



# PROCIANDINO



## XIII CURSO CORTO

# MEJORAMIENTO GENETICO DEL MAIZ

IICA/  
PROCIAN  
F30  
159

PROGRAMA COOPERATIVO DE INVESTIGACION AGRICOLA PARA LA SUBREGION ANDINA  
BOLIVIA COLOMBIA ECUADOR PERU VENEZUELA



INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACION  
AGRARIA Y AGROINDUSTRIAL

IICA

100



**PROGRAMA COOPERATIVO DE INVESTIGACION AGRICOLA  
PARA LA SUBREGION ANDINA  
P R O C I A N D I N O**

Centro Interamericano de  
Documentación e  
Información Agrícola  
10 Nov / 1993  
IICA — CIDIA

**XIII CURSO CORTO  
MEJORAMIENTO GENETICO DEL MAIZ**

[ Documentos ]

**Lima, Perú  
Noviembre, 1989**

B.1  
006925

820000/1/1  
F30  
J59

**Programa Cooperativo de Investigación Agrícola  
para la Subregión Andina - PROCIANDINO  
Dirección postal: Apartado 17-03-00-201  
Mariana de Jesús 147 y La Pradera  
Quito, Ecuador.**

cccc1826

---

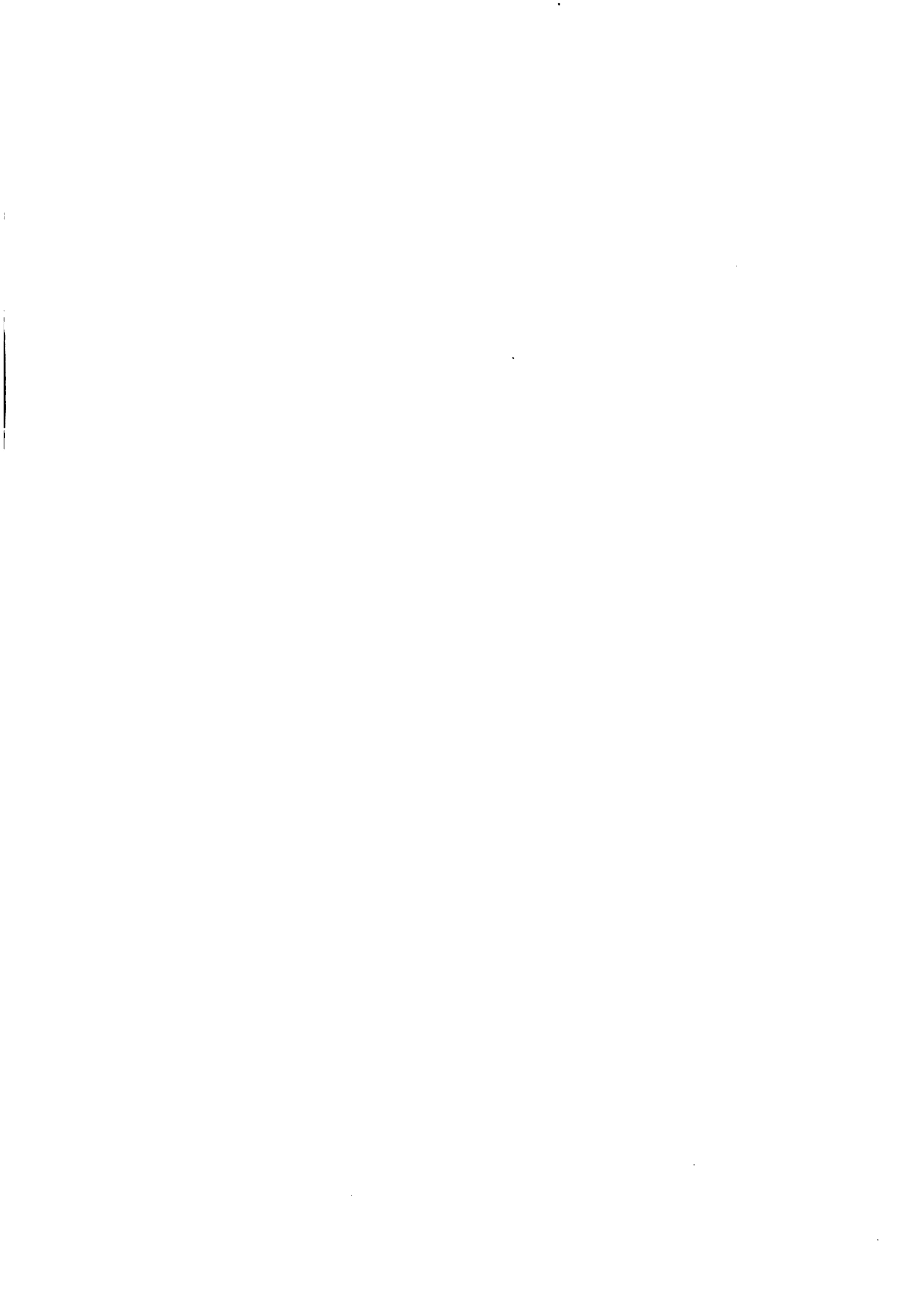
**CITACION**

**IICA-BID-PROCIANDINO. 1991. XIII Curso Corto.  
Mejoramiento Genético del Maíz. Edición:  
PROCIANDINO. Quito, Ecuador, 180 p.**

---

**Este curso corresponde al evento codificado como 3.1.8 en el Plan Trienal de las actividades técnicas del Programa Cooperativo de Investigación Agrícola para la Subregión Andina (PROCIANDINO).**

**Fue organizado por el Instituto Nacional de Investigación Agraria y Agroindustrial (INIAA) del Perú, entidad responsable de ejecutar en ese país las actividades planificadas por el IICA-BID-PROCIANDINO.**



## TABLA DE CONTENIDO

		<u>Página</u>
<b>Presentación</b>	<b>Nelson Rivas V. IICA-PROCIANDINO</b>	<b>i</b>
<b>Introducción</b>	<b>Ricardo Sevilla P. INIAA-Perú</b>	<b>iii</b>
<b>Genética del maíz</b>	<b>Ricardo Sevilla P. INIAA-Perú</b>	<b>1</b>
<b>Aspectos estadísticos en el mejoramiento genético de plantas</b>	<b>Walter Fegan Escobar UNALM-Perú</b>	<b>43</b>
<b>Conceptos de genética cuan- titativa en maíz</b>	<b>Alfonso Cerrate V. UNALM-Perú</b>	<b>65</b>
<b>Diseño de experimentos genéticos</b>	<b>Jorge Nakahodo N. UNALM-Perú</b>	<b>73</b>
<b>Producción de semilla</b>	<b>Luis Beingolea Peña UNALM-Perú</b>	<b>99</b>
<b>Producción y manejo de líneas e híbridos</b>	<b>Federico Scheuch FUNDEAGRO-Perú</b>	<b>109</b>
<b>Métodos de mejoramiento intrapoblacional</b>	<b>Miguel Barandiarán INIAA-Perú</b>	<b>121</b>
<b>Divergencia genética, heterosis y producción de híbridos no convencionales de maíz amarillo duro en el trópico de la zona andina</b>	<b>Hugo Sánchez Campos UNALM-Perú</b>	<b>131</b>
<b>Selección para resistencia a enfermedades y plagas, y fac- tores limitantes de clima y suelo</b>	<b>Ricardo Sevilla P. INIAA-Perú</b>	<b>153</b>
<b>Lista de participantes</b>		<b>179</b>





## **PRESENTACION**

**El curso corto sobre "Mejoramiento genético del maíz" se organizó en el contexto del Subprograma II - Maíz del Programa Cooperativo de Investigación Agrícola para la Subregión Andina, y dentro del marco del Plan Trienal indicativo del PROCANDINO.**

**En la realización del curso participaron profesionales de Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela, vinculados a los programas nacionales de investigación en maíz y a la conducción de proyectos cooperativos de investigación que se realizan en el marco del PROCANDINO. Además, intervinieron como especialistas en las diferentes áreas temáticas, profesionales de las instituciones nacionales de investigación agropecuaria, de la Universidad Nacional Agraria La Molina y de la Fundación para el Desarrollo del Agro.**

**Con este curso de mejoramiento, el Programa Cooperativo responde a una demanda de los países por mejorar la capacidad del recurso humano y ahondar progresivamente en la conformación de la masa crítica que continúa respaldando las acciones científico-tecnológicas, en respuesta a los problemas comunes y prioritarios de la producción y productividad de maíz en la Subregión Andina.**

**La profundidad disciplinaria para enfocar conceptos básicos del mejoramiento del maíz, y la utilización de los mismos en metodologías para la obtención de materiales mejorados ante las limitantes ambientales, abre un espacio más promisorio para los programas nacionales de investigación en maíz en los países participantes del Programa Cooperativo.**

**La organización del curso estuvo a cargo del Equipo Técnico Subregional del Subprograma Maíz del PROCANDINO, especialmente del Ing. Miguel Barandiarán, bajo la orientación del Ing. Ricardo Sevilla Panizo, Coordinador Internacional del mismo, quien, además, dedicó un importante esfuerzo a la preparación de las memorias que estamos presentando en este documento.**

**Por su parte, el Instituto Nacional de Investigación Agraria y Agroindustrial (INIAA) del Perú, responsable del curso conjuntamente con la Universidad Agraria La Molina y el Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura de Perú, concertaron el apoyo necesario para hacer posible los resultados de este importante curso de capacitación a nivel superior.**

**Es propósito del Programa Cooperativo promover y difundir ampliamente, por intermedio de los participantes de este curso, investigadores, transferencistas, profesores y demás profesionales vinculados a las actividades relacionadas con el mejoramiento del maíz, los conocimientos y experiencias transmitidos en esta oportunidad, en función de materializar los propósitos de la cooperación técnica recíproca que, con importantes esfuerzos, realizan los países de la Subregión Andina.**

**Nelson Rivas Villamizar  
DIRECTOR DE PROCANDINO**



## INTRODUCCION

Hay diferentes formas de dictar un curso, dependiendo de los objetivos. Cuando el objetivo es aprender habilidades para operar o ejecutar técnicas o metodologías específicas, el curso es muy concreto y sus objetivos muy definidos. Cuando en casos como presente, el curso es parte de un proceso en la formación integral de los profesionales que se preparan para actuar en proyectos específicos para solucionar problemas hasta ahora insalvables, el mismo debe ofrecer el estado de la ciencia en su máxima expresión para que sirva como marco referencial que les permita un desarrollo posterior.

En ese sentido, se sacrifican los aspectos pedagógicos, para ofrecer la base que permita al profesional profundizar todo lo que está a su alcance, de manera que los conocimientos le sirvan realmente para solucionar los problemas vigentes.

La capacitación integral es un proceso largo; jamás se puede pretender lograr metas de capacitación en una semana de trabajo. El profesional debe confrontar los conocimientos recibidos con su propia experiencia; debe tener la literatura a la mano; debe haber construido su marco referencial para poder darle vida y base científica a su experiencia.

En el área de genética y mejoramiento de plantas se comete frecuentemente el error de no profundizar ciertos conceptos, porque supuestamente no se pueden entender con una formación básica insuficiente. El hecho es que, conceptos a un nivel elemental no solucionan problemas; fomentan la repetición; el aislamiento de los conceptos; la rutina mental; la prioridad por las técnicas como fin y no como medio; el cientificismo o uso inapropiado o excesivo de metodologías; la falta de creatividad. No importa cuanto demore la formación integral del mejorador; es necesario iniciarla sólidamente.

El objetivo primordial del Subprograma II del PROCIANDINO, que se forjó a través de un diálogo enriquecido en los eventos tanto individuales como grupales de la primera etapa, se ha canalizado ahora más concretamente en los proyectos para la segunda etapa: modificar la planta en lugar de modificar el ambiente. El objetivo es ambicioso; requiere un nivel de capacitación que tendrá que hacer uso de muchos medios y estrategias.

Cuando en casos como el del PROCIANDINO, se fomenta la formación de redes para coordinar el esfuerzo de los especialistas que trabajan para un fin común, una seria dificultad limita el desarrollo de la red: la falta de un mecanismo de comunicación que permita el intercambio, superando barreras de diferencias en la formación, orientación o, simplemente, la barrera generacional. Cuando el objetivo es muy preciso y todos actúan para su solución, se dinamiza el proceso y se

superan las limitaciones. La teoría se confronta con la práctica; el modelo teórico con los resultados; el profesor con el alumno.

La semilla es para los mejoradores el punto crítico de la confrontación. La calidad del trabajo científico que se hace para generar una variedad mejorada, se concreta en la semilla. Si no se tiene una buena semilla, y si no se la maneja bien, todo el trabajo del mejorador se pierde. Por eso, en este curso se le ha dado atención preferente al tema de la semilla.

La publicación de este curso tiene la finalidad de poner en las manos de los mejoradores los conceptos que se aprendieron y se repiten durante su formación profesional; conceptos que se solidifican en la medida que se repitan cuantas veces sea necesario, hasta que se vuelvan útiles para, a través de la investigación, se logre mejorar la calidad de vida de nuestra población.

**Ricardo Sevilla Panizo**  
**Coordinador Internacional Subprograma,II - Maiz**

## 1. REPRODUCCION DEL MAIZ

### Morfología de los órganos reproductivos

El maiz es una planta monóica; las flores masculinas están en una inflorescencia llamada panoja, y las flores femeninas se desarrollan en una estructura especial denominada mazorca.

Las flores del maiz, tanto femeninas como masculinas, se encuentran unidas en espiguillas; el par de espiguillas es la unidad de estructura.

En la panoja, un miembro del par es pedicelada y la otra no. Cada espiguilla contiene 2 flores. Las flores consisten de 3 estambres, 2 lodículos que se hinchan en época de floración, empujan la lemma, una de las envolturas de la flor, y permiten la salida de los estambres. En la espiguilla estaminada ambas flores son funcionales.

La espiguilla pistilada tiene los mismos elementos que la estaminada, pero la gluma, lemma y palea son más rudimentarias. La espiguilla está formada por 2 flores, de la cual solo la superior es funcional. La inflorescencia femenina consiste de un eje denominado tusa o coronta, sobre la cual, los pares de espiguillas son ordenados por pares. Como cada espiguilla da lugar a un grano y las espiguillas se originan por pares, el número de hileras de grano de la mazorca es par. Cada espiguilla está unida a la tusa por un pedicelo muy corto denominado raquilla.

El número de hileras de grano de la mazorca está determinado, principalmente, por factores hereditarios. El ambiente no modifica esta característica.

La rama lateral que sostiene la mazorca es el resultado de un acortamiento de una rama que tiene una estructura similar al tallo principal. Este pedúnculo de la mazorca tiene varios entrenudos que se han acortado en el proceso de la evolución y, entre cada nudo, nace una hoja que constituyen las brácteas de la mazorca.

---

\* Ing. Agr. M.S. Asesor del Programa de Investigación en Maiz del INIAA y Coordinador Internacional del Subprograma II-Maiz del PROCINDINO.

Las flores del maíz son potencialmente hermafroditas, es decir, aunque la panoja tiene flores funcionales masculinas y la mazorca flores femeninas, las flores masculinas contienen vestigios de órganos femeninos como un pistilo rudimentario, y en las flores femeninas existen 3 estambres rudimentarios. Por esta razón, a veces ocurren flores perfectas en la panoja, que dan lugar a la formación de granos en la panoja y también mazorcas con anteras.

### Gametogénesis y fertilización

La gametogénesis precede a la fertilización y se realiza en el esporofito o planta adulta en 2 partes diferentes. La gametogénesis masculina o microsporogenesis se desarrolla en los estambres, dando lugar a 4 microsporas, cada una de las cuales encierra las 2 células espermáticas en el grano de polen. La gametogénesis femenina o macrosporogenesis da lugar a 4 megasporas, tres de esas megasporas no son funcionales y solo una de ellas da lugar al saco embrionario, donde se encuentra el óvulo, tres células antipodas, 2 sinérgidas y 2 núcleos polares que se fusionan en el momento de la fertilización.

Los granos de polen salen de las anteras en el momento de la anthesis y son transportados principalmente por el viento a los pistilos de las plantas vecinas. Se produce mucho más polen que el necesario para fertilizar todas las flores femeninas, aún en las variedades que tienen panojas muy pequeñas y con pocas flores. El viento transporta el polen a relativamente grandes distancias, pudiéndose considerar que, para mantener un campo aislado de otro, debe estar separado por lo menos 200 metros, dependiendo de la dirección y la fuerza del viento que puede determinar una separación a veces de más de 500 metros.

En general, la floración masculina antecede en varios días a la femenina, situación que se denomina protandria, lo cual es un factor importante en la fecundación cruzada. Es mucho menos frecuente la protoginia, o sea, la maduración primero de la flor femenina.

El polen es funcional dentro de las 24 horas que siguen a la salida de las anteras. Cuando cae sobre los estilos o los pelos estigmáticos, el tubo polínico puede penetrar por el cuerpo del estilo o por uno de los pelos estigmáticos y, una vez dentro del estilo, pasa por el tejido vascular hasta el ovario. El tiempo entre polinización y fertilización varía mucho porque la distancia entre el grano de polen y el óvulo varía de acuerdo al sitio en que cae o penetra el tubo polínico. Para tener una idea de la velocidad de la fertilización, se puede considerar que, bajo buenas condiciones de temperatura y humedad, el tubo polínico puede entrar dentro del pelo estigmático 2 horas después de la polinización y la fertilización puede ocurrir 24 horas después.

La doble fertilización ocurre cuando uno de los núcleos espermáticos del grano de polen se une con el óvulo para formar el embrión y cuando el otro núcleo espermático se une con los núcleos polares previamente fusionados para formar el endospermo.

### Formación del grano

La unión de los gametos da lugar al cigote con el que se inicia la fase esporofítica de la planta de maíz. El cigote se divide por primera vez más o menos 12 horas después de la fertilización. Diez días después de la fertilización, ya se pueden apreciar las partes del embrión: radícula, coleóptilo y escutelo.

Las hojas embrionarias se desarrollan después hasta completar 5 hojas que, en la mayoría de las variedades, ya están presentes a los 40 días después de la polinización. Cuando el grano está maduro contiene 4 raíces: la radícula y 3 raíces seminales.

El endospermo de la semilla es formado por la unión del otro núcleo espermático del grano de polen con los núcleos polares fusionados. Como cada uno de los núcleos polares tiene el número gamético de cromosomas, el tejido resultante de la unión es triploide a diferencia del tejido diploide del embrión. Es muy importante considerar que el endospermo es parte del esporofito y que, aunque está en la misma semilla donde está el embrión, puede mostrar las consecuencias de la segregación génica, mientras que el embrión debe desarrollar para dar lugar a la planta y para que se observe en ella las variaciones hereditarias. Para entender la herencia de las características del grano, es necesario conocer la alternancia de generaciones en maíz.

### Alternancia de generaciones

La planta de maíz es un esporofito con  $2n = 20$  cromosomas en todas sus células. De esos 20 cromosomas, 10 provienen del padre y los otros 10 de la madre. En la planta se forman los gametos en los gametofitos, el masculino en la panoja y el femenino en la mazorca.

Los gametos tienen 10 cromosomas. La unión de un núcleo espermático del grano de polen con la oosfera, da lugar al embrión que tiene 20 cromosomas y del cual se desarrollará la planta adulta. La unión del otro núcleo espermático del polen con el núcleo producto de la fusión de los 2 núcleos polares que tiene 20 cromosomas, da lugar al endosperma del grano de maíz que tiene 30 cromosomas. El conocimiento de este mecanismo es fundamental para entender la herencia de los caracteres del grano de maíz. En la misma mazorca hay caracteres del grano que no segregan (herencia materna) y caracteres del grano que sí segregan. Los caracteres del pericarpio no segregan; en una

mazorca, si el color del grano se debe al pericarpio, todos los granos son del mismo color. Se dice que es herencia materna porque antes de que ocurra la fertilización, el color del pericarpio ya está definido por el genotipo de la planta madre.

A continuación se presenta un cruzamiento en el que segregan una característica de la planta, una del pericarpio y una del endospermo.

El gene dominante P1 produce plantas de color púrpura y su alelo recesivo produce plantas verdes. El gene dominante Su produce grano normal y el alelo recesivo su produce granos dulces arrugados. El gene Ch produce granos con pericarpio de color marrón y su alelo recesivo produce granos amarillos.

