designs: helpful tool for quantitative plant breeding analysis. Journal of plant breeding and genetics. 01 (03). 117-129.

Otsuka, Y., Eberhart, S.A., Rusell, W. A. 1972. Comparison of prediction for maize hybrids. Crop Sci. 12:325-31.

- Pinedo, P.M. 2012. Análisis de correlación y heredabilidad en el mejoramiento genético del camu-camu. *Scientia Agropecuaria*. 1:23-28.
- Pistorale, S.M., Abbott, L.A., Andres, A. 2008. Diversidad genética y heredabilidad en sentido amplio en agropiro alargado, *Thinopyrum ponticum*. *Cienc. Inv. Agr.* 35(3): 259-264.
- Reyes, L.D., Molina, G.J.D., Oropeza, R.M.A., Moreno P.E.C. 2004. Cruzas Dialelicas entre líneas autofecundadas de maíz derivadas de la raza tuxpeño. *Revista Fitotecnia Mexicana*. Vol.27(1):49-56.
- Rosas, J.C., Robleto, E.A. 1995. CEIBA. Volume 36(2):231-236.
- Saad, I.M., Haq, N.M, Nasir, M.M., Muhammad, M. 2004. General and Specific Combining Ability Studies in Maize Diallel Crosses. *International Journal of Agriculture & Biology*. 6 (5): 2004.
- Schnable, P.S., Springer, N.M. Progress toward understanding heterosis in cropplants. 2013. *Annual review of plant biology*. 64:71-88.
- Sharma, J.R. 2006. *Statistical and biometrical techniques in plant breeding*. 1 ed. New Age Internaional. New Delhi. India. 432 pp.
- Shattuck, V.I., Christie, B. Corso, C. 1993. Principles for Griffing's combining ability analysis. *Genetica*. 90: 73-77.
- Shull, G.H.1908. The composition of field of maize. *Am. Breeders Assn.Rep.*4: 296-301.
- Singh, M., Singh, R.K. 1984. A comparison of different methods of half-diallel analysis. *Theoretical and applied Genetics*. 67: 323-326.

Singh, R.H., Chaudhary, B.D. 1979. Biometrical methods in quantitative genetic analysis. Haryana Agricultural University, Itissar, India. 304 p.

Schnable, P.S., Springer, N.M. 2013. Progress toward understanding heterosis in Crop plants. Annual Review of Plant Biology. Vol. 64:71-88

Sprague, G.F., Tatum, L.A. 1942. General vs Specific combining ability in single crosses of corn. J. Am. Soc. Agron. 34: 923-932.

Stanfield, W.D. 1971. Genética, Teoría y 440 problemas resueltos. Segunda ed. Serie Schaum, McGraw-Hill, México. 405 pp.

Statistical Analysis System. 1999. SAS Institute Inc. SAS/STAT Guide for personal computers, version 9.0 for windows. United States of America (USA).

Vacaro, E., Neto, J.F.B., Pegoraro, D.G., Nuss, C.N., Conceicao, L.D.H, 2002. Combining ability of twelve maize populations. Pesq. Agropec. Bras. Brasialia, 37:67-72.

Wricke, G., Weber, W.E. 1986. Quantitative genetics and selection in plant breeding. Walter de Gruyter & Co., Berlin. P, 201.

Wright, A.J. 1985. Diallel designs, analyses and reference populations. Heredity. 54: 307-311.

Zhang, Y. Kang, M.S. 1997. DIALLEL-SAS: A SAS program for Griffing's Diallel Analyses. Agronomy Journal 89: 176-182.

Zhang, Y. Kang, M.S. 2003. DIALLEL-SAS: A program for Griffing's diallel methods. In: handbook of formulas and software for plant geneticist and breeders.M.S. Kang (Ed.)

Food products press. The Haworth Reference Press. Haworth press, Inc. New York-
London-Oxford. pp:1-20.ANE