Una planta púrpura de granos normales amarillos se cruza como hembra, con una planta verde de granos arrugados de color marrón. La descendencia de este cruzamiento en 2 generaciones sucesivas es como sigue:

(P1) P1 P1 Su Su ch ch (♀) x p1 p1 su su Ch Ch (♂) (P2)

F<sub>1</sub> P1 p1 Su su Ch ch

fenotipo: planta: P1 p1 = púrpura

endospermo: Su Su su = harinoso normal

pericarpio: Ch ch = amarillo (el fenotipo es amarillo porque es herencia materna, a pesar de que el genotipo del embrión es Ch ch).

F<sub>2</sub> Sobre la planta F<sub>1</sub>, se desarrolla la mazorca que alberga la generación F<sub>2</sub>. El embrión de esas semillas da lugar a las plantas F<sub>2</sub>. En la siguiente generación, 75% de las plantas tienen granos marrones, y el 25% tienen granos amarillos.

Segregación de granos de la F<sub>2</sub> (en plantas F<sub>1</sub>):

75% de granos normales, 25% de granos dulces

Segregación de plantas de la F<sub>2</sub>:

75% de plantas púrpuras; 25% de plantas verdes



## 2. HERENCIA DE LAS PRINCIPALES CARACTERISTICAS

### Nomenclatura de los genes del maíz

El maíz es la especie cultivada más estudiada genéticamente. Hasta hace poco, esos estudios aunque contribuyeron enormemente a sentar las bases de los conocimientos actuales en biología celular, se aplicaron en forma muy limitada en el mejoramiento genético. Actualmente, que ya se vislumbra la posibilidad de movilizar, recombinar e intercambiar genes más rápida y eficientemente, con las técnicas de Ingeniería Genética, es necesario que los mejoradores de maíz conozcan mejor el genome, la localización de los genes en los cromosomas, la relación entre ellos, y con los genes marcadores de naturaleza bioquímica.

Para familiarizarse con el genome es necesario conocer las reglas que gobiernan la nomenclatura de los genes del maíz. Durante mucho tiempo, los genetistas usaron las letras para denominar a los genes. En 1954 se reunió un Comité internacional para definir nombres y símbolos genéticos, que presentó una propuesta que fue adoptada universalmente en 1958.

El Comité recomendó 14 reglas que se presentan a continuación:

- 1) Para la denominación de los factores hereditarios se debe dar preferencia a un idioma que tenga más universalidad.
- 2) Los símbolos de factores hereditarios derivados de sus nombres originales, deben ser escritos en letras romanas con tipos distintivos, preferentemente itálicos, y deben ser lo más cortos posible. Ejemplo: en *Drosophila* el gene para alas rudimentarias se denomina "rudimentary" y se designa con la letra "r". En maíz el gene "virescent" es designado con la letra "v".

Posteriormente, cuatro investigadores de los Estados Unidos presentaron a la consideración de los genetistas que trabajaban en maíz, una serie de modificaciones que pueden ser válidas para todas las especies. La recomendación número uno de los genetistas de maíz, trata de solucionar el problema de la escasez de símbolos cuando se trabaja con una sola letra. La recomendación dice que "cada locus se designa con un símbolo en letras minúsculas cursivas (itálicas)". Se recomienda que en el futuro todos los símbolos tengan tres letras.

- 3) El nombre y símbolo de un dominante empieza con una letra mayúscula, y el de un recesivo con una letra minúscula. Ej. "Bk" es el mutante dominante "blue kernel" del trigo; "y" es el mutante recesivo para el fenotipo amarillo de *Drosophila*.



- 9) Genes ligados y cromosomas correspondientes son designados preferentemente por números arábigos.
- 10) Las letras X ó Y son recomendadas para designar los cromosomas sexuales.
- 11) Las fórmulas genéticas son escritas como fracciones con los alelos maternos escritos primeros o arriba. Diferentes grupos ligados se escriben en secuencias numéricas, pero son separados con punto y coma. Símbolos de genes no localizados se disponen dentro de paréntesis al final de la fórmula.
- 12) Las aberraciones cromosómicas deben ser indicadas por: Df: deficiencia; Dp: duplicaciones; In: inversión; T: translocación; Tp: transposición.
- 13) El número cigótico de cromosomas es indicado por  $2n$ , y el número gamético por  $n$ ; y el número básico por  $x$ .
- 14) Símbolos de factores extracromosómicos deben ser encerrados dentro de corchetes, y preceden a la fórmula génica.

Los genetistas de maíz han hecho recomendaciones con relación a las mutaciones inducidas o naturales que se encuentran en alta frecuencia en algunos loci: "Un lugar o evento mutacional se designa por un número aislado, , número de laboratorio o designación previa, siguiendo el símbolo génico y separado por un guión. Ej. sh2-6801".

"Una mutación en un locus desconocido responsable de un fenotipo similar a aquel condicionado por mutaciones de uno o más loci conocidos, puede ser designado por el símbolo génico apropiado, un asterisco para indicar que el locus es desconocido, y un número de laboratorio. Ej. bt (#)-7011.

Después que se llevan a cabo las pruebas de alelismo con mutantes de un locus dado, el número de ese locus debe sustituir al asterisco, pero se debe mantener el número de aislamiento de laboratorio. Ej. bt2-7011.

### Caracteres cualitativos

Producen manifestaciones fácilmente distinguibles en el fenotipo y no son afectados por el ambiente, de manera que es relativamente fácil diferenciar las variantes de una característica. A pesar de eso, y debido a que los genes interaccionan unos con otros, se hace difícil en muchos casos seguir la segregación de un determinado gene.

Los caracteres cualitativos cuya herencia merece más atención son: color de la planta, color del grano, textura del grano, calidad bromatológica del grano (proteína, almidón, aceite); y herencia de la resistencia vertical a plagas y enfer-

medades.

### Herencia del color de la planta

El color de la planta puede ser muy útil como indicador de factores de evasión, como en el caso de la tolerancia al frío, o de resistencia a plagas. Es útil también para describir variedades, detectar mezclas en semilleros, diferenciar razas, poblaciones y segregantes de híbridos.

Hay más de 10 genes que son responsables en mayor o menor grado del color de la planta. El dominante B en el cromosoma 2, produce un pigmento rojo cuando la planta recibe la luz solar; el dominante P1 en el cromosoma 6 es responsable de un pigmento púrpura aún en ausencia de la luz solar.

Plantas de genotipo BB P1 P1 son de color púrpura intenso si está presente el gene A localizado en el cromosoma 3. Este gene A tiene una serie de alelos múltiples, uno de los cuales es compuesto, de manera que si la planta tiene el gene  $A^{\alpha}$  ( $\alpha$ ) la planta es de color marrón rojizo. Si el alelo  $A^{\beta}$  ( $\beta$ ) está presente, la planta es púrpura. El mutante a del mismo locus produce plantas de color marrón con tonos dorados. Otro gene A-2, localizado en el cromosoma 5 tiene un alelo a-2, que produce plantas de color ocre (marrón oscuro con tonos amarillos) en plantas de genotipo AA BB P1 P1.

El gene Bz en el cromosoma 9 tiene un alelo recesivo que produce plantas de color caoba (marrón rojizo ladrillo). Cuando están presentes a-2 y bz el color es caramelo (marrón claro con suaves tonos de color amarillo y rojo).

Otro gene Bz-2 localizado en el cromosoma 1 también produce color caoba, pero interacciona de tal modo con el gene A-2 que, si este es homocigota A-2 A-2, el color es caoba y si es A-2 a-2 el color es más oscuro.

El alelo recesivo c-2 en el cromosoma 4 resulta en un debilitamiento del color. Cuando está presente con bz, el color es caoba pálido y cuando está con a-2 el color es ocre pálido.

El alelo pr recesivo localizado en el cromosoma 5 produce color marrón oscuro en genotipos AA A-2A-2  $B_3B_3$   $B_3-2B_3-2$  C-2C-2.

Otro gene que modifica el fenotipo de individuos bb P1 P1 y bb pl pl es el gene R localizado en el cromosoma 10. Este gene tiene una serie de alelos múltiples. El alelo  $R^{\dagger}$  produce plantas verdes en genotipos bb P1 P1 y bb pl pl.

O sea, las plantas verdes pueden ser A-bb P1-Rg-ó A-bb pl pl  $R^{\dagger}$ -. Si no tienen el alelo  $R^{\dagger}$  pueden ser verdes por la presencia de a; aaB-pl pl ó aa bb P1- ó aa bb pl pl.

Cuando están presentes todos los dominantes A, A-2, Bz, Bz-2, C-2, Pr, R, el fenotipo de BB P1 P1 ó Bb P1 P1 es púrpura, independiente de la luz del sol; BB pl pl ó Bb pl pl es Rojo Sol, depende de la luz del sol para expresarse o sea partes no expuestas al sol son verdes o rojo diluido; bb pl pl es Rojo Sol diluido.

Debido a la cantidad de genes que afectan el color de la planta es muy difícil conocer el genotipo de una población o variedad si está segregando para varios genes. En las poblaciones de la Zona Andina, eso parece ser el caso, o sea, es posible que existan todos los mutantes que afectan a esta característica y algunos de ellos están segregando en razas nativas. El conocimiento del comportamiento en cruces de algunas de las variantes de color de planta más frecuente puede ser de mucha ayuda.

- a. Los genes responsables del color marrón son recesivos a los que producen color púrpura intenso. El cruce de un marrón por un púrpura produce púrpura en F1 y segrega púrpura y marrón en la F2.
- b. El cruzamiento de Rojo Sol por púrpura diluido se complementa para dar púrpura. Rojo Sol y púrpura diluido funcionan como dominantes cuando se cruzan por Rojo Sol diluido.
- c. El cruce de una planta púrpura por una Rojo Sol produce plantas púrpuras en la F1 y segrega púrpura y Rojo Sol en la F2. Púrpura también se comporta como dominante si se cruza con púrpura diluido y con Rojo Sol diluido.
- d. Debido a que el verde es causado por el gene dominante R<sup>f</sup> en plantas homocigotas bb, una planta verde cruzada con una púrpura diluido o con una Rojo Sol diluido, produce todas verdes en la F1 y segrega verdes y coloreadas en la F2. Verde x púrpura o por Rojo Sol resulta en púrpura o Rojo Sol en la F1.
- e. Es más frecuente que el color verde sea debido a la presencia del recesivo a ó a-2 en genotipos BB plpl ó bb P1 P1 ó bb plpl. En ese caso, el cruce de una planta verde por una púrpura diluida o Rojo Sol diluido, produce plantas coloreadas en la F1 y segrega verde y coloreado en la F2.

#### Herencia de la pubescencia de la planta

El gene Hs en el cromosoma 7, produce pubescencia en los tallos y vainas de las hojas. Hs es dominante al alelo normal hs,

pero la dominancia es parcial; la F1, Hs/hs es menos pubescente que el progenitor Hs/Hs.

Sin embargo, el sentido de la dominancia depende del progenitor. En algunos cruces, la F1 es no pubescente.

### Herencia del color del grano

La herencia del color del grano se complica porque el color se expresa en 3 partes distintas del grano: pericarpio, aleurona y endospermo. Si el pericarpio es coloreado no se expresa el color de la aleurona y el endospermo. No hay efecto del polen que fertilizó el grano. No hay segregación del color dentro de una misma mazorca. Si el pericarpio es incoloro, se expresa el color de la aleurona. Si la aleurona es coloreada no se expresa el color del endospermo. El polen que fertilizó el grano aporta uno de los 3 alelos. Si es dominante se expresa en el grano (xenía). El color puede segregarse dentro de una misma mazorca. Si pericarpio y aleurona son incoloros, se expresa el color del endospermo. Hay efecto del polen que fertilizó el grano y, por lo tanto, hay xenía. El color puede segregarse dentro de una misma mazorca.

### Color del pericarpio

El pericarpio puede ser incoloro, rojo, amarillo, café claro, marrón, rojo capa blanca, marrón rojizo, rojo oscuro y negro. Además, el pericarpio puede ser variegado si tiene líneas longitudinales de color rojo o marrón sobre el pericarpio incoloro, o puede ser mosaico si tiene zonas o sectores del grano de distinto color. En la Zona Andina, existen todos esos colores y en muchos casos las variedades que los muestran son muy importantes.

El gene responsable del color del pericarpio es el gene P, localizado en el cromosoma 1. Este gene tiene una serie de alelos que se detallan a continuación:

P-ww = pericarpio incoloro - tusa blanca  
P-rr = pericarpio rojo - tusa roja  
P-rw = pericarpio rojo - tusa blanca  
P-wr = pericarpio incoloro - tusa roja  
P-cr = pericarpio rojo capa blanca - tusa roja  
P-cw = pericarpio rojo capa blanca - tusa blanca  
P-vv = pericarpio variegado  
P-mo = pericarpio mosaico

P-ww es recesivo a todos los demás alelos de coloración. Para que se expresen los alelos y produzcan color rojo, debe estar presente también el alelo A del cromosoma 3; para que produzca color marrón debe estar presente el alelo A<sup>b</sup> y para que produzca color marrón rojizo debe estar el alelo a<sup>p</sup>, además del

alelo característico de P. Por ejemplo, el color rojo variegado está dado por AP-vv y el marrón variegado: A<sup>b</sup>P-vv y el marrón rojizo variegado a<sup>p</sup>P-vv.

El alelo A<sup>b</sup> consiste de dos elementos  $\alpha$  y  $\beta$ ; ellos se separan por crossing-over y por sinapsis oblicua. El heterocigota A<sup>b</sup>/a produce dos nuevos alelos, cuyo fenotipo es como A, pero más diluido. Uno de esos alelos A<sup>d</sup> es estable, y el otro es mutable.

Para que el pericarpio sea negro, debe estar presente además de A y P-rr, el dominante Pl del cromosoma 6 (ver herencia del color de la planta) y el recesivo r<sup>ch</sup> del cromosoma 10. O sea que el maíz negro como el Kcully es A P-rr Pl - r<sup>ch</sup>. En muchos casos, se nota que el grano es más claro y la tusa es roja; eso es debido a la presencia de pl en lugar de Pl.

Los alelos A<sup>b</sup> y a<sup>p</sup> son dominantes a A, de manera que si se cruza marrón por rojo, la descendencia es de color marrón.

Hay, además, 2 genes que producen pericarpio marrón: el gene dominante Ch en el cromosoma 2 y el gene recesivo bp en el cromosoma 9. Cuando están presentes juntos Ch y P-rr, el pericarpio es rojo, pero es marrón si está junto Ch con P-vv y P-mo.

### Color de la aleurona

Se conocen más de 12 genes que afectan el color de la aleurona. Para que se desarrolle el pigmento deben estar presentes los siguientes genes dominantes: A, A-2, A-3, C, C-2 y R, así como el recesivo i (el dominante I inhibe el color). Basta que uno de los dominantes falte para que no se produzca el color.

El color específico en genotipos A, A-2, A-3, C, C-2, R, ii es dado por los siguientes genes: Pr produce aleurona morada, domina a pr que produce aleurona roja; aleurona púrpura Bz domina a aleurona de color pardo pálido verdoso (bronce) bz. Otro gene localizado en otro cromosoma bz-2, produce el mismo efecto. La raza Piricinco de la Selva del Perú tiene una alta frecuencia de este gene.

El moteado típico de algunas razas es causado por los genes Dt-1 del cromosoma 9, Dt-2 del cromosoma 6 y Dt-3 del cromosoma 7. El moteado también es producido por la presencia de un alelo R y 2 r, o sea, el genotipo Rrr en la aleurona.

El gene R tiene una serie de alelos. R produce aleurona morado, R<sup>h</sup> produce manchas irregulares moradas en la corona del grano incoloro; R<sup>m</sup> produce manchas claras en granos morados; R<sup>st</sup> produce manchas pequeñas púrpuras en granos incoloros.

Además, el gene Bh produce un fenotipo parecido a R<sup>st</sup>, o sea, manchas pequeñas irregulares de color púrpura en granos

incoloros.

El gene dominante Br en el cromosoma 7 produce aleurona marrón amarillento pálido.

El color de la aleurona segrega dentro de la mazorca, o sea, que dentro de una mazorca se pueden encontrar granos púrpuras, rojos y moteados. Como la aleurona es 3 n, hay 3 alelos para cada gene en el tejido de la aleurona. Si basta la presencia de uno de los dominantes, es posible que se exprese en la mazorca el alelo aportado por el padre (xenia). No siempre se expresa el alelo aportado por el polen. En caso de que haya diferencias en el genotipo Aaa Vs. AAa, se dice que hay efecto de dosis, o sea, 2 dosis de A tienen un fenotipo diferente que una sola dosis de A.

### Color del endospermo

Hay mucho menos variación en el color del endospermo que en el color del pericarpio y aleurona. El endospermo puede ser amarillo o blanco. El endospermo amarillo es producido por un gene dominante Y en el cromosoma 6.

El gene Y se expresa solo en granos duros o en los sectores de endosperma duro. Por lo tanto, la expresión del gene Y en genotipos con 1, 2 y 3 alelos de Y se presenta a continuación:

En endospermo duro:

yyy = blanco  
Yyy = amarillo  
YYy = amarillo  
YYY = amarillo

En endospermo harinoso:

yyy = blanco  
Yyy = blanco  
YYy = blanco  
YYY = blanco

En maíces de grano duro, si se cruza una planta de endospermo amarillo por una de endospermo blanco, el grano en la planta madre se convierte en amarillo. La autofecundación de la planta proveniente de esos granos, produce una proporción de 3 amarillos y 1 blanco en la misma mazorca. Si se cruza una planta blanca por una amarilla, los granos son amarillos y producen la proporción de 3 amarillos y 1 blanco en la F2. Sin embargo, hay algunas referencias que dicen que hay efecto de dosis, o sea, que el fenotipo del grano en la planta madre, depende del genotipo de la planta madre.

Hay varios genes denominados lw que reducen el color amarillo en el endospermo, dando una apariencia de color limón blanquecino. Estos son recesivos y se muestran comúnmente segregando 3 amarillos normales, 1 limón blanquecino en una mazorca.

Wc en el locus 104 del cromosoma 9, produce capa blanca en endospermo amarillo.



Hay un gene dominante I, que causa la inhibición parcial de endospermo amarillo, y produce amarillo pálido.

Y-I = amarillo pálido  
Y-ii = amarillo oscuro

yy I = blanco  
yy ii = blanco

Herencia de la textura del grano

El endospermo está formado por gránulos de almidón, dependiendo la textura del grano de la densidad de los gránulos dentro del endospermo. Así, en el maíz duro y el maíz reventón, el almidón está densamente compactado sobre todo en la región superior del grano; en los maíces dentados, la zona de mayor densidad está alrededor del embrión siendo menos densas las partes externas, y en los maíces harinosos la densidad de gránulos de almidón es mucho menor.

La diferencia entre duro y harinoso en los maíces de la Zona Andina es debida a la presencia del gene fl-1 que tiene efecto de dosis, o sea que:

F1/f1/f1 = harinoso  
F1/F1/f1 = duro

Es decir, que no hay xenia. Si se cruza un maíz harinoso de la Zona Andina con un maíz duro, el fenotipo del grano formado en la planta que produce la mazorca, depende del genotipo de la planta madre. Así, se pueden presentar los 2 casos:

Gameto del padre	Gameto de la madre	Genotipo endospermo	Proporción en la F2
f11 (harinoso)	F11 (duro)	f1/F1/F1 (duro)	50% duro 50%harinoso
F11 (duro)	f11 (harinoso)	F1/f1/f1 (harinoso)	50% duro 50%harinoso

En los maíces duros de la Zona Andina (morochos), el almidón duro no ocupa todo el endospermo si no solo una capa superior, muy delgada, del grano. No se sabe si este fenotipo es causado por un alelo de fl-1 o si es debido a la acción de genes modificadores que disminuyen la expresión de F1-1. En todo caso, si se cruza morocho x harinoso, el comportamiento de la descendencia es como se ha mostrado anteriormente, lo que prueba parcialmente que morocho tiene el mismo gene que duro y que la expresión menor es debida a los modificadores. Otra evidencia de que son modificadores, es que cuando se cruza morocho x duro es

difícil clasificar la descendencia debido a que la herencia de la extensión de endosperma duro es cuantitativa.

Otros genes que cambian la textura del endospermo son *su-1* localizado en el cromosoma 4 y *su-2* en el cromosoma 6. Ambos son recesivos y en los dos casos, el alelo harinoso normal *Su*, si es aportado por el polen modifica el endosperma de plantas de genotipos *su su*. Se denomina dulce a "*su*" porque no permite la transformación de azúcar a almidón en el endospermo, de manera que el grano permanece con alto contenido de azúcar, lo que le da un sabor dulce.

Si se cruza harinoso x dulce, la mazorca híbrida presentará siempre granos harinosos y la F<sub>2</sub>, o sea, si se autofecunda la planta proveniente del grano híbrido, produciría una proporción de 3 harinosos - 1 dulce:

Gameto del padre	Gameto de la madre	Genotipo del endospermo
<i>Su</i> (harinoso)	<i>su</i> (dulce)	<i>Su/su/su</i> (harinoso)
<i>su</i> (dulce)	<i>Su</i> (harinoso)	<i>su/Su/Su</i> (harinoso)

Granos dulces deben producir plantas con mazorcas con todos los granos dulces. Si aparecen granos harinosos, es porque han recibido polen extraño.

#### Herencia de la calidad del grano

#### Herencia de la calidad de la proteína del endospermo

El endospermo del grano de maíz tiene entre 5 a 12% de proteína. Los maíces de granos grandes harinosos de la Zona Andina tienen porcentajes muy bajos de proteína. La cantidad ó % de proteína en el grano es un carácter cuantitativo, gobernado por muchos genes y, por lo tanto, susceptible de mejorar por selección recurrente, como ha sido demostrado en la Universidad de Illinois, donde después de seleccionar por casi 80 años consecutivos, todavía se mantiene ascendiendo el % de proteína en el grano.

La herencia de la calidad de la proteína es más bien de tipo cualitativo. La proteína normal del maíz es deficitaria en 2 aminoácidos básicos: lisina y triptofano. Los genes que mejoran la calidad del grano, aumentan el porcentaje de ambos aminoácidos en la proteína hasta llegar a más o menos 3.6% de lisina y 0.7% de triptofano en la proteína. Existen, por lo menos, 2 genes conocidos que producen este efecto: *o-2* en el cromosoma 7 y *fl-2* en el cromosoma 4.

*o-2* es un recesivo cuya herencia es muy parecida a *su*, es

decir, si se cruza opaco x normal, la F1 siempre es normal, no importa cual sea el padre que aporta el polen y la F2 segrega 3 normales y 1 opaco.

El problema de la incorporación del gene opaco es que tiene endosperma harinoso, de manera que no se puede distinguir de los granos harinosos normales.

El genotipo del endospermo de los granos opacos es o/o/o. Si plantas homocigotas para el gene opaco reciben polen normal, el genotipo del grano hibrido será O/o/o y la proteína será normal, de ahí que es muy importante que, poblaciones de maíces opacos se mantengan aisladas de los maíces normales.

El gene f1-2 es un dominante, o sea, que es harinoso en dosis simples. La herencia de f1-2 funciona como se muestra a continuación:

Gameto del padre	Gameto de la madre	Genotipo del endospermo	Proporción en la F2
f1-2 (harinoso)	F1-2 (duro)	f1/F1/F1 (har.)	3 harinoso 1 duro
F1-2 (duro)	f1-2 (harin.)	F1/f1/f1 (har.)	3 harinoso 1 duro

El gene f1-2 no se ha usado tanto como el 0-2 para mejorar la calidad de la proteína, debido a que su expresión era algo errática, posiblemente causado por el hecho de que en algunos genotipos no se mostraba como dominante.

#### Herencia de la calidad del almidón

El almidón de maiz está formado de amilosa y amilopeptina. Se conoce por lo menos un gene recesivo (wx) que produce un almidón con muy poca amilosa y casi todo amilopeptina. Siendo recesivo, el único genotipo "waxy" es wx/wx/wx. Hay xenia, de manera que basta un alelo normal para que el almidón pierda su calidad. En la F2 segrega 3 normales, 1 waxy en la misma mazorca.

#### Herencia de la calidad del aceite

La calidad se hereda en forma cualitativa. Se conoce un gene que gobierna la cantidad de ácidos grasos. Ln-1 que produce baja cantidad de linoleico, y alto oleico, domina a ln-1 que produce alto linoleico y bajo oleico.

## Herencia de la resistencia a plagas y enfermedades

Existen muchos ejemplos de genes mayores que condicionan la herencia de la resistencia a plagas y enfermedades. Sin embargo, en la gran mayoría de los casos, ellos son muy específicos para un determinado germoplasma y ambiente. Por esa razón, la resistencia debe estudiarse en el mismo ambiente donde se va a producir un determinado genotipo. Además, en muchos casos, hay el problema de la variabilidad entre razas del patógeno que hace inoperante, en un momento dado, un gene de resistencia al variar la raza fisiológica del patógeno.

### **Puccinia sorghi**

Existen genes dominantes para resistencia en 5 loci diferentes. Rpl está localizado en el lado distal del cromosoma 10. Tiene cerca de 0.4 unidades de longitud. A sus lados está Rp5 a una distancia de 1.1 unidades Morgan, y al otro lado, Rp6 a 2.1 unidades. El gene Rp3 está en el cromosoma 3. Este es resistente a una raza de roya, pero susceptible a otras. El gene Rp4 está en el brazo corto del cromosoma 4. Es dominante y está presente en la raza Cuzco. Este gene se ha transferido a líneas norteamericanas, confiriéndoles resistencia a la roya.

El gene Rpl tiene muchos alelos, se conocen desde el Rpl<sub>a</sub> al Rpl<sub>m</sub>. Se sabe que es un gene complejo, porque hay recombinación entre los alelos, por ejemplo, la recombinación entre Rpl<sub>a</sub> y Rpl<sub>k</sub> es 0.17%.

### **Puccinia polysora**

Hay varios genes que condicionan la resistencia, pero son muy específicos, como Rpp1 que confiere resistencia a una sola raza. El gene Rpp2 es incompletamente dominante, es decir, que la F1 no es totalmente resistente. El gene dominante Ppp9 es el más usado, está ligado a Rpl con el que se recombina mostrando 1.6% de recombinación.

### **Helminthosporium turcicum**

La resistencia es monogénica, con un gene simple dominante Ht. La dominancia no es completa; el mayor nivel de resistencia es de Ht/Ht. Ht está localizado en el brazo largo del cromosoma 2, en el locus 121.

Ht no es el único gene que gobierna la resistencia a esta enfermedad. Se han detectado, usando translocaciones heterocigotas otros genes localizados en 3S (brazo corto del cromosoma 3); 6S, 6L (brazo largo del cromosoma 6), 1L, 7S, 7L, 8S, 10L y 10S.

En algunos cruzamientos de resistentes por susceptibles, la segregación en F2 fue de 15 resistentes y 1 susceptible, proporción típica de genes duplicados. Sin embargo, hay diferencias entre los fenotipos resistentes en producción de fitoalexinas que inhiben el crecimiento del hongo; y en la extensión de las lesiones cloróticas y necróticas que suprimen la esporulación del patógeno.

El gene bx que causa una baja producción de DIMBOA, interacciona con Ht. El número y tamaño de las lesiones es mayor en genotipos bx bx. El genotipo ht ht bxbx muestra extrema susceptibilidad. La mayor inhibición del tubo germinativo de las esporas, y de esporas germinadas se logra en Ht Ht Bx Bx, y la menor inhibición en ht ht bxbx. O sea que Ht, Bx se complementan para producir un mecanismo de resistencia.

### **Virus del Mosaico del Enanismo**

Existen dos genes complementarios; cuando los dos dominantes están presentes el genotipo es resistente. Parece que la resistencia es gobernada por pocos genes mayores, de 2 a 4, con una serie de modificadores. Los genes mayores no han sido localizados en los cromosomas, pero por pruebas genéticas se sabe que están en 6S, 6L y en algún lugar del cromosoma 1, y del cromosoma 9.

Aunque se han detectado genes mayores cualitativos responsables de la resistencia a otras enfermedades, la herencia de la resistencia es principalmente cuantitativa.

### **Caracteres cuantitativos**

Son aquellos que se miden, como la altura de la planta, o se cuentan, como el número de días de siembra a floración. En general, se distribuyen normalmente, es decir, en una población la mayoría de los individuos tienen el valor promedio o están más o menos cerca al promedio y progresivamente va disminuyendo el número de individuos con los valores extremos. El ambiente modifica dentro de ciertos límites la expresión de la característica. Es decir, si por ejemplo, una planta tiene los genes para ser precoz, esta puede necesitar de 80 a 100 días para florear, dependiendo del ambiente, pero nunca se retarda tanto como 150 a 180 días que caracterizan a las plantas tardías.

La herencia de caracteres cuantitativos se determina con métodos especiales que se describirán en otro capítulo de este curso. Sin embargo, la simple observación y comparación de los parentales y diferentes generaciones de un cruzamiento entre líneas o variedades contrastantes, puede proporcionar evidencias de que el carácter es cuantitativo. El ejemplo que se presenta a continuación ilustra esa situación:

1. Si los progenitores tienen los valores extremos, o sea la planta más baja (P1) cruzada por la más alta (P2), la descendencia o generación F1 es intermedia. La siguiente generación que se obtiene al cruzar individuos de la F1 produce la mayoría de las plantas como las de la F1, pero aparecen plantas tan bajas como las plantas (P1) y tan altas como (P2). Se encuentran también plantas de todo tamaño, siendo más frecuentes las que muestran valores intermedios.
2. La variación, o diferencia en altura de planta, entre plantas de la F2, es mucho mayor que las de P1, P2 y F1. Sin embargo, también hay diferencias entre las plantas de P1, P2 y F1. Así, por ejemplo, P1 varía de 1.10 a 1.50 y P2 varía de 3.7 a 4.1. F1 presenta un promedio de 2.60 y una variación que va de 2.40 a 2.80. En la F2 la variación es mucho mayor, de 1.10 a 4.1, o sea, que hay plantas tan bajas y tan altas como P1 y P2.
3. La variación en P1, P2 y F1 puede ser genética, es decir, las plantas pueden ser genéticamente distintas; pero principalmente, la variación es ambiental. La variación en F2 es genética y ambiental. La selección será más eficiente en una generación segregante, tal como F2 que dentro de una población. Sin embargo, también hay suficiente variabilidad genética dentro de variedades y, por lo tanto, la selección para modificar la altura de planta puede ser eficiente como se ha demostrado en el trabajo hecho en el CIMMYT para reducir la altura de planta de la raza Tuxpeño.
4. Si las plantas más bajas y las más altas están agrupadas en sectores dentro de un campo, la variación es más bien ambiental. Si en un sector pequeño del campo, como puede ser una parcela de un surco de 10 metros que ha tenido un manejo, fertilización y riego uniforme, se observa diferencias notables entre plantas, entonces la variación es genética y, por lo tanto, la selección puede ser eficiente.
5. El cruzamiento entre razas o variedades no relacionadas puede dar en la descendencia en generaciones segregantes, plantas más bajas o más altas que los progenitores, por segregación transgresiva.

Las características de este tipo, cuya herencia debe ser conocida por agronomistas y mejoradores son las más importantes desde el punto de vista agronómico, como: rendimiento, altura de planta y mazorca, precocidad, prolificidad, resistencia horizontal a plagas y enfermedades y tolerancia a factores adversos de clima y suelo.

### 3. LOS GENES EN LOS CROMOSOMAS

#### Localización de genes en los cromosomas

En el año 1935, Emerson, Beadle y Fraser publicaron una recopilación de todas las investigaciones que se habían hecho para localizar los genes en los cromosomas de maíz. Los datos se obtuvieron de pruebas de 2 puntos, 3 y 4 puntos. En el caso de las pruebas de 2 puntos, o sea, cruzamientos hechos con progenitores que difieren en 2 genes localizados en el mismo cromosoma, la fase de ligamiento se expresó con las letras C (coupling), ó R (repulsión), seguidas por la letra S, si la planta fue autofecundada, ó B, si era retrocruzada al doble recesivo. El doble dominante era expresado como XY, y el doble recesivo como xy.

Por ejemplo, la recombinación entre los genes mutantes *ba1* que produce nervaduras marrones, y *pr1* que produce aleurona roja, se obtuvo promediando datos de 6 estudios utilizando retrocruzas al doble recesivo, y uno utilizando datos de F<sub>2</sub>, o sea la progenie de autofecundaciones. En total, en las pruebas utilizando retrocruzas, se observaron 17,146 individuos, de los cuales 3,867 fueron recombinados, o sea, 23%.

Para el caso de la prueba de 3 puntos, los datos se presentaron mostrando la recombinación por regiones, comparándolas con las recombinaciones parentales, como se muestra a continuación:

Genotipo de F <sub>1</sub>	Combinaciones parentales	Recombinaciones						Total
		Región 1		Región 2		Región 1 y 2		
$+ lq^2+$	400      303	196	210	76	62	39	29	1,315
$a_1 + Rg_1$	703	406		138		68		
		30.9%		10.5%		5.2%		

Las primeras investigaciones, como las de Brink, cuyos resultados se presentan en el ejemplo anterior, no fueron suficientes; porque por una serie de factores el porcentaje de recombinaciones no refleja exactamente la distancia entre los genes en los cromosomas. El porcentaje de doble recombinación, o sea recombinaciones en las regiones 1 y 2 simultáneamente, debió haber sido, si no hay interferencia:  $0.309 \times 0.105 = 0.032$ , o sea, 3.2%, y los resultados muestran un valor mucho mayor, 5.2%.

Todos los años, los genetistas reportan sus estudios para localizar los genes al Maize Genetic Cooperation News Letters; el del año 1988, publicó como todos los años, el mapa cromosómico de maíz con los datos más recientes. El gene *ai* está localizado en el locus 149, 1g2, en el locus 101; y *Rgl* en el locus 67.

**Uso de aberraciones cromosómicas**

Varias aberraciones cromosómicas se utilizan para localizar los genes en los cromosomas. La aberración que se usa más frecuentemente para determinar en qué cromosoma, o brazo cromosómico está un gene determinado, es la translocación heterocigota. Una translocación heterocigota es un intercambio de partes entre cromosomas no homólogos, o sea un intercambio en solo uno de los cromosomas homólogos. Por ejemplo, una translocación entre los cromosomas 1 y 2, producirá los siguientes gametos:



En la sinapsis de la primera división meiótica, los cromosomas se disponen en forma de cruz, porque las partes homólogas tienden a permanecer unidas. En la disyunción se pueden separar los cromosomas homólogos en varias formas, produciendo gametos no viables (ver Figura 1).

El método para localizar los genes en los cromosomas se basa en los siguientes hechos:

Las translocaciones heterocigotas se manifiestan por la semiesterilidad en la descendencia.

En general, en maíz, el 50% de las plantas, progenie de una translocación heterocigota, son estériles.

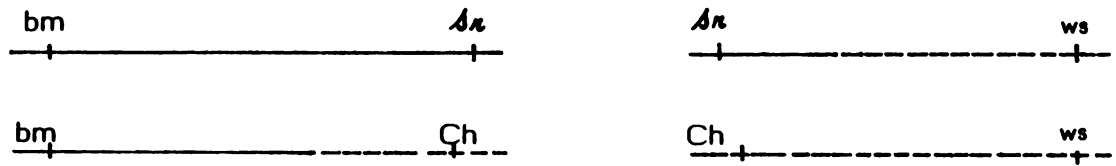
El punto de intercambio se comporta en las progenies segregantes como un marcador. O sea, el punto de translocación puede ser considerado como un locus, porque produce un efecto fenotípico que es la semiesterilidad. El símbolo convencional para la translocación es T, y t es el cromosoma normal sin translocación.

El método más común de usar translocaciones heterocigotas para localizar genes en los cromosomas, utiliza una serie de marcadores con translocaciones, habiendo un marcador para cada uno de los brazos cromosómicos. El método es el siguiente:

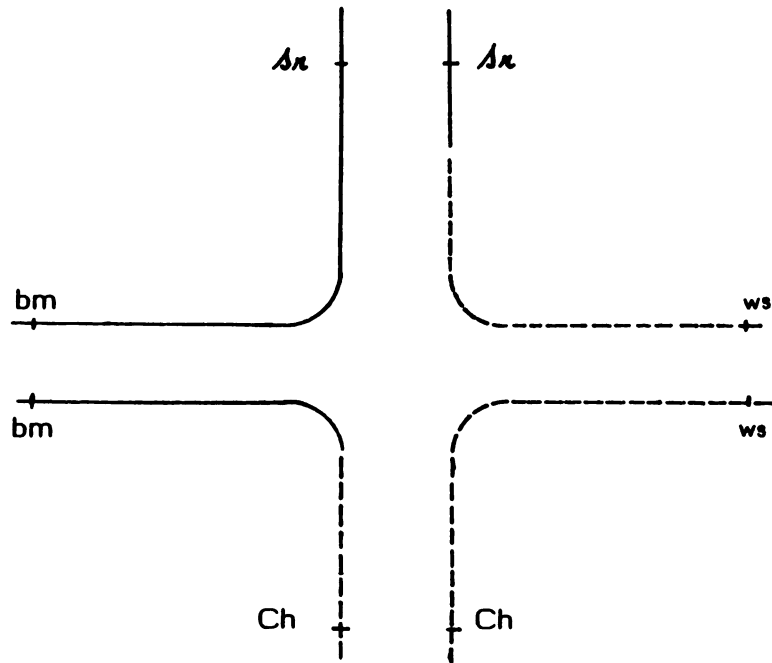


**Figura 1:**

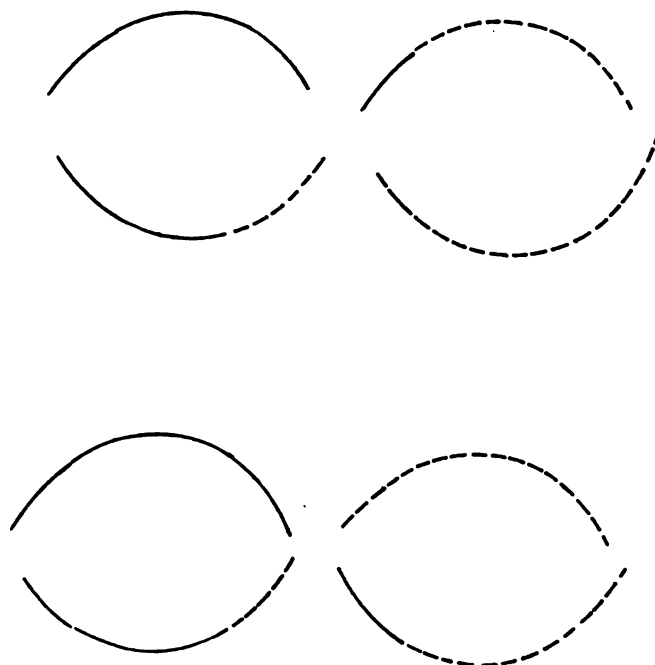
Translocación entre el cromosoma 1 y 2:



Disposición de los cromosomas en sinapsis (profase de la primera división meiótica):



Disyunción de los cromosomas homólogos:



Gametos no viables porque les falta un sector del cromosoma 2 en el de arriba y un sector del cromosoma 1 en el de abajo.

Gametos viables.

1. Cruzar el progenitor con el caracter a ser estudiado con la serie de marcadores con translocaciones.
2. Retrocruzar las plantas F1 parcialmente estériles, portadoras de la translocación heterocigota, al progenitor que tiene los genes recesivos para el caracter.
3. Cultivar la progenie de la retrocruza, y clasificar las plantas para el caracter, y para esterilidad parcial.
4. Comparar los grados de expresión del caracter y su frecuencia, entre las plantas fértiles y las parcialmente estériles. Si la frecuencia de la característica que se está estudiando, difiere significativamente dentro de las plantas fértiles y semiestériles, los genes que condicionan esa característica están ligados en el cromosoma que tenía la translocación.

Para mapear, o localizar el gene en un sitio específico del cromosoma, se usa una línea con la translocación heterocigota. La línea debe ser también homocigota para un gene marcador del endospermo, como el gene wx que es el más comúnmente utilizado. El gene wx produce endospermo "waxy", está localizado en el locus 59 del cromosoma 9. Para usar el método, es necesario tener la línea con la translocación en los cromosomas.

El procedimiento es diferente si el gene es dominante o recesivo. Si es dominante, se cruza wxwx T1-9 x WxWx RR (suponiendo que el gene que se quiere localizar es resistente a una enfermedad). La F1 es parcialmente estéril. Se retrocruza la F1 por el recesivo susceptible; más o menos el 50% de los gametos son estériles, de manera que si la planta tiene una translocación heterocigota, la descendencia es semiestéril.

Se separan las semillas normales Wx- de wxwx (waxy), en las plantas descendientes de la retrocruza, y se siembran en hileras adyacentes; se compara el grado de expresión del carácter estudiado en las 2 hileras.

Casi todas las plantas de la hilera con semilla Wx han recibido la combinación parental - no intercambio. Las plantas con semilla wx, poseen la combinación con el intercambio, y son parcialmente estériles. O sea, los únicos gametos posibles son:

wx	r
-----R-----	Wx

cuando ellos se cruzan por wx r, producen un fenotipo waxy susceptible los gametos con intercambio, y normal resistente, los gametos sin intercambio.

Si los *waxy* son susceptibles, y los normales son resistentes, se comprueba que el gene de resistencia está en el cromosoma 1.

Como el punto de intercambio produce un fenotipo definido (semisterilidad), se puede hacer una prueba de tres puntos para mapear el gene en el cromosoma.

$wx\ r\ T \times Wx\ R\ t$ , produce en la F2 los siguientes gametos y fenotipos en relación a la semisterilidad:

<u>Gameto</u>	<u>Fenotipo</u>	<u>Tipo gameto</u>
$Wx\ R$	Semiestéril	Recombinación en la región II
$Wx\ R$	Fértil	Parental
$Wx\ r$	Semiestéril	Recombinación en la región I
$Wx\ r$	Fértil	Recombinación en regiones I y II
$wx\ R$	Semiestéril	Recombinación en regiones I y II
$wx\ R$	Fértil	Recombinación en la región I
$wx\ r$	Semiestéril	Parental
$wx\ r$	Fértil	Recombinación en la región II

### Marcadores bioquímicos

El uso de marcadores va a jugar un papel muy importante, en el futuro, en el mejoramiento genético del maíz. Ya se vislumbra la posibilidad de transferir de una planta a otra, sectores de DNA, que hayan sido identificados como responsables de la herencia de características de importancia agronómica. Esos sectores de DNA, o de cromosomas, deben ser marcados para facilitar el proceso. El uso de marcadores de tipo morfológico o fisiológico, está limitado por los efectos encubridores del ambiente. Esto no afecta a los marcadores bioquímicos, de manera que lo que se observa realmente usando esos marcadores, son diferencias genotípicas; si el marcador bioquímico está asociado a una característica agronómica importante de difícil o casi imposible identificación genética, por los efectos ambientales, la simple identificación del marcador es un índice de que están presentes en áreas adyacentes del cromosoma, los genes que condicionan la herencia de esa característica.

En los últimos años, se han identificado y localizado en los cromosomas del maíz, una serie de marcadores bioquímicos, la mayoría agrupados en dos grupos: isoenzimas y enzimas de restricción (RFLP). Para que el sistema sea útil, debieran haber genes marcadores en todo el genome, y se considera que debiera haber un marcador cada 10 unidades Morgan, para que cualquier característica pueda ser identificada por esos genes marcadores que deben estar muy cerca a los genes que gobiernan las características que se quieran investigar. Para que se sature el genome se estima que debiera haber un mínimo de 200 genes marcadores, igualmente espaciados a través de todos los cromosomas.

#### **Isoenzimas:**

Las isoenzimas son enzimas que tienen similar actividad enzimática, pero diferente estructura química. Las aloenzimas son isoenzimas, que además son codificadas en el mismo locus genético.

Es relativamente simple determinar la composición aloenzimática de un individuo. Cada aloenzima tiene una característica electroforética; el tamaño y carga eléctrica es único en cada variante alélica. Una muestra de proteína extraída de tejidos del coleóptilo migra en un campo eléctrico, determinándose el ritmo de migración de las aloenzimas y comparándolas con un genotipo conocido.

Actualmente, se está continuando el proceso de encontrar variantes isoenzimáticas y localizarlas en los cromosomas con las pruebas normales de tres o cuatro puntos. Todavía no se ha llegado a saturar todo el genome, requisito para usar las isoenzimas como marcadores genéticos. Hay un número limitado de marcadores disponibles, no pasan de 50. Otro problema es que el nivel de polimorfismo no es muy grande.

Las isoenzimas han servido hasta ahora mucho más para medir relaciones y divergencias genéticas entre poblaciones, que como marcadores genéticos.

#### **Enzimas de restricción:**

A diferencia de las isoenzimas, los marcadores denominados RFLP (Restriction Fragment Length Polimorphism) son más numerosos y se ha llegado ya a saturar todo el genome. Las investigaciones avanzan rápidamente. En el año 1986 se reportó 117 loci, en 1988 se tienen ya 370, de los cuales 226 están localizados en los cromosomas y pueden ser usados como marcadores. El genome está completamente saturado; el número de RFLP loci para cada cromosoma es el siguiente: 40 en el 1; 23 en el 2; 23 en el 3; 21 en el 4; 31 en el 5; 12 en el 6; 25 en el 7; 19 en el 8; 15 en el 9; y, 17 en el 10.

Los marcadores RFLP están siendo utilizados para localizar loci responsables de la herencia de caracteres cuantitativos. Estos caracteres son gobernados por muchos genes que están distribuidos en todo el genome. La localización de esos genes en los cromosomas era imposible antes del descubrimiento de los marcadores RFLP; lo más que se podía hacer es asignar el gene a algunos de los brazos cromosómicos, utilizando aberraciones cromosómicas, principalmente monosómicos y translocaciones heterocigotas.

La técnica es detectar ligamentos entre RFLP y loci responsables de los caracteres cuantitativos. Por ejemplo, ya han sido identificados y mapeados 29 loci para altura de planta y 25 para altura de mazorca, utilizando esta técnica.

El procedimiento para mapear genes en los cromosomas con ayuda de enzimas de restricción está muy simplificado aquí, como también lo está la definición del gene a nivel molecular, y la figura que los describe.

Un gene es un sector de DNA (ácido desoxiribonucleico). El DNA está formado de una cadena de nucleósidos; estos están formados por una dexosiribosa y una base nitrogenada, que puede ser pirina o pirimidina. Como la cadena es doble, las bases se unen con enlaces de hidrógeno, de manera tal que frente a una pirina hay una pirimidina. El DNA es una secuencia de esos pares de bases dispuestos en espiral como, en forma muy simplificada, se muestra en la Figura 2.

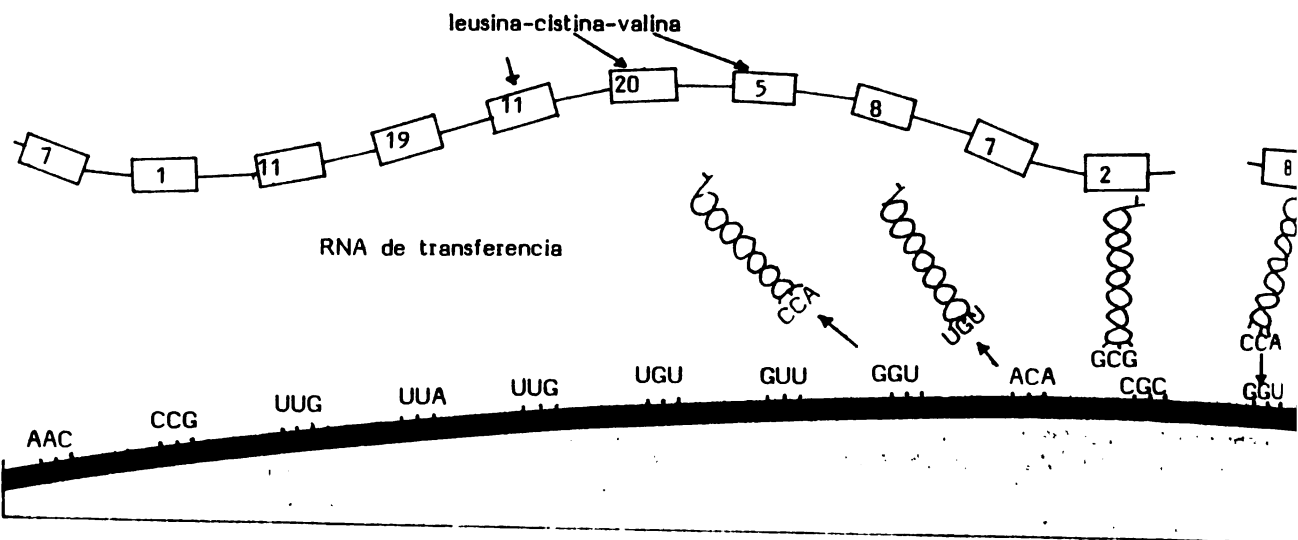
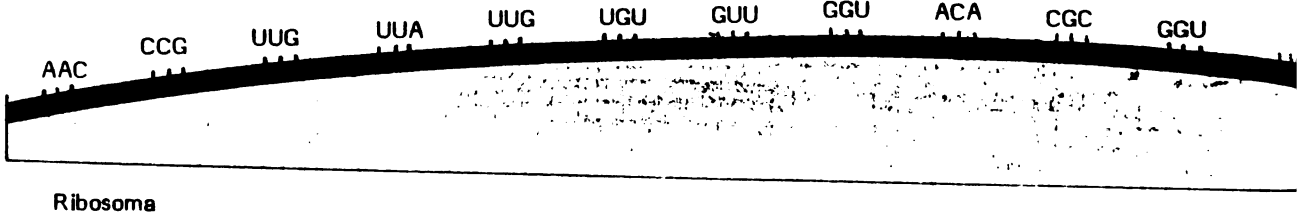
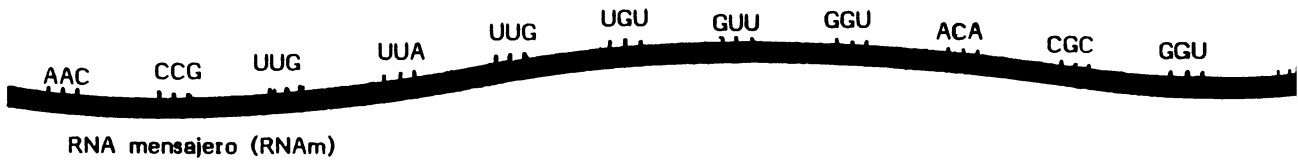
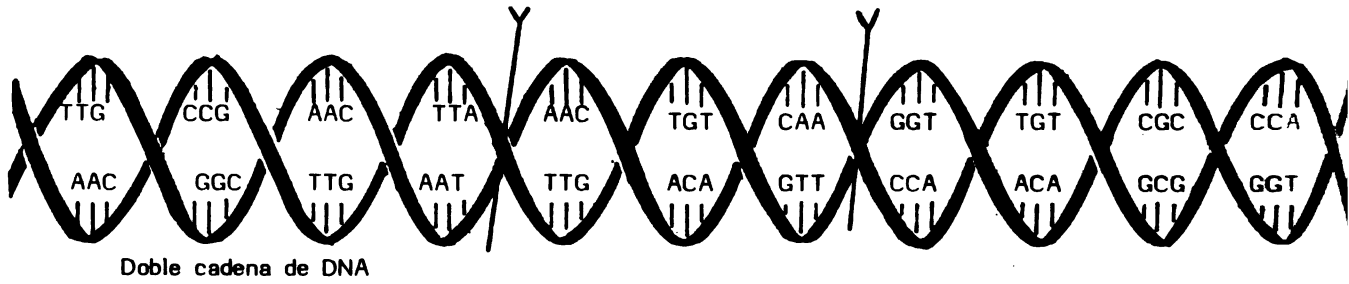
Las enzimas de restricción cortan la cadena de DNA, en sitios específicos. Si se utilizan todas las enzimas disponibles se puede cortar todo el genome en porciones pequeñas de DNA; cada una de esas porciones es responsable de una secuencia determinada de tripletes de bases que codifican a aminoácidos específicos.

Esos fragmentos de DNA deben ser clonados. Cada fragmento es insertado en un virus bacteriano, resultando en vectores distintos, cada uno de ellos portando un sector diferente de DNA. Esos virus infectan las bacterias y producen por lisis muchas copias o clones de cada virus; cada clon contiene un fragmento distinto de DNA. A todo el conjunto de clones se les denomina "biblioteca genómica".

Para detectar un fragmento específico se usa una sonda conteniendo el DNA complementario (c DNA). Por ejemplo, si la sonda se hibridiza con el fragmento que contiene la secuencia AAC ACA CAA, es porque la secuencia es TTG TGT GTT, secuencia que se transfiere a un sector de RNA mensajero con una secuencia UUG UGU GUU, que codifica a una secuencia de aminoácidos dentro de una proteína en el orden: leusina, cistina, valina (en general los genes son más complejos; algunos tienen por ejemplo más de 100 aminoácidos).

Figura 2:

Enzimas de restricción cortan la cadena en sitios específicos



#### **4. AISLAMIENTO Y TRANSFERENCIA DE GENES UTILES**

##### **Transferencia de genes**

La transferencia de genes que gobiernan características agrónomicamente importantes, de una planta a otra, se hace frecuentemente en el mejoramiento genético con métodos convencionales, todos los cuales requieren un cruzamiento previo, por el cual se incorpora no solo el gene deseado, sino el 50% del genome del progenitor que lo porta. Debido al ligamiento y al hecho de que ese 50% no siempre es deseable, la incorporación de ese gene específico resulta siendo un proceso muy largo en término de generaciones, y a veces requiere la prueba de un gran número de progenies.

La posibilidad de obviar el cruzamiento sexual, transfiriendo directamente los genes, requiere de metodologías para: localizar los genes en los cromosomas (como se ha visto en la sección anterior); marcar los genes, aislarlos, clonarlos y transferirlos.

##### **Elemento genético transponible**

Es un trozo de DNA que puede desplazarse de un sitio a otro del genome; se desprende de una posición y se inserta en otra.

El movimiento de un elemento transponible puede originar una mutación o una aberración o reestructuraciones cromosómicas afectando la expresión de los genes.

Los elementos transponibles se han analizado ahora, después de que Mc Clintock los descubriera hace 45 años. Emerson descubrió que las estrias del pericarpio de maiz eran causadas por un gene inestable, o sea, que muta y revierte muchas veces. Brink y Greenblatt descubrieron que un elemento transponible "Mp", impide la síntesis del pigmento cuando se inserta en el locus P. En algunas células, Mp sale del locus P, la mutación revierte dando lugar a sectores pigmentados. Este mecanismo genético es responsable de los granos variegados de algunas variedades de la Región Andina.

El primer locus estudiado por Mc Clintock es un punto específico de rotura, que producen los cromosomas fragmentados "Ds" o locus Dissociation; el verdadero responsable de la rotura es el Activador Ac; ambos se pueden transponer pero Ds no puede transponerse ni causar la rotura en ausencia de Ac. Ac sí tiene autonomía. Ambos genes afectan el color de la semilla del maiz, produciendo el color moteado de la aleurona, típico de algunas variedades de la Zona Andina.

Ds inserto en el locus C, inactiva el gene, y produce grano incoloro. Cuando está presente Ac, Ds abandona C, y se produce el color. En ausencia de Ac la mutación (incolora) es estable, los

granos son incoloros y la planta es verde; en presencia de Ac la mutación es reversible, mostrando segmentos de pigmentos púrpuras en las semillas y en las plantas, (Figura 3).

A veces, la frecuencia de reversión de una mutación es tan alta que el tejido aparece como un mosaico de tejidos mutantes y revertidos, dando un aspecto moteado. Esto resulta de la escisión de Ds del locus C, en gran número de células durante el desarrollo de la planta. Sectores púrpuras no tienen roturas asociadas con Ds.

Una mutación inestable puede derivar de la inserción de un elemento transponible en un locus. Si el elemento transponible abandona el locus, ocurre la reversión.

### Identificación de genes responsables de caracteres agronómicos

Los elementos transponibles pueden ser usados para aislar e identificar genes responsables de caracteres agronómicos de importancia económica. Esos elementos permiten detectar la porción de molécula de DNA que controla una característica particular. El gene responsable de esa característica puede ser identificado y aislado físicamente, usando un procedimiento llamado en inglés "transposon tagging".

Si, por ejemplo, se quiere aislar un gene que produce plantas bajas, o sea, uno de los 29 genes que han sido mapeados con RFLP. Si el gene *dw* es el responsable de plantas bajas, el cruzamiento de una planta alta con una baja, en el cual en el genome de la planta alta está un elemento transponible (ET) daría una descendencia en que casi todos son altos, y además un porcentaje muy bajo de plantas bajas. Esas plantas bajas son producidas por la inserción de ET en el locus *Dw*, produciendo la mutación *dw*-*mu* originada por la transposición, (Figura 4).

De esa planta baja se extrae DNA; este se fragmenta y se introduce en bacteriófagos en la forma descrita en la sección anterior.

Para tener todo el genome representado en los fagos, es necesario tener un número muy elevado de placas con virus, alrededor de 500.000; ese conjunto denominado biblioteca genómica contiene todo el DNA de la planta que tenía el gene *Dw* que se convirtió a *dw* por la inserción del ET.

El ET sirve como una etiqueta para detectar el clon que porta el gene mutado (de ahí viene el nombre de "transposon tagging").

El ET ha sido previamente identificado y clonado en un plásmido (pieza del DNA en la célula que se ha separado del cromosoma), y luego marcado radioactivamente. En esa forma se detecta y se aísla el gene mutante.



**Figura 3:**

**Formación del color moteado morado en la aleurona del maíz**

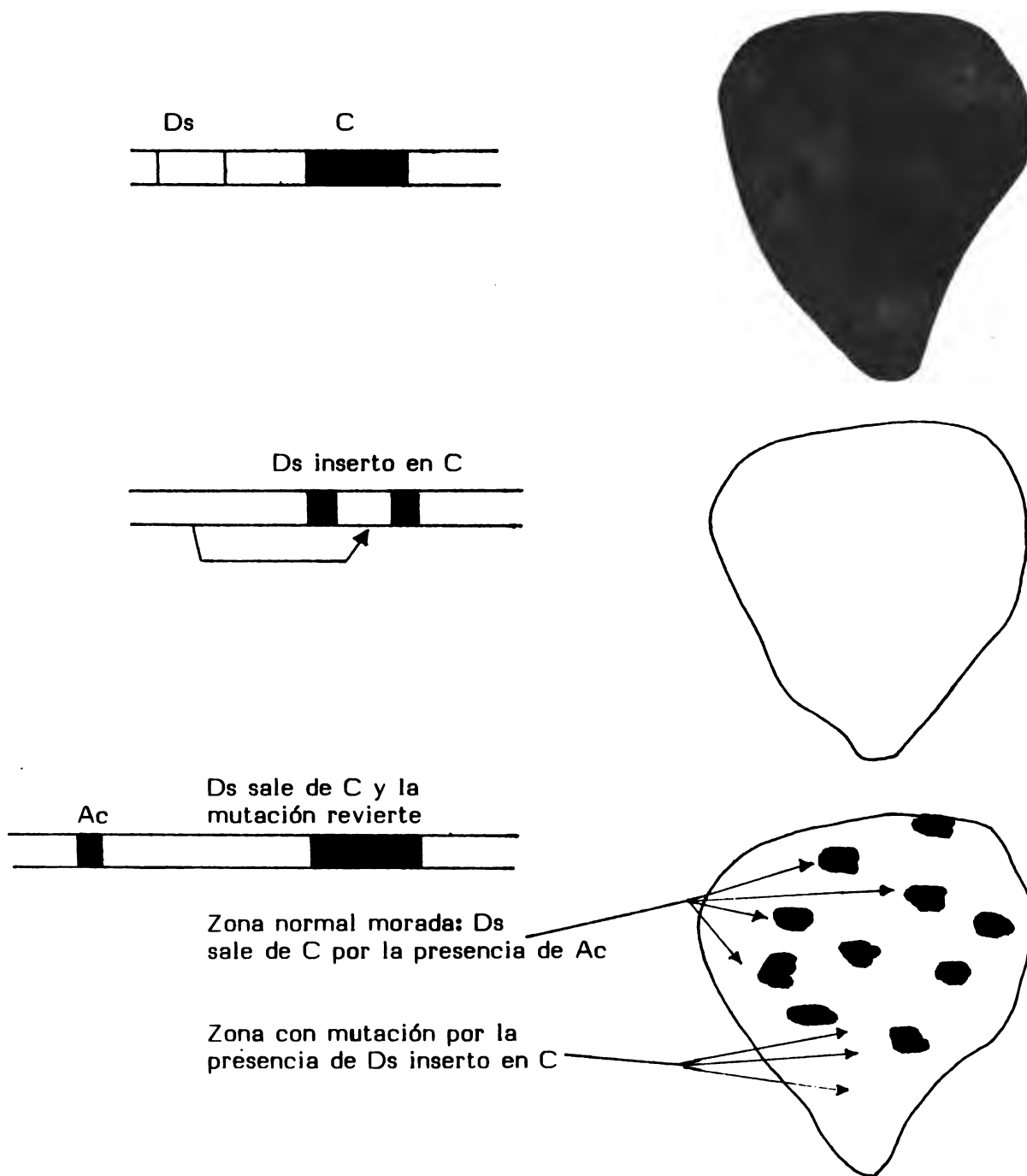
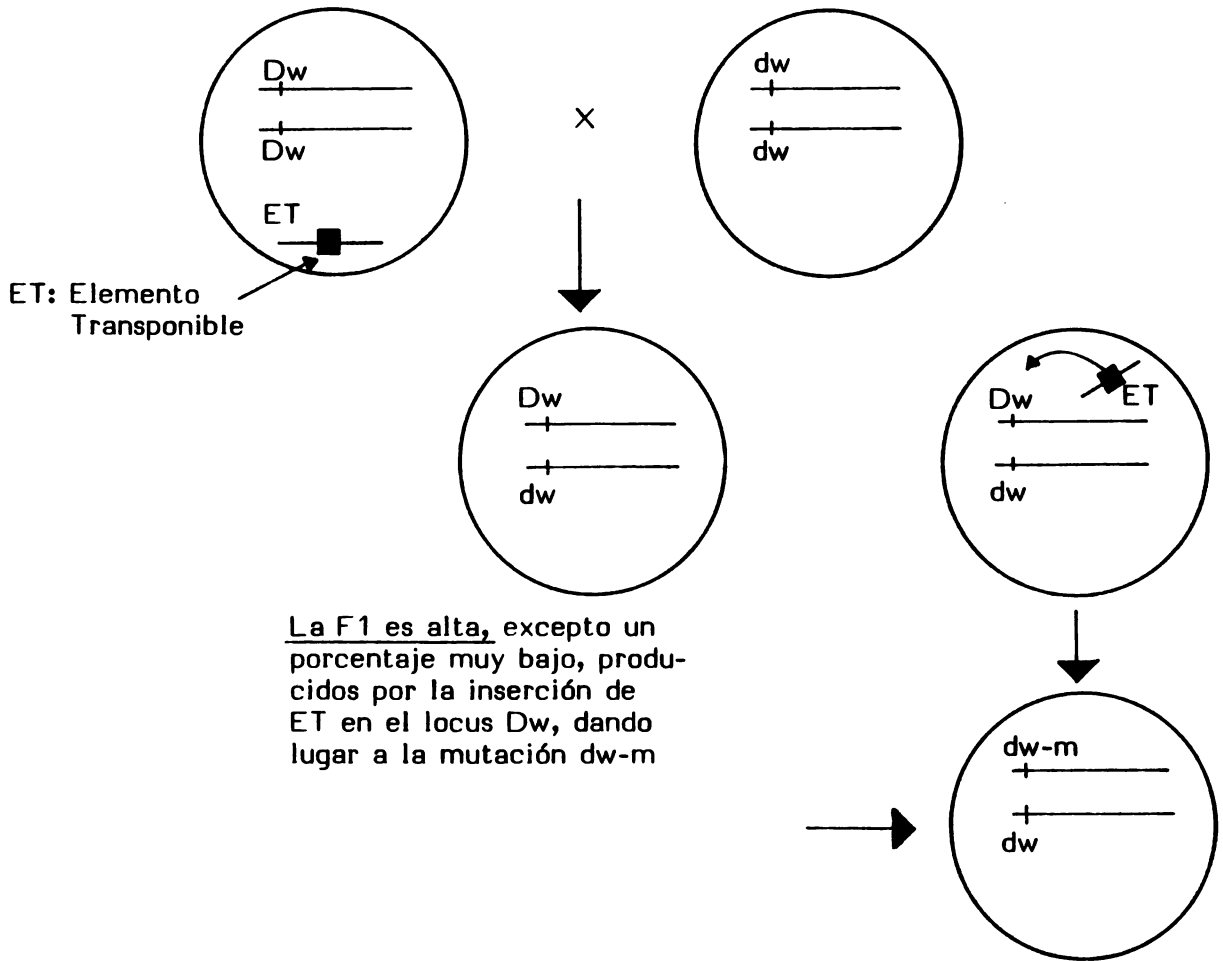


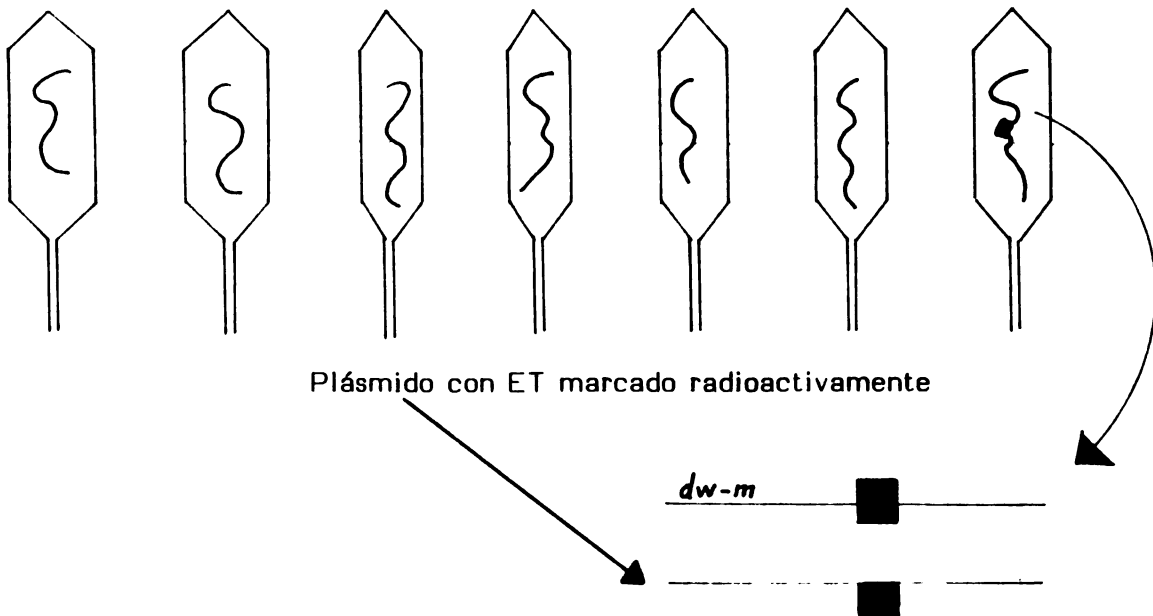
Figura 4:

Aislamiento de genes responsables de caracteres agronómicos

Dw: plantas altas  
dw: plantas bajas



Biblioteca genética: el DNA de la planta que tiene dw-m es disectado, e insertados en virus bacterianos.



Actualmente, hay muchas dificultades metodológicas para transformar el fenotipo de las plantas, transfiriendo genes de importancia agronómica de una planta a otras, utilizando métodos de genética molecular. Muchos avances se realizan en este campo; se espera que en pocos años el procedimiento pueda ser viable y utilizable rutinariamente.

Los pasos previos, requisito para que la transferencia sea exitosa, ya se lograron experimentalmente, o sea, la localización exacta de los genes en los cromosomas, su identificación con marcadores bioquímicos, y la posibilidad del aislamiento y clonación. Todo lo demás vendrá con el tiempo.

**APLICACIONES PRACTICAS DE LOS CONOCIMIENTOS  
DE LA HERENCIA DE CARACTERES EN MAIZ**

1. Para producir semilla certificada de una variedad se requiere una descripción varietal de ella, en términos de valores cualitativos y cuantitativos. Describa el color de la planta, el color y la textura del grano, de las variedades más cultivadas en su país, y asignele, en base al fenotipo, y suponiendo que son homocigotas, para los genes que gobiernan esas características, el genotipo correspondiente:

VARIEDAD	DESCRIPCION VARIETAL	GENOTIPO	
-----			
COLOR			
-----			
PLANTA	PERICARPIO	ALEURONA	ENDOSPERMO
-----			

2. **Cuál será la proporción del color del grano de la F2, de los 10 cruces siguientes:**

<b>Gameto del padre</b>	<b>Gameto de la madre</b>	<b>Genotipo del endospermo híbrido (fenotipo)</b>
1. (*) a pr (inoloro)	(*) A pr (rojo)	(*) a/A/A pr/pr/pr (rojo)
2. (*) a Pr (inoloro)	(*) A Pr (morado)	(*) a/A/A Pr/Pr/Pr (morado)
3. (*) a Pr R (inoloro)	(*) A Pr r (inoloro)	(*) a/A/A Pr/Pr/Pr R/r/r (moteado)
4. (*) a bz (inoloro)	(*) A bz (bronce)	(*) a/A/A bz/bz/bz (bronce)
5. (*) A Pr (morado)	(*) a Pr (inoloro)	(*) A/a/a Pr/Pr/Pr (morado)
6. (*) A Dt Pr (moteado morado)	(*) a dt Pr (inoloro)	(*) A/a/a Dt/dt/dt Pr/Pr/Pr (moteado morado)
7. (*) Pr (morado)	(*) pr (rojo)	(*) Pr/pr/pr (morado)
8. (*) c-2 Pr (inoloro)	(*) C-2 Pr (morado)	(*) c/C/C Pr/Pr/Pr (morado intenso)
9. (*) C-2 Pr (morado)	(*) c-2 Pr (inoloro)	(*) C/c/c Pr/Pr/Pr (morado diluido)
10. (*) bz (bronce)	(*) Bz (morado)	bz/Bz/Bz (morado)

(\*) **Presencia de todos los demás genes dominantes.**

3. Use su experiencia y los conocimientos sobre la herencia de las características del endospermo, para predecir el fenotipo de un grano fertilizado, cuando los progenitores tienen los genotipos indicados:

PADRE -----	MADRE -----	GRANO EN LA PLANTA MADRE -----
YY f11f11	yy F11F11	
F11F11	f11f11	
f11f11o2o2	F11F110202	
F12F12	f12f12	
F12F12 o2o2	f12f120202	
Su Su yy	su su YY	

4. El Dr. Hooker, de la Universidad de Illinois, cruzó una línea resistente con una susceptible, para probar que la línea resistente tenía los genes Ht y Ht-2 en estado homocigota. Defina los valores esperados, la probabilidad del valor de  $\chi^2$ , e interprete los resultados en los 4 casos que él reportó:

Población segregante	Proporción observada		Proporción esperada		Valor $\chi^2$	probabilidad
	Res	Sus	Res	Sus		
1 (Res x Sus) F2	92	4			0.711	
2 (Res x Sus) F2	93	5			0.220	
3 (Res x Sus) F2	95	9			1.026	
4 (Res x Sus) x Sus	74	26			0.053	

5. a) Explique las proporciones fenotípicas que espera encontrar en la F2 de los siguientes cruzamientos:

1) Ht/Ht Ht-2/Ht-2 x ht/ht ht-2/ht-2

2) Ht/Ht bx/bx x ht/ht Bx/Bx

b) Explique la segregación de 9 resistentes a 7 susceptibles en la F2 del cruzamiento de dos líneas susceptibles al MDMV.



6. Calcule la coincidencia y compare los datos publicados por Emerson y colaboradores en 1935, con el mapa cromosómico publicado en el MGNL de 1988.

7. Haga un ejemplo, localizando un gene, utilizando la translocación T1-9, y el gene wx como marcador. Dibuje la configuración de los genes en sinapsis, los gametos producidos, y los resultados de la prueba de 3 puntos, utilizando la translocación, el gene wx y el gene que se quiere localizar.

8. Defina las ventajas y desventajas del uso de los marcadores bioquímicos y marcadores morfológicos, como marcadores de caracteres agronómicos importantes:

Marcadores

Ventajas

Desventajas

Isoenzimas

RFLP

Morfológicos

## BIBLIOGRAFIA

1. DOEBLEY, J., GOODMAN, M. and STUBER, C. 1984. Isoenzimatic variation in *Zea*. *Systematic Botany*. 9(2): 203-218.
2. DOEBLEY, J., GOODMAN, M. and STUBER, C. 1985. Isoenzyme variation in the races of maize from Mexico. *Am. Bot.* 72 (5): 629-639.
3. EDWARDS, M. STUBER, C. and WENDEL, J. 1987. Molecular markers facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. I. Numbers, genomic distribution and types of gene action. *Genetics* 116: 113-125.
4. EMERSON, R. 1921. The Genetic Relations of Plant colors in maize. *Memoir 39*. Cornell University, New York.
5. EMERSON, R., BEADLE, G. and FRASER, A. 1935. A summary of linkage studies in maize. *Mem. 180* Cornell University, Ithaca, New York.
6. FEDOROFF, N. 1984. Elementos genéticos transponibles del maíz. *Investigación y Ciencia No. 95*, pag. 41-55 (traducción de *Scientific American*).
7. GOODMAN, M. and STUBER, C. 1983. Races of Maize. VI. Isoenzyme variation among races of maize in Bolivia. *Maydica XXVIII*, pag. 169-187.
8. GREENBLATT, I. 1967. The mechanism of modulator transposition in maize. *Genetics* 58: 585-597.
9. HOOKER, L. 1975. Genetics of disease resistance in maize. En: *Maize Breeding and Genetics*, Ed. D. Walden. J. Willey & Sons. pp. 319-332.
10. KIESSELBACH, T. 1949. The structure and reproduction of corn. *Re. Bull. 161*. University of Nebraska.
11. LAUGHMAN, J. 1955. Structural and functional aspects of the Ab complexes in Maize. I. Evidence for structural and functional variability among complexes of different geographic origin. *Nat. Ac. of Sci. Vol. 41, No. 2*, pp. 78-84.
12. MAIZE GENETICS COOPERATION NEWS LETTER. Años: 1983 a 1988. No. 57, 58, 59, 60, 61 y 62. USDA, University of Missouri.
13. ORMAN, B. and SMITH, J. 1988. Utilization of Biochemical gene markers for the measurement of maize genetic diversity. En: *Global Maize Germplasm Bank Workshop-INIFAP, CIMMYT, El Batán, México*.

14. SEVILLA, R. 1979. Documentación de herencia de caracteres de maiz. CIPIA - UNALM. Lima, Perú.
15. VODKIN, L. 1986. Jumping genes that control Plant traits. En: Research for tomorrow. Year book of Agriculture. USDA, USA. pp. 127-130.



## ASPECTOS ESTADÍSTICOS EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO DE PLANTAS

Walter Fegan Escobar \*

En el mejoramiento genético de plantas, se está constantemente tomando decisiones en un proceso de selección que permite identificar a los elementos de la población, que presentan el criterio establecido como el criterio de selección. Este proceso está basado en la información que proporciona un conjunto de procedimientos estadísticos que tratan de reducir o controlar la influencia de factores extraños en el carácter que se quiere observar. Uno de estos procedimientos es la utilización de los diseños experimentales.

Diseñar un experimento es el procedimiento para captar la información sobre la cual se van a tomar decisiones acerca de los objetivos de la investigación; por lo tanto, esta información debe ser el reflejo de la acción de los factores o materiales genéticos, cuyos efectos se desean evaluar (tratamientos) y, a su vez, debe permitir controlar a los demás factores que pueden interferir con los propósitos de la investigación. El éxito de la elección del diseño estará en el control de estos factores para permitir la máxima expresión de los tratamientos con un error experimental pequeño.

El diseño experimental es el conjunto de reglas que el investigador debe seguir para la asignación de los tratamientos dentro de las unidades experimentales, entendiéndose como unidad experimental a la unidad a la cual se va a aplicar los tratamientos. Dos características muy importantes de los diseños experimentales aleatorios son la repetición y la aleatorización que hacen posible la aplicación de las técnicas del análisis de variancia, y la realización del proceso de inferencia estadística.

La repetición permite tener una estimación del error experimental, mientras que la aleatorización asegura que esa estimación del error experimental sea válida, así como todo el proceso de inferencia estadística.

En el diseño y conducción de un experimento se pueden considerar los siguientes pasos:

---

\* Ing. Agr. M.S. Profesor principal Departamento de Estadística, Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú.

- . Planeamiento del experimento
- . Instalación y realización del experimento
- . Registro de las observaciones y datos
- . Evaluación estadística
- . Interpretación de los resultados del análisis estadístico
- . Conclusiones acerca de los resultados.

Entre los diseños aleatorios más importantes se tienen los siguientes:

- . Diseño completamente al azar
- . Diseños de bloques completos al azar
- . Diseños de bloques incompletos al azar

De estos diseños, el utilizado con mayor frecuencia en la investigación agronómica en el campo, es el diseño de bloques completos al azar.

### Diseño de bloques completos al azar

La asignación de los tratamientos en este diseño experimental, se hace de tal forma que en estratos o bloques de unidades experimentales uniformes se aleatorizan los tratamientos de manera que en cada estrato se encuentren todos los tratamientos.

#### Ventajas

- a. Este diseño es sencillo de planificar.
- b. Es un diseño flexible en cuanto al número de tratamientos y repeticiones.
- c. El análisis estadístico es fácil de realizar.

Como desventaja de este diseño, se indica que no es aconsejable su uso, cuando el número de tratamientos es grande y, por lo tanto, la variabilidad dentro de los bloques aumenta.

#### Modelo estadístico:

$$Y_{ij} = \mu + B_j + T_i + e_{ij} \quad \begin{array}{l} i = 1 \dots p \\ j = 1 \dots r \end{array}$$

en donde:

- $\mu$  = media general
- $B_j$  = efecto del estrato o bloque j
- $T_i$  = efecto del tratamiento i
- $e_{ij}$  = efecto aleatorio del error



Si se considera una situación experimental en la que  $p = 5$  y  $r = 4$ , una posible disposición en el campo sería la siguiente:

Bloque I	C	B	D	A	E
Bloque II	A	D	B	C	E
Bloque III	E	B	A	D	C
Bloque IV	D	A	C	E	B

La información obtenida en este ensayo es la siguiente:

Variedad	Repeticiones				Total
	I	II	III	IV	
A	7.91	6.58	5.72	5.82	26.03
B	7.06	5.72	5.00	5.18	22.96
C	6.50	4.84	4.20	4.42	19.96
D	5.70	4.11	3.24	3.42	16.47
E	4.81	3.53	2.91	3.07	14.32
<b>Total</b>	<b>31.98</b>	<b>24.78</b>	<b>21.07</b>	<b>21.91</b>	<b>99.74</b>

#### Análisis de variancia

$$SC \text{ Total} = \sum_i \sum_j Y_{ij}^2 - \frac{Y_{..}^2}{20} = (7.91)^2 + \dots + (3.07)^2 - \frac{(99.74)^2}{20}$$

$$= 37.3645$$

$$SC \text{ bloques} = \sum_j \frac{Y_{.j}^2}{5} - \frac{Y_{..}^2}{20} = \frac{(31.98)^2 + \dots + (21.91)^2}{5} - \frac{(99.74)^2}{20}$$

$$= 14.7490$$

$$SC \text{ trat} = \sum_i \frac{Y_{i.}^2}{4} - \frac{Y_{..}^2}{20} = \frac{(26.03)^2 + \dots + (14.32)^2}{4} - \frac{(99.74)^2}{20}$$

$$= 22.4585$$

$$SC \text{ error} = SC \text{ trat} - (SC \text{ bloques} + SC \text{ trat})$$

$$= 0.1570$$

**SC = Suma de Cuadrados.**

Los resultados obtenidos se presentan en el cuadro siguiente:

Fuentes de variación	GL	SC	CM	F
Bloques	3	14.7490	4.9163	375.2900
Variedades	4	22.4585	5.6146	428.5954
Error	12	0.1570	0.0131	
<b>Total</b>	<b>19</b>	<b>37.3645</b>		

De la comparación de los valores F calculados con los correspondientes valores tabulares, se puede concluir que existen diferencias altamente significativas, desde el punto de vista estadístico. Una situación muy común en el mejoramiento de plantas, es el análisis combinado de variancia de experimentos repetidos en localidades, o en años, o en ambos.

Para ilustrar este procedimiento, consideremos un experimento igual al anterior, repetido en 6 localidades.

#### Modelo estadístico

$$Y_{ijk} = \mu + P_{j(k)} + T_i + L_k + (TL)_{ik} + e_{ij(k)}$$

$$\begin{aligned} i &= 1 \dots 5 \\ j &= 1 \dots 4 \\ k &= 1 \dots 6 \end{aligned}$$

en donde:

- $\mu$  = media general
- $B_{j(k)}$  = efecto del bloque, dentro de la localidad k
- $T_i$  = efecto del tratamiento i
- $L_k$  = efecto de la localidad k
- $(TL)_{ik}$  = efecto de la interacción trat por loc
- $e_{ij(k)}$  = efecto aleatorio del error

Datos simulados para las 6 localidades:

Loc 1

	<b>I</b>	<b>II</b>	<b>III</b>	<b>IV</b>	<b>Total</b>
( )	7.91	6.58	5.72	5.82	26.03
( )	7.06	5.72	5.00	5.18	22.96
( )	6.50	4.84	4.20	4.42	19.96
( )	5.70	4.11	3.24	3.42	16.47
( )	4.81	3.53	2.91	3.07	14.32
<b>Total</b>	<b>31.98</b>	<b>24.78</b>	<b>21.07</b>	<b>21.91</b>	<b>99.74</b>

Loc 2

( )	7.27	6.08	5.30	5.38	24.03
( )	6.42	5.22	4.58	4.74	20.96
( )	5.86	4.34	3.78	3.98	17.96
( )	5.06	3.61	2.82	2.98	14.47
( )	4.17	3.03	2.49	2.63	12.32
<b>Total</b>	<b>28.78</b>	<b>22.28</b>	<b>18.97</b>	<b>19.71</b>	<b>89.74</b>

Loc 3

( )	6.63	5.58	4.88	4.94	22.03
( )	5.78	4.72	4.16	4.30	18.96
( )	5.22	3.84	3.36	3.54	15.96
( )	4.42	3.11	2.40	2.54	12.47
( )	3.53	2.53	2.07	2.19	10.32
<b>Total</b>	<b>25.58</b>	<b>19.78</b>	<b>16.87</b>	<b>17.51</b>	<b>79.74</b>

Loc 4

( )	5.99	5.08	4.46	4.50	20.03
( )	5.14	4.22	3.74	3.86	16.96
( )	4.58	3.34	2.94	3.10	13.96
( )	3.78	2.61	1.98	2.10	10.47
( )	2.89	2.03	1.65	1.75	8.32
<b>Total</b>	<b>22.38</b>	<b>17.28</b>	<b>14.77</b>	<b>15.31</b>	<b>69.74</b>

**Loc 5**

	I	II	III	IV	Total
( )	5.35	4.58	4.04	4.06	18.03
( )	4.50	3.72	3.32	3.42	14.96
( )	3.94	2.84	2.52	2.66	11.96
( )	3.14	2.11	1.56	1.66	8.47
( )	2.25	1.53	1.23	1.31	6.32
<b>Total</b>	<b>19.18</b>	<b>14.78</b>	<b>12.67</b>	<b>13.11</b>	<b>59.74</b>

**Loc 6**

( )	4.71	4.08	3.62	3.62	16.03
( )	3.86	3.22	2.90	2.98	12.96
( )	3.30	2.34	2.10	2.22	9.96
( )	2.50	1.61	1.14	1.22	6.47
( )	1.61	1.03	0.81	0.87	4.32
<b>Total</b>	<b>15.98</b>	<b>12.28</b>	<b>10.57</b>	<b>10.91</b>	<b>49.74</b>

Se han obtenido las siguientes sumas de cuadrados en cada una de las 6 localidades.

**LOCALIDADES**

<u>F de V</u>	<u>gl</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>
Bloques	3	14.75	11.94	9.43	7.22	5.20	3.68
Varied.	4	22.46	22.46	22.46	22.46	22.46	22.46
Error	12	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16
<b>Total</b>	<b>19</b>	<b>37.37</b>	<b>34.56</b>	<b>32.05</b>	<b>29.84</b>	<b>27.92</b>	<b>26.30</b>

Para el análisis combinado de variancia, consideremos la situación siguiente:

**RENDIMIENTO TOTAL POR LOCALIDAD**

<u>Variedad</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>Total</u>
A	26.03	24.03	22.03	20.03	18.03	16.03	126.18
B	22.96	20.96	18.96	16.96	14.96	12.96	107.76
C	19.96	17.96	15.96	13.96	11.96	9.96	89.76
D	16.47	14.47	12.47	10.47	8.47	6.47	68.82
E	14.32	12.32	10.32	8.32	6.32	4.32	55.92
							<u>448.44</u>

$$\begin{aligned}
 \text{SC Total} &= \sum_i \sum_j \sum_k Y^2_{ijk} - \frac{Y^2_{\dots}}{120} \\
 &= (7.91)^2 + \dots + (0.87)^2 - \frac{(448.44)^2}{120} \\
 &= 275.52
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \text{SC Loc} &= \sum_k \frac{Y^2_{\dots k}}{20} - \frac{Y^2_{\dots}}{120} \\
 &= \frac{(94.74)^2 + \dots + (49.74)^2}{20} - \frac{Y^2_{\dots}}{120} \\
 &= 1763.32 - 1675.82 = 87.50
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \text{SC Bloques/Loc} &= \sum_j \sum_k \frac{Y^2_{\dots jk}}{5} - \sum_k \frac{Y^2_{\dots k}}{20} \\
 &= 1815.64 - 1763.32 = 52.32
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \text{SC Variedades} &= \sum_i \frac{Y^2_{i\dots}}{24} - \frac{Y^2_{\dots}}{120} \\
 &= 1810.57 - 1675.82 = 134.75
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \text{SC V x L} &= \sum_i \sum_k \frac{Y^2_{i\dots k}}{4} - \sum_i \frac{Y^2_{i\dots}}{24} - \sum_k \frac{Y^2_{\dots k}}{20} + \frac{Y^2_{\dots}}{120} \\
 &= 1898.07 - 1810.57 - 1763.32 + 1675.82 \\
 &= 0.00
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \text{SC Error} &= \leq \text{SC Error dentro de cada localidad} \\
 &= 0.95
 \end{aligned}$$

**La presentación de estos resultados es la siguiente:**

<u>F de V</u>	<u>gl</u>	<u>SC</u>	<u>CM</u>
Local.	5	87.50	17.50
Bl/Loc	18	52.32	2.91
Var.	4	134.75	33.69
Var. x Loc.	20	0.00	0.00
Error	72	0.95	0.01
<b>Total</b>	<b>119</b>	<b>275.52</b>	

La suma de cuadrados de la interacción Var por Loc se justifica en las diferencias constantes que existen entre las variedades a través de las localidades.

Realizando el análisis combinado de variancia, pero considerando ahora un comportamiento diferente de las variedades en las localidades:

#### RENDIMIENTO TOTAL POR LOCALIDAD

<u>Variedad</u>	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>Total</u>
A	26.03	12.32	12.47	13.96	14.96	16.03	95.77
B	22.96	24.03	10.32	10.47	11.96	12.96	92.70
C	19.96	20.96	22.03	8.32	8.47	9.96	89.70
D	16.47	17.96	18.96	20.03	6.32	6.47	86.21
E	14.32	14.47	15.96	16.96	18.03	4.32	84.06
							<u>448.44</u>

$$SC \text{ Var} = 1679.56 - 1675.82 = 3.74$$

$$SC \text{ Var} \times \text{Loc} = 131.01$$

El análisis combinado de variancia será

<u>F de V</u>	<u>gl</u>	<u>SC</u>	<u>CM</u>
Local	5	87.50	17.50
Bl/Loc	18	52.32	2.91
Var	4	3.74	0.93
Var x Loc	20	131.01	6.55
Error	72	0.95	0.01
<b>Total</b>	<b>119</b>	<b>275.52</b>	

La diferencia de la magnitud de la SC Var x Loc en comparación con el caso anterior, es explicada por el ordenamiento diferente de las variedades dentro de cada localidad.

El tipo de análisis utilizado permite apreciar la magnitud de la interacción genotipo ambiente, pero no suministra la

información que permita caracterizar a cada variedad evaluada con respecto a su comportamiento frente a las condiciones ambientales. Una técnica estadística propuesta para resolver esta situación es la de regresión, en la que se define las medias varietales (Y) y un índice ambiental (X). Para una mejor comprensión del análisis de regresión propuesto, tratemos de establecer una relación esquemática entre el análisis combinado de variancia realizado y la utilización de la información en el análisis de regresión.

<u>F de V</u>	<u>gl</u>		<u>F de V</u>	<u>gl</u>
Rep/Loc	18		Rep/Loc	18
Variedades	4		Variedades	4
			Loc/v1	<u>5</u>
			Regresión	1
			Residual	4
Loc	5	} Loc/Var <u>gl</u>	Loc/v2	<u>5</u>
			Regresión	1
Var x Loc	20	25	Residual	4
			.	
			.	
			.	
			Loc/v5	<u>5</u>
			Regresión	1
			Residual	4
Error	72		Error	72
Total	119		Total	119

Aplicando este análisis a la información planteada en la primera situación

$$SC \text{ Loc/v}_1 = \sum_k \frac{Y^2_{i.k}}{4} - \frac{Y^2_{i..}}{24}$$

SC Loc/v1	=	680.8913	-	663.3913	=	17.50
SC Loc/v2	=	501.3424	-	483.8424	=	17.50
SC Loc/v3	=	353.2024	-	335.7024	=	17.50
SC Loc/v4	=	214.8413	-	197.3413	=	17.50
SC Loc/v5	=	147.7936	-	130.2936	=	17.50

#### Determinación del índice ambiental

Localidad	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	<u>5</u>	<u>6</u>	<u>x</u>
Promedio	4.9870	4.4870	3.9870	3.4870	2.9870	2.4870	3.7370
Indice	1.25	0.75	0.25	-0.25	-0.75	-1.25	

Teniendo en consideración que

$b$  = coeficiente de regresión estimado

$$b = \frac{\sum Y_{i.k} I_k}{\sum I_k^2}$$

en donde

$$\sum Y_{i.k} I_k = Y_{i.1} I_1 + Y_{i.2} I_2 + \dots + Y_{i.6} I_6$$

$$\sum I_k^2 = I_1^2 + \dots + I_6^2$$

desde el momento que  $\sum I_k = 0$

$$SC \text{ Regresión} = \frac{(\sum Y_{i.k} I_k)^2}{\sum I_k^2}$$

$Y_{1.k}$	$I_k$	$Y_{1.k} I_k$
26.03	1.25	32.5375
24.03	0.75	18.0225
22.03	0.25	5.5075
20.03	-0.25	- 5.0075
18.03	-0.75	-13.5225
16.03	-1.25	-20.0375
		<u>17.5000</u>

$$\sum I_k^2 = 4.3750$$

$$b = 1$$

$$SC \text{ Regresión} = 17.50$$

$Y_{2.k}$	$I_k$	$Y_{2.k} I_k$
22.96	1.25	28.7000
20.96	0.75	15.7200
18.96	0.25	4.7400
16.96	-0.25	- 4.2400
14.96	-0.75	-11.2200
12.96	-1.25	-16.2000
		<u>17.5000</u>

$$b = 1$$

$$SC \text{ Regresión} = 17.50$$

$Y_{3.k}$	$I_k$	$Y_{3.k} I_k$
19.96	1.25	24.9500
17.96	0.75	13.4700
15.96	0.25	3.9900
13.96	-0.25	- 3.4900
11.96	-0.75	- 8.9700
9.96	-1.25	-12.4500
		<u>17.5000</u>

$$b = 1$$

$$SC \text{ Regresión} = 17.50$$



<u>Y</u> <u>4.k</u>	<u>I</u> <sub>k</sub>	<u>Y</u> <sub>4.k</sub> <u>I</u> <sub>k</sub>
16.47	1.25	20.5875
14.47	0.75	10.8525
12.47	0.25	3.1175
10.47	-0.25	- 2.6175
8.47	-0.75	- 6.3525
6.47	-1.25	- 8.0875
		<u>17.5000</u>

b = 1  
SC Regresión = 17.50

<u>Y</u> <u>5.k</u>	<u>I</u> <sub>k</sub>	<u>Y</u> <sub>5.k</sub> <u>I</u> <sub>k</sub>
14.32	1.25	17.9000
12.32	0.75	9.2400
10.32	0.25	2.5800
8.32	-0.25	- 2.0800
6.32	-0.75	- 4.7400
4.32	-1.25	- 5.4000
		<u>17.5000</u>

b = 1  
SC Regresión = 17.50

Los resultados se presentan a continuación:

<u>F de V</u>	<u>gl</u>	<u>SC</u>	
Rep/Loc	18	52.32	
Variedades	4	134.75	
Loc/v1	<u>5</u>	<u>17.50</u>	
Regresión	1		17.50
Residual	4		0.00
Loc/v2	<u>5</u>	<u>17.50</u>	
Regresión	1		17.50
Residual	4		0.00
Loc/v3	<u>5</u>	<u>17.50</u>	
Regresión	1		17.50
Residual	4		0.00
Loc/v4	<u>5</u>	<u>17.50</u>	
Regresión	1		17.50
Residual	4		0.00
Loc/v5	<u>5</u>	<u>17.50</u>	
Regresión	1		17.50
Residual	4		0.00
Error	72	0.95	
Total	119	275.52	

## ARREGLOS FACTORIALES

Se estudian simultáneamente los efectos de 2 o más factores para lo cual los tratamientos a evaluarse están constituidos por las combinaciones de los niveles de los factores de interés. Es un diseño de tratamientos, no un diseño experimental.

### VENTAJAS

1. Para las comparaciones de los niveles de cada factor se tiene un mayor número de observaciones que en un experimento simple.
2. Da la posibilidad de estudiar los efectos de las interacciones.

### NOTACION

Factores: a, b, c, ... (letras minúsculas)

Efectos: A, B, ABC, ... (letras mayúsculas)

Tratamiento:  $a_i b_j$ ,  $a_i b_j c_k$ , ...

Serie factorial  $2^n$ : n factores con 2 niveles cada uno.

Arreglo factorial  $2^2$

Factores: a, b

Niveles: 0, 1

Tratamientos

$$a_0 b_0 = 00 = (1)$$

$$a_0 b_1 = 01 = b$$

$$a_1 b_0 = 10 = a$$

$$a_1 b_1 = 11 = ab$$

$$\text{Efecto de } \underline{a} \text{ en el nivel } b_0 = a_1 b_0 - a_0 b_0$$

$$\text{Efecto de } \underline{a} \text{ en el nivel } b_1 = a_1 b_1 - a_0 b_1$$

$$A = \frac{1}{2} [(a_1 b_1 - a_0 b_1) + (a_1 b_0 - a_0 b_0)]$$

Efectos simples del factor a

$$\text{Efecto de } \underline{b} \text{ en el nivel } a_0 = a_0 b_1 - a_0 b_0$$

$$\text{Efecto de } \underline{b} \text{ en el nivel } a_1 = a_1 b_1 - a_1 b_0$$

Efectos simples del factor b

$$B = \frac{1}{2} [(a_1 b_1 - a_1 b_0) + (a_0 b_1 - a_0 b_0)]$$

Es lo mismo estimar A cuando b se encuentra en su nivel 0 que en su nivel 1?

$$AB = \frac{1}{2} [(a_1 b_1 - a_0 b_1) - (a_1 b_0 - a_0 b_0)] \quad \underline{\text{Interacción AB}}$$

**Efectos principales e interacción de un arreglo factorial 2<sup>2</sup>**

Efectos	Tratamientos			
	00	10	01	11
2A	-1	1	-1	1
2B	-1	-1	1	1
2AB	1	-1	-1	1

**Arreglo factorial 2<sup>3</sup>**

Factores: a, b, c

Niveles: 0,1

**Tratamientos**

$$a_0 b_0 c_0 = 000 = (1)$$

$$a_0 b_1 c_0 = 010 = b$$

$$a_0 b_0 c_1 = 001 = c$$

$$a_0 b_1 c_1 = 011 = bc$$

$$a_1 b_0 c_0 = 100 = a$$

$$a_1 b_1 c_0 = 110 = ab$$

$$a_1 b_0 c_1 = 101 = ac$$

$$a_1 b_1 c_1 = 111 = abc$$

**Efectos simples del factor a**

Efecto de a en la combinación  $b_0 c_0 = a_1 b_0 c_0 - a_0 b_0 c_0$

Efecto de a en la combinación  $b_1 c_0 = a_1 b_1 c_0 - a_0 b_1 c_0$

Efecto de a en la combinación  $b_0 c_1 = a_1 b_0 c_1 - a_0 b_0 c_1$

Efecto de a en la combinación  $b_1 c_1 = a_1 b_1 c_1 - a_0 b_1 c_1$

### Efecto principal del factor a

$$A = \frac{1}{4} \left[ A_{(b_0c_0)} + A_{(b_1c_0)} + A_{(b_0c_1)} + A_{(b_1c_1)} \right]$$

### Efectos simples del factor b

$$B_{(a_0c_0)} = a_0b_1c_0 - a_0b_0c_0$$

$$B_{(a_1c_0)} = a_1b_1c_0 - a_1b_0c_0$$

$$B_{(a_0c_1)} = a_0b_1c_1 - a_0b_0c_1$$

$$B_{(a_1c_1)} = a_1b_1c_1 - a_1b_0c_1$$

### Efecto principal del factor b

$$B = \frac{1}{4} \left[ B_{(a_0c_0)} + B_{(a_1c_0)} + B_{(a_0c_1)} + B_{(a_1c_1)} \right]$$

### Efectos simples del factor c

$$C_{(a_0b_0)} = a_0b_0c_1 - a_0b_0c_0$$

$$C_{(a_1b_0)} = a_1b_0c_1 - a_1b_0c_0$$

$$C_{(a_0b_1)} = a_0b_1c_1 - a_0b_1c_0$$

$$C_{(a_1b_1)} = a_1b_1c_1 - a_1b_1c_0$$

### Efecto principal del factor c

$$C = \frac{1}{4} \left[ C_{(a_0b_0)} + C_{(a_1b_0)} + C_{(a_0b_1)} + C_{(a_1b_1)} \right]$$

Es lo mismo estimar el efecto del factor a cuando b se encuentra en su nivel 1 que en su nivel 0?

$$AB = \frac{1}{4} \left[ (A_{(b_1c_0)} + A_{(b_1c_1)}) - (A_{(b_0c_0)} + A_{(b_0c_1)}) \right]$$

Es lo mismo estimar el efecto del factor a cuando c se encuentra en su nivel 1 que en su nivel 0?

$$AC = \frac{1}{4} \left[ (A_{(b_0c_1)} + A_{(b_1c_1)}) - (A_{(b_0c_0)} + A_{(b_1c_0)}) \right]$$

Es lo mismo estimar el efecto del factor b cuando c se encuentra en su nivel 1 que en su nivel 0?

$$BC = \frac{1}{4} \left[ (B_{(a_0c_1)} + B_{(a_1c_1)}) - (B_{(a_0c_0)} + B_{(a_1c_0)}) \right]$$

Es lo mismo estimar la interacción AB cuando c se encuentra en su nivel 1 que en su nivel 0?

$$ABC = \frac{1}{4} \left[ (A_{(b_1c_1)} - A_{(b_0c_1)} - (A_{(b_1c_0)} - A_{(b_0c_0)})) \right]$$

**Efectos principales e interacciones de un arreglo factorial 2<sup>3</sup>**

Efectos	Tratamientos							
	000	100	010	001	110	101	011	111
4A	-1	1	-1	-1	1	1	-1	1
4B	-1	-1	1	-1	1	-1	1	1
4C	-1	-1	-1	1	-1	1	1	1
4AB	1	-1	-1	1	1	-1	-1	1
4AC	1	-1	1	-1	-1	1	-1	1
4BC	1	1	-1	-1	-1	-1	1	1
4ABC	-1	1	1	1	-1	-1	-1	1

**Ejemplo: Arreglo factorial 2<sup>3</sup> en una DBCA**

Modelo :  $Y_{ijkh} = \mu + \tau_{ijk} + \beta_h + e_{ijkh}$

$i = 0, 1$

$j = 0, 1$

$k = 0, 1$

$h = 1, 2, 3, 4, 5, 6$

$\tau_{ijk} = A_i + B_j + C_k + (AB)_{ij} + (AC)_{ik} + (BC)_{jk} + (ABC)_{ijk}$

Bloques	000	100	010	001	110	101	011	111	Y...h
I	8	12	8	7	14	10	8	16	83
II	7	19	8	6	16	11	8	19	94
III	1	9	3	6	14	12	9	24	78
IV	1	11	3	6	13	8	7	22	71
V	3	9	3	4	14	7	7	19	66
VI	2	5	7	4	13	3	5	19	58
Yijk.	22	65	32	33	84	51	44	119	Y... 450
A	-1	1	-1	-1	1	1	-1	1	188
B	-1	-1	1	-1	1	-1	1	1	108
C	-1	-1	-1	1	-1	1	1	1	44
AB	1	-1	-1	1	1	-1	-1	1	66
AC	1	-1	1	-1	-1	1	-1	1	-2
BC	1	1	-1	-1	-1	-1	1	1	50
ABC	-1	1	1	1	-1	-1	-1	1	48

$$SC_{total} = (8)^2 + (7)^2 + \dots + (19)^2 - \frac{(450)^2}{48}$$

$$= 5734.00 - 4218.75 = 1515.25$$

$$SC_{bloques} = \frac{(83)^2 + (94)^2 + \dots + (58)^2}{8} - \frac{(450)^2}{48}$$

$$= 4321.25 - 4218.75 = 102.50$$

$$SC_{trat.} = \frac{(22)^2 + (65)^2 + \dots + (119)^2}{6} - \frac{(450)^2}{48}$$

$$= 5429.33 - 4218.75 = 1210.58$$

**Fuentes de**

<u>Variación</u>	<u>gl</u>	<u>SC</u>	<u>CM</u>	<u>F.calc</u>
Bloques	5	102.50	20.50	
Tratamiento	7	1210.58	172.94	29.92
Error	35	202.17	5.78	
<b>Total</b>	<b>47</b>	<b>1515.25</b>		

$$F_{0.05}(7, 35) = 2.30$$

$$F_{0.01}(7, 35) = 3.21$$

$$SC_A = \frac{(188)^2}{48} = 736.33$$

$$SC_B = \frac{(108)^2}{48} = 243.00$$

$$SC_C = \frac{(44)^2}{48} = 40.33$$

$$SC_{AB} = \frac{(66)^2}{48} = 90.75$$

$$SC_{AC} = \frac{(-2)^2}{48} = 0.08$$

$$SC_{BC} = \frac{(50)^2}{48} = 52.08$$

$$SC_{ABC} = \frac{(48)^2}{48} = 48.00$$

**Fuentes de**

<u>Variación</u>	<u>gl</u>	<u>SC</u>	<u>CM</u>	<u>F. calc</u>
Bloques	5	102.50		
Tratamiento	7	1210.58		
A	1	736.33	736.33	127.39
B	1	243.00	243.00	42.04
C	1	40.33	40.33	6.98
AB	1	90.75	90.75	15.70
AC	1	0.08	0.08	0.01
BC	1	52.08	52.08	9.01
ABC	1	48.00	48.00	8.30
Error	35	202.17	5.78	
<b>Total</b>	<b>47</b>	<b>1515.25</b>		

$$F_{0.05}(1, 35) = 4.13$$

$$F_{0.01}(1, 35) = 7.44$$

**Cuadro 1A. Efectos principales e interacciones en un arreglo factorial  $2^4$ .**

Trat.	EFECTOS							
	A	B	C	D	AB	AC	AD	BC
0000	-1	-1	-1	-1	1	1	1	1
0010	-1	-1	1	-1	1	-1	1	-1
0001	-1	-1	-1	1	1	1	-1	1
0011	-1	-1	1	1	1	-1	-1	-1
0100	-1	1	-1	-1	-1	1	1	-1
0110	-1	1	1	-1	-1	-1	1	1
0101	-1	1	-1	1	-1	1	-1	-1
0111	-1	1	1	1	-1	-1	-1	1
1000	1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1
1010	1	-1	1	-1	-1	1	-1	-1
1001	1	-1	-1	1	-1	-1	1	1
1011	1	-1	1	1	-1	1	1	-1
1100	1	1	-1	-1	1	-1	-1	-1
1110	1	1	1	-1	1	1	-1	1
1101	1	1	-1	1	1	-1	1	-1
1111	1	1	1	1	1	1	1	1



**Cuadro 1B. Efectos principales en un arreglo factorial  $2^4$ .**

Trat.	EFECTOS						
	BD	CD	ABC	ABD	ACD	BCD	ABCD
0000	1	1	-1	-1	-1	-1	1
0010	1	-1	1	-1	1	1	-1
0001	-1	-1	-1	1	1	1	-1
0011	-1	1	1	1	-1	-1	1
0100	-1	1	1	1	-1	1	-1
0110	-1	-1	-1	1	1	-1	1
0101	1	-1	1	-1	1	-1	1
0111	1	1	-1	-1	-1	1	-1
1000	1	1	1	1	1	-1	-1
1010	1	-1	-1	1	-1	1	1
1001	-1	-1	1	-1	-1	1	1
1011	-1	1	-1	-1	1	-1	-1
1100	-1	1	-1	-1	1	1	1
1110	-1	-1	1	-1	-1	-1	-1
1101	1	-1	-1	1	-1	-1	-1
1111	1	1	1	1	1	1	1

**ARREGLO FACTORIAL 2<sup>4</sup> EN BLOQUES INCOMPLETOS DE  
8 UNIDADES EXPERIMENTALES (r REPETICIONES)**

**CRITERIO DE CONFUSION = ABCD**

<u>BLOQUE 1</u>	<u>BLOQUE 2</u>	<u>F.V.</u>	<u>g.l.</u>
0000	0010	Bloques	2r - 1
0011	0001		
0110	0100	Ef. Princip.	4
0101	0111		
1010	1000	Int. 1o. orden	6
1001	1011		
1100	1110	Int. 2o. orden	4
<u>1111</u>	<u>1101</u>		
+	-	Error	14 (r - 1)
		Total	16 r - 1

**ARREGLO FACTORIAL 2<sup>4</sup> EN BLOQUES INCOMPLETOS DE  
4 UNIDADES EXPERIMENTALES (r REPETICIONES)**

**CRITERIOS DE CONFUSION: AB, BC Y SU INT. GENERALIZADA AC**

<u>BLOQUE 1</u>	<u>BLOQUE 2</u>	<u>BLOQUE3</u>	<u>BLOQUE 4</u>	<u>F.V.</u>	<u>g.l.</u>
0000	0010	0110	0100	Bloques	4r - 1
0001	0011	0111	0101		
1110	1100	1000	1010	Ef.Princip.	4
<u>1111</u>	<u>1101</u>	<u>1001</u>	<u>1011</u>		
++	+-	-+	--	Int. 1o. ord.	3
				Int. 2o. ord.	4
				Int. 3o. ord.	1
				Error	12 (r - 1)
				Total	16 r - 1

**USO DE LA TECNICA DE LA CONFUSION EN LA GENERACION  
DE OTROS DISEÑOS**

**Exp. factorial 2<sup>4</sup> en B.I. de 4 unid. experimentales**

**1o. Arreglo: A, BC**

0000	0001	0110	0111
0100	0010	0101	0011
1000	1001	1110	1111
1100	1010	1101	1011

**2o. Arreglo: B, AD**

0000	0010	1001	1011
1000	0001	1010	0011
0100	0110	1101	1111
1100	0101	1110	0111

**3o. Arreglo: C, BD**

0000	1000	0101	1101
0100	0001	1100	1001
0010	1010	0111	1111
0110	0011	1110	1011

**4o. Arreglo: D, AC**

0000	0100	1010	1110
1000	0010	1100	0110
0001	0101	1011	1111
1001	0011	1101	0111

**5o. Arreglo: AB, CD**

0000	0011	1100	1111
0010	0001	1110	1101
0100	0111	1000	1011
0110	0101	1010	1001

**Equivalencia arbitraria**

0000 = 1	0100 = 5	1000 = 9	1100 = 13
0010 = 2	0110 = 6	1010 = 10	1110 = 14
0001 = 3	0101 = 7	1001 = 11	1101 = 15
0011 = 4	0111 = 8	1011 = 12	1111 = 16

**ARREGLOS BASICOS DE UN DISEÑO LATICE PARA EVALUAR  
16 TRATAMIENTOS**

**1o. Arreglo**

1	3	6	8
5	2	7	4
9	11	14	16
13	10	15	12

**2o. Arreglo**

1	2	11	12
9	3	10	4
5	6	15	16
13	7	14	8

**3o. Arreglo**

1	9	7	15
5	3	13	11
2	10	8	16
6	4	14	12

**4o. Arreglo**

1	5	10	14
9	2	13	6
3	7	12	16
11	4	15	8

**5. Arreglo**

1	4	13	16
2	3	14	15
5	8	9	12
6	7	10	11

## CONCEPTOS DE GENETICA CUANTITATIVA EN MAIZ

Alfonso Cerrate Valenzuela \*

La genética cuantitativa permite caracterizar a la población en estudio. Dicha caracterización debe describir las propiedades de los genotipos que integran esa población; describir su estructura y composición de genotipos. Como cada genotipo integrante de la población representa una combinación génica que reacciona de distinta manera en el universo de ambientes en los cuales se desarrollan, dará lugar a tantos fenotipos como genotipos sean involucrados.

Dentro de la caracterización de una población, 3 parámetros son básicos:

1. Los parámetros de tendencia central: media o promedios
2. Los parámetros de dispersión: variancias y desviaciones
3. Parámetros de relación o parentesco:

Correlaciones,  
covariancias, y  
regresiones.

Estos parámetros están basados en la frecuencia de genes y en los efectos génicos o genotípicos, o sea, en la estructura de las poblaciones.

Pero la estructura poblacional depende de varios otros factores, tales como el nivel de ploidia, los ligamientos de genes existentes, los sistemas de apareamiento y de otros factores genéticos y ambientales.

La formulación del modelo teórico de la estructura poblacional demanda el conocimiento de algunos de esos factores y, en algunos casos, estos imponen algunas restricciones sobre sus efectos.

Parámetros que se estiman por muestreo en experimentos, se refieren a poblaciones específicas, conducidas en condiciones ambientales específicas. De allí que es necesario especificar la

---

\* Profesor principal Departamento de Fitotecnia, Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú.

población de referencia, tanto para los genotipos como para los ambientes, porque no se pueden hacer inferencias generalizantes de una población a otra.

Una población de maíz se puede caracterizar por las siguientes propiedades:

Es: diploide  $2n = 20$  cromosomas  
panmítica (con más de 95% de alogamia natural)  
monoica (ambos sexos en la misma planta aunque en inflorescencias diferenciadas)

Además: no muestra efecto maternal  
equilibrio de ligamiento  
muestra fertilización, meiosis y segregación normales

La población de genotipos puede ser de cruce entre:

Dos líneas homocigotas o con consanguinidad conocida  
Un conjunto de líneas consanguíneas (var. sintéticas)  
Una variedad de libre polinización, o  
una mezcla de variedades o razas (var. compuestas).

El cálculo de los parámetros de tendencia central, de dispersión y de relación o parentesco, vale decir de la variancia, covariancia y regresión, la media poblacional usa la frecuencia de genotipos y los efectos genotípicos. Para su ilustración, vamos a considerar un ejemplo dado por un experimento comparativo de  $n$  variedades en  $r$  repeticiones y  $l$  localidades.

Si  $P$  es la medida de cualquier caracter, es decir, es el fenotipo de cada genotipo que estudiamos. Este fenotipo es la resultante del genotipo de un individuo en el ambiente en el que se desarrolla.

Considerando  $N$  genotipos probados en  $M$  ambientes, podemos estimar los parámetros básicos de esta población de genotipos en un cuadro de doble entrada, donde los fenotipos corresponden al cuerpo del cuadro donde se cruzan hileras y columnas.

**Cuadro 1. Efectos de los N genotipos probados en los M ambientes.**

Genotipos	Ambientes			
	A1	A2	A3	AM
G1	P11	P12	P13	P1M
G2	P21	P22	P23	P2M
G3	P31	P32	P33	P3M
.	.	.	.	.
.	.	.	.	.
G <sub>i</sub>	.	.	.	P <sub>iM</sub>
.	.	.	.	.
.	.	.	.	.
GN	PN1	PN2	PN3	PNM

Si llamamos  $P_{ij}$  al fenotipo del genotipo  $i$ th, donde  $i = 1, 2, 3.. N$ , en el ambiente  $j$ th en que  $j = 1, 2, 3... M$ .

De los valores de este cuadro encontramos los efectos de cada genotipo en los M ambientales y el efecto de los  $j$ th ambientales para la población de genotipos considerados.

Los NM fenotipos dan lugar a  $\bar{P}$  que es el promedio de la población de fenotipos o individuos que permite estimar el efecto de cada genotipo cuando se resta de cada fenotipo la media poblaciones, o sea

$$P_{ij} - \bar{P} = p_{ij}$$

En el cuadro:

$$\frac{P_{11} + p_{12} + p_{13} + \dots + p_{1M}}{M} = g_1$$

$g_1$  = es el efecto del genotipo G1 en la población de ambientes ,y

$$\frac{p_{i1} + p_{i2} + p_{i3} + \dots + p_{iM}}{M} = g_i$$

$g_i$  = es el efecto genotipico de la población de  $i$ th genotipo en M ambientes.

De igual manera

$$\frac{p_{1j} + p_{2j} + p_{3j} + \dots + p_{Nj}}{N} = e_j$$

$e_j$  = es el efecto de los  $j$ th ambientes para la población de genotipos en estudio.

El modelo matemático para el fenotipo es:

$$p_{ij} = P_{ij} - \bar{P} = g_i + e_j + I_{ij}$$

donde  $g_i$  es el efecto genotípico,  $e_j$  el efecto ambiental e  $I_{ij}$  es la interacción genotipo x ambiente.

Pero esta última fórmula más completa debería incluir un término que corresponde al error aleatorio de medida.

$$p_{ijk} = g_i + e_j + I_{ij} + z_{ijk}$$

Esta fórmula incluye más de un individuo  $k$  para cada genotipo  $i$ th, llevado a cada ambiente  $j$ th...

La variancia fenotípica  $\sigma_p^2$  para la población especificada es:

$$\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2 + \sigma_i^2 + \sigma^2$$

Esto es posible porque los  $k$ th x  $i$ th genotipos llevados en los  $J$ th ambientes pueden generar la variancia fenotípica total; y, de la misma forma, la población de efectos genotípicos  $g_i$  tendrán un promedio  $\bar{g}$  y la población de efectos de ambientes sobre los genotipos tendrá su promedio  $\bar{e}$  para generar las variancias de efectos genotípicos, de efectos ambientales y de interacciones y errores de mensura, si ellos son aleatorios y no están asociados a ciertos genotipos o ambientes, de allí que siendo independientes no dan lugar a valores de covariancias.

En un experimento simple de comparativos de variedades, tal vez  $\sigma_e^2$  contiene los efectos ambientales confundidos con las interacciones de los efectos genotípicos x ambiente y los errores de mensura. Reduciendo la fórmula a  $P = g + e$ , donde  $g$  es el efecto genotípico y  $e$  es la desviación de  $P$ , descontando el valor de  $g$ , o sea el fenotipo, debido a: 1) a la variación ambiental; 2) a la interacción genotipo-ambiente; y, 3) a los errores de mensura.

La covariancia fenotipo-genotipo será igual a

$$\sigma_{pg} = \frac{\sum g(g+e)}{N} = \frac{\sum g^2}{N} + \frac{\sum ge}{N}$$

Si los genotipos están distribuidos al azar respecto a la variación en ambientes y los errores de mensura están también distribuidos al azar, no habrá correlación entre  $g$  y  $e$ , entonces  $ge$  será cero.

De allí que

$$\sigma_{pg} = \frac{\sum g^2}{N} = \sigma_g^2$$

La regresión de genotipo a fenotipo será:



$$\beta_{gp} = \frac{\sigma_{pg}}{\sigma_p^2} = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_p^2}$$

### ANALISIS DE REGRESION

Otra forma teórica de hacer las estimaciones del efecto de sustitución de genes es por el análisis de los componentes de regresión.

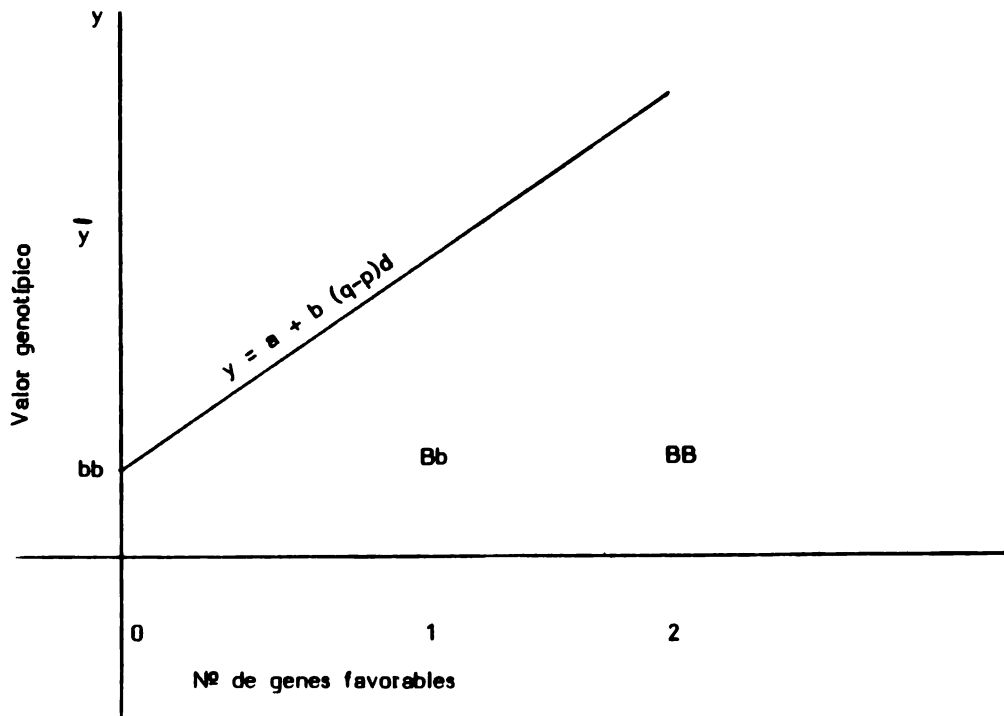
Para el caso más simple de un par de alelos que ocupa un locus, se puede obtener el efecto promedio de la sustitución por el gene favorable. Ese efecto promedio es dado por el coeficiente de regresión..

$$\beta = \frac{\sum xy}{\sum x^2} = \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x^2}$$

donde en un cuadrante cartesiano,  $y$  = valor genotípico,  $x$  = No. de genes favorables en el locus, y la regresión  $\beta_{xy}$  nos indica que la sustitución de un alelo desfavorable por uno favorable incrementa el valor genotípico en una cantidad promedio que está dada por el coeficiente de regresión de No. de genes favorables a valor genotípico.

Sea:

Genotipo	Frecuencia de genotipos en equilibrio	Valor genotípico	Valor genotípico codificado	No. de genes favorables
			(y)	(x)
BB	$p^2$	$z + 2a$	a	2
Bb	$2pq$	$z + a$	$da = h$	1
bb	$q^2$	$z + 0$	-a	0



**Nuestro objetivo es obtener la regresión de sustitución de genes favorables al incremento en valor genotípico de la población para un par de alelos que gobierna el carácter en consideración.**

$$\beta_{xy} = \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x^2}$$

$$\beta_{xy} \approx b = \frac{\epsilon_{xy}}{\epsilon_x^2}$$

**El cálculo de los parámetros  $\mu_Y \approx \bar{y}$  y  $\mu_X \approx \bar{x}$**

**$\sigma_{xy} \approx \epsilon_{xy}$  y  $\sigma_x^2 \approx \epsilon_x^2$  se estima en función de las frecuencias de genotipos y de los valores genotípicos.**

$$\begin{aligned} \mu_Y \approx \bar{y} &= \frac{P^2(a) + 2pq da + q^2(0)}{P^2 + 2pq + q^2} \\ &= (P-q)a + 2pq da \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \mu_X \approx \bar{x} &= \frac{P^2(2) + 2pq(1) + q^2(0)}{P^2 + 2pq + q^2} \\ &= 2P \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \sigma_x^2 \approx \epsilon_x^2 &= \frac{P^2(2^2) + 2pq(1^2) + q^2(0^2) - (2P)^2}{P^2 + 2pq + q^2} \\ &= 2pq \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\sigma_{xy} &\approx \pm xy = P^2 a(2) + 2pq da(1) + q^2(-a)(0) - (2P)(pq) a + 2pq da \\
&= 2P^2/a + 2pq da - 2P^2/a + 2pq a - 4P^2 qda \\
&= 2pqa + 2pqda - 4 P^2 qda \\
&= 2pq a + (1 - 2P) da \\
&= 2pq \quad 1 + (1 - 2P) d \quad a \\
\beta_{xy} &= \frac{\sigma_{xy}}{\sigma_x^2} \approx b = \frac{2pq \quad 1 + (1 - 2P)d \quad a}{2pq} \\
&= [1 + (1 - 2P) d] a = a + (q - p) d
\end{aligned}$$

cuando  $d=0$ , o sea, cuando no hay dominancia toda la variancia es aditiva.

#### EFFECTO PROMEDIO Y VALOR DE MEJORA

Cuando se consideran poblaciones panmíticas, se debe tener presente que el parentesco de cualquier individuo de la progenie con uno de sus progenitores está dado por el gameto recibido de dicho progenitor; como este es un ente haploide que contiene genes y no genotipos será valioso tener una medida del individuo asociado con sus genes, antes que con su genotipo. A tal valor, Falconer lo designa como "breeding value" o Valor de Mejora que es el valor de un individuo juzgado por el valor promedio de su progenie.

El efecto promedio de un gene se define como la desviación media a partir del promedio de la población de un grupo de individuos que recibieron un alelo del mismo progenitor, el otro alelo lo provee o mejor es muestreado al azar, de la población.

Un concepto similar es el efecto promedio de la sustitución de un gene por su alelo en el genotipo. Consideremos el gene a sustituido por su alelo A al azar. Como los genotipos AA, Aa y aa tienen las frecuencias  $P^2$ ,  $2pq$  y  $q^2$ , respectivamente, los genes a ser sustituidos se encuentran en los genotipos aa y Aa con frecuencias  $q^2$  y  $pq = q(q + p) = q$  y  $P^2 + pq = P(p + q) = P$ ; cuando la sustitución es en el genotipo aa el cambio en el valor genotípico será de  $-a$  a  $d$  y cuando la sustitución tiene lugar en el genotipo Aa, el cambio de  $d$  a  $+a$ . El cambio en la población es igual a  $p(a-d) + q(d+a) = a + (q-p)d$  que por definición es el efecto promedio de la sustitución de un gene.

El efecto promedio de un gene, así como el efecto promedio de la sustitución de ese gene depende de los efectos génicos y de la frecuencia de genes.

Entendiendo el concepto de efecto promedio de genes al genotipo individual, se llega al concepto de valor de mejora del individuo, que viene a ser la suma de los efectos promedio de genes sobre todos los alelos y loci que gobiernan al carácter. Similar al efecto promedio de un gene, el valor de mejora es una propiedad del individuo y de la población; pero el valor de mejora se puede medir y expresar por el valor medio de su progenie. El valor de mejora es de mucha importancia en el mejoramiento animal, donde el valor individual es un criterio importante. Es menos importante en especies de cultivo como el maíz, donde toda la población es aludida. En este caso, los individuos son vistos como representantes efímeros de toda la población y su reservorio génico.

El efecto promedio de un gene y los conceptos de valor de mejora individual están estrechamente relacionados a los procedimientos de evaluación de genotipos como en las pruebas tempranas de topcrosses, etc.

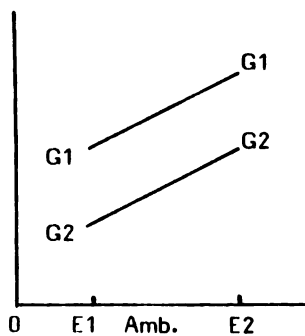
#### BIBLIOGRAFIA

1. CERRATE, A. 1985. Apuntes de clase. Curso de Mejoramiento Cuantitativo de Poblaciones, La Molina, Perú.
2. COMSTOCK, R.E. Mathematical analysis of genetic problems in Plant and Animal Breeding (Mimeographic notes).
3. HALLAUER, A.R. and MIRANDA, J.B. 1981. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press.

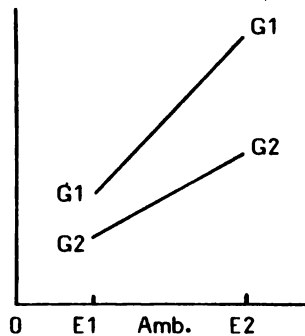
INTERACCIÓN GENOTIPO x AMBIENTE

La variancia de la interacción genotipo-ambiente es la parte de la variancia fenotípica atribuible a la falta de que las diferencias entre genotipos sean las mismas en diferentes ambientes.

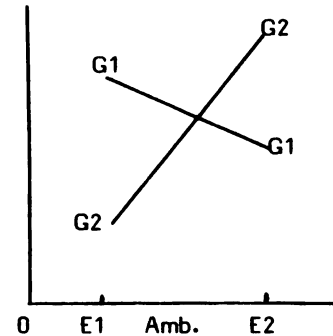
Los gráficos siguientes muestran el caso de no presencia de la interacción genotipo-ambiente (caso a) y dos casos de interacción (casos b y c):



Caso a



Caso b



Caso c

En el caso a, tenemos diferencias entre los ambientes E1 y E2, diferencias entre los genotipos G1 y G2, pero la magnitud de la diferencia entre los dos genotipos es igual en los dos ambientes; ello es indicativo de ausencia de interacción genotipo-ambiente.

En el caso b, también hay diferencias entre ambientes, y entre genotipos, pero la diferencia entre genotipos no tiene la misma magnitud en los dos ambientes: es más estrecha en el ambiente E1, mientras es más amplia en el ambiente E2. Esta variación en el comportamiento de los genotipos en los diferentes ambientes es atribuible a la interacción genotipo-ambiente.

\* Ing. Agr. Profesor principal Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú.

En el caso c, hay diferencias entre ambientes, y entre genotipos, pero en el ambiente E1 el genotipo G1 supera al genotipo G2, sucediendo lo contrario en el ambiente E2. Ello es debido también a interacción genotipo-ambiente.

Esto mismo puede ser apreciado considerando la siguiente tabla de doble entrada:

Genotipos	Ambientes						Promedio	
	1	2	3	.	j	.		a
1	$P_{11}$	$P_{12}$	$P_{13}$	.	$P_{1j}$	.	$P_{1a}$	$\bar{G}_1$
2	$P_{21}$	$P_{22}$	$P_{23}$	.	$P_{2j}$	.	$P_{2a}$	$\bar{G}_2$
3	$P_{31}$	$P_{32}$	$P_{33}$	.	$P_{3j}$	.	$P_{3a}$	$\bar{G}_3$
.	.	.	.	.	.	.	.	.
i	$P_{i1}$	$P_{i2}$	$P_{i3}$	.	$P_{ij}$	.	$P_{ia}$	$\bar{G}_i$
.	.	.	.	.	.	.	.	.
g	$P_{g1}$	$P_{g2}$	$P_{g3}$	.	$P_{gj}$	.	$P_{ga}$	$\bar{G}_g$
Promedio	$\bar{E}_1$	$\bar{E}_2$	$\bar{E}_3$	.	$\bar{E}_j$	.	$\bar{E}_a$	U

En esta tabla P representa el valor fenotípico, G al genotipo y E al ambiente, mientras que U representa la media general. Los siguientes efectos son los que determinan el valor fenotípico del fenotipo ij:

$$\bar{G}_i - U = \text{efecto del genotipo } i$$

$$\bar{E}_j - U = \text{efecto del ambiente } j$$

$$P_{ij} - U - (\bar{G}_i - U) - (\bar{E}_j - U) = \text{efecto de la interacción entre el genotipo } i \text{ con el ambiente } j.$$

De esta manera, el valor del fenotipo  $P_{ij}$  queda expresado como:

$$P_{ij} = U + (\bar{G}_i - U) + (\bar{E}_j - U) + (P_{ij} - U - \bar{G}_i + U - \bar{E}_j + U)$$

$$P_{ij} = P_{ij}$$

Si no hay interacción genotipo-ambiente, entonces, el valor del fenotipo  $P_{ij}$  será:

$$P_{ij} = U + (\bar{G}_i - U) + (\bar{E}_j - U)$$

La interacción genotipo-ambiente puede ser estimada a través de la evaluación de un conjunto de genotipos en un conjunto de

ambientes, a través de la técnica del análisis de variancia. En dicho análisis también es estimada la variancia genética. El procedimiento consiste en plantear una serie de ecuaciones, igualando los cuadrados medios calculados a sus esperados cuadrados medios, y dar solución a dichas ecuaciones. La resolución de las ecuaciones planteadas permitirá obtener componentes de variancias que son los estimadores de los parámetros de interés para el investigador: parámetros genéticos e interacciones genotipo-ambiente. El ambiente puede estar dado por localidades, por épocas, por años, por tipo de suelo, etc., y por sus diferentes combinaciones.

Consideremos un experimento en que se evalúan 9 genotipos en 2 años y 3 localidades en el diseño de bloques completos al azar con 4 repeticiones o bloques. Los datos utilizados para el análisis de variancia combinado corresponden a observaciones hechas sobre la parcela. En el Cuadro 1 se presenta el ANVA mostrando los grados de libertad, los cuadrados medios calculados y los esperados cuadrados medios de interés:

Cuadro 1. Análisis de variancia combinado de años y localidades.

F VARIACION	GL	C.M.	E.C.M.
Localidades (L)	2	64.502	
Años (A)	1	16.795	
L x A	2	4.442	
Repet./L/A	18	6.546	
Genotipos (G)	8	128.040	$\hat{\delta}^2 + 4 \hat{\delta}_{gla}^2 + 12 \hat{\delta}_{ga}^2 + 8 \hat{\delta}_{gl}^2 + 24\hat{\delta}^2$
G x L	16	28.600	$\hat{\delta}^2 + 4 \hat{\delta}_{gla}^2 + 8 \hat{\delta}_{gl}^2$
G x A	8	32.008	$\hat{\delta}^2 + 4 \hat{\delta}_{gla}^2 + 12 \hat{\delta}_{ga}^2$
G x L x A	16	8.182	$\hat{\delta}^2 + 4 \hat{\delta}_{gla}^2$
Error conjunto	144	5.246	$\hat{\delta}^2$
Total	215		

Los componentes de variancia de interés:  $\hat{\sigma}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{gla}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{ga}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{gl}^2$  y  $\hat{\sigma}_g^2$  son estimados de la siguiente manera:

$$\hat{\sigma}^2 = 5.246$$

$$\hat{\sigma}_{gla}^2 = \frac{8.182 - 5.246}{4} = 0.734$$

$$\hat{\sigma}_{ga}^2 = \frac{32.008 - 8.182}{12} = 1.9855$$

$$\hat{\sigma}_{gl}^2 = \frac{28.600 - 8.182}{8} = 2.5522$$

$$\hat{\sigma}_g^2 = \frac{120.040 + 5.246 - 28.600 - 32.008}{24} = 3.0282$$

y donde:

$\hat{\sigma}^2$  = variancia debida a las diferencias ambientales entre parcelas conteniendo el mismo genotipo.

$\hat{\sigma}_{gla}^2$  = variancia debida a la interacción genotipo x localidad x año.

$\hat{\sigma}_{gl}^2$  = variancia debida a la interacción genotipo x localidad.

$\hat{\sigma}_{ga}^2$  = variancia debida a la interacción genotipo x año.

$\hat{\sigma}_g^2$  = variancia debida a las diferencias genéticas entre genotipos.

Del análisis realizado puede verse que la variancia genética está estimada sin la participación de las interacciones genotipo x localidades, genotipo x año y genotipo x localidad x año.

Después de estimar los diversos componentes de variancia, es necesario saber sobre su error estándar (E.S.), para así saber cuánto podemos confiar en ellos. Desde que los componentes de variancia fueron estimados como funciones lineales de cuadrados medios independientes, el error estándar de un componente de variancia está dado por:

$$E.S.(\hat{\sigma}_i^2) = \left[ \left( \frac{2}{C^2} \right) \sum_i CM_i^2 / (GL_i + 2) \right]^{1/2}$$

donde C es el coeficiente del componente de variancia i, CM son los cuadrados medios calculados utilizados para estimar al componente de variancia, y GL son los grados de libertad del correspondiente cuadrado medio. Así, por ejemplo, el error estándar de  $\hat{\sigma}_{ga}^2$  es:

$$E.S.(\hat{\sigma}_{ga}^2) = \left\{ \frac{2}{12^2} \left[ \frac{32.008^2}{8+2} + \frac{8.182^2}{16+2} \right] \right\}^{1/2} = 1.214$$



mientras que el error estándar de  $\hat{\sigma}_g^2$  será:

$$E.S.(\hat{\sigma}_g^2) = \left\{ \frac{2}{24^2} \left[ \frac{120.040^2}{8+2} + \frac{5.246^2}{144+2} + \frac{28.600^2}{16+2} + \frac{32.008^2}{8+2} \right] \right\}^{1/2}$$

$$= 2.349$$

entonces se tendrá:  $\hat{\sigma}_{ga}^2 = 1.9855 \pm 1.214$

$$\hat{\sigma}_g^2 = 3.0282 \pm 2.349$$

Estos resultados estarían indicando que los estimados de  $\hat{\sigma}_g^2$  y  $\hat{\sigma}_{ga}^2$ , si bien son positivos no son significativamente diferentes de cero.

Consideremos que la evaluación de los 9 genotipos se hubiera realizado únicamente en dos años. El Cuadro del ANVA sería entonces:

**Cuadro 2. Análisis de variancia combinado de localidades.**

F. VARIACION	GL	C.M.	E.C.M.
Años (A)	1	16.928	
Repet/A	6	2.666	
Genotipos (G)	8	85.360	$\hat{\sigma}^2 + 4(\hat{\sigma}_{ga}^2 + \hat{\sigma}_{gla}^2) + 8(\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_{g1}^2)$
G X A	8	21.339	$\hat{\sigma}^2 + 4(\hat{\sigma}_{ga}^2 + \hat{\sigma}_{gla}^2)$
Error conjunto	48	3.497	$\hat{\sigma}^2$
Total	71		

Por lo tanto, el estimado del componente de variancia de la interacción G x A =  $(21.339 - 3.497)/4 = 4.4605$ , y el de genotipo (G) =  $(85.360 - 21.339)/8 = 8.0026$ , estarían sobreestimadas si es que las interacciones G x L x A y G x L fueran significativas. En estas condiciones, es difícil determinar el verdadero estimado de la  $\sigma_g^2$  y la  $\sigma_{ga}^2$ .

Si el ensayo se hubiera realizado en una sola localidad dentro de un año, tendríamos los resultados del análisis de variancia de un solo ambiente, y solo podría estimarse  $\sigma_g^2$  además

de la variancia del error. El estimado de la  $\sigma_g^2$ , en esta situación, no solo involucra a la  $\sigma_g^2$  sino también a todas las interacciones genotipo-ambiente:

$$\hat{\sigma}_g^2 = (\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_{g1}^2 + \hat{\sigma}_{ga}^2 + \hat{\sigma}_{g1a}^2)$$

Todo ello nos lleva a entender la importancia que tiene la interacción genotipo-ambiente en la estimación de los parámetros genéticos y, por ende, en cualquier proceso del mejoramiento genético.

#### DETERMINACION DE LA HEREDABILIDAD EN EXPERIMENTOS REPETIDOS

La heredabilidad de un carácter no solo es una de sus propiedades más importantes, sino que también lo es de la población y de las circunstancias ambientales a las que están sometidas los individuos de la población.

La heredabilidad es una medida de la asociación entre el genotipo y el fenotipo. Expresa la proporción de la variancia total que es atribuible a los efectos medios de los genes (variancia genética aditiva); la heredabilidad queda definida como el cociente de la variancia genética aditiva sobre la variancia fenotípica:

$$\hat{h}^2 = \hat{\sigma}_A^2 / \hat{\sigma}_P^2$$

donde  $h^2$  representa la heredabilidad,  $\sigma_A^2$  a la variancia genética aditiva y  $\sigma_P^2$  a la variancia fenotípica.

Una de las funciones más importantes de la heredabilidad es su papel predictivo de la confiabilidad del valor fenotípico como indicador del valor genético aditivo, como lo señala Falconer (1970). La determinación de la heredabilidad de un carácter en una población es importante en el mejoramiento de dicha población para ese carácter, desde que el progreso o ganancia esperada por efecto de la selección es influenciado por la heredabilidad. Igualmente, es importante en la comparación de la efectividad de un método de mejoramiento para diferentes características; así, por ejemplo, caracteres con una alta heredabilidad pueden ser mejorados más rápidamente con una menor cantidad de evaluaciones que aquellos caracteres con baja heredabilidad.

En la estimación de la heredabilidad se da dos formas o sentidos:

- a. Un sentido amplio: cuando se usa toda la variancia genética, la cual incluye la variancia genética aditiva, la variancia genética de dominancia y la variancia genética epistática.
- b. Un sentido estrecho: cuando en la determinación de la

heredabilidad se utiliza únicamente la variancia genética aditiva.

En el mejoramiento genético de muchos cultivos, como el caso del maíz, la heredabilidad en un sentido estrecho es la más útil, puesto que los efectos génicos no aditivos son disipados por la recombinación de los genes parentales.

Por la importancia que tiene la estimación de la heredabilidad en el mejoramiento de una población, ella debe estimarse con una alta confiabilidad.

Cuando la heredabilidad es estimada en base a un solo ensayo, tanto la variancia genética total como la variancia genética aditiva estarán sobreestimadas por los efectos de la interacción genético-ambiental, lo cual conduce a tener una heredabilidad sobreestimada. Razón por la cual, el estimarse las variancias genética total y aditiva libre de los efectos de la interacción con ambientes, es de suma importancia, lo cual puede conseguirse cuando se tienen datos u observaciones realizados en ensayos repetidos en diferentes ambientes (años y localidades o épocas).

Consideremos los datos del análisis de variancia del Cuadro 1. Se tiene un estimado de la variancia genética total ( $\sigma_g^2$ ), faltando estimar la variancia fenotípica ( $\sigma_p^2$ ), para poder obtener un estimado de la heredabilidad en el sentido amplio. La variancia fenotípica es obtenida de la manera siguiente:

$$\begin{aligned}\hat{\sigma}_p^2 &= \hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_{ga}^2/a + \hat{\sigma}_{gl}^2/l + \hat{\sigma}_{gla}^2/la + \hat{\sigma}^2/rla \\ &= 3.0282 + 1.9855/2 + 2.5522/3 + 0.734/6 + 5/246/24 \\ &= 5.2126\end{aligned}$$

Luego, la heredabilidad ( $\hat{h}^2$ ) será:

$$\hat{h}^2 = \hat{\sigma}_g^2 / \hat{\sigma}_p^2 = 3.0282/5.2126 = 0.5809 = 58.09\%$$

Un error estándar satisfactorio, aunque aproximado, para la heredabilidad es obtenido de la siguiente manera, tal como fue sugerido por Dickerson (1969):

$$E.S. (\hat{h}^2) = E.S. (\hat{\sigma}_g^2) / \hat{\sigma}_p^2$$

donde E.S. ( $\hat{h}^2$ ) es el error estándar de la heredabilidad; E.S. ( $\hat{\sigma}_g^2$ ) es el error estándar de la variancia genética, cuyo procedimiento ha sido ya dado a conocer; y,  $\hat{\sigma}_p^2$  es la variancia fenotípica. Tanto la  $\hat{\sigma}_g^2$  como la  $\hat{\sigma}_p^2$  son los que se han utilizado en la determinación de la heredabilidad. Para el ejemplo numérico el E.S. ( $\hat{h}^2$ ) es

$$E.S. (\hat{h}^2) = 2.349/5.2126 = 0.4506$$

Consideremos otro ejemplo, tomando los resultados obtenidos del Cuadro 2; donde la  $\hat{\sigma}_g^2$  estimada es 8.0026 siendo su error estándar igual a:

$$E.S. (\hat{\sigma}_g^2) = \left\{ \frac{2}{8^2} \left[ \frac{85.360^2}{8+2} + \frac{21.339^2}{8+2} \right] \right\}^{1/2} = 4.9186$$

y la variancia fenotípica igual a:

$$\begin{aligned} \hat{\sigma}_p^2 &= \hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_{ga}^2/a + \hat{\sigma}_{ra}^2/ra = 8.0026 + 4.4605/2 + 3.497/8 \\ &= 10.67 \end{aligned}$$

siendo, entonces, la heredabilidad igual a:

$$\hat{h}^2 = 8.0026/10.67 = 0.75 \text{ ó } 75\%$$

y su error estándar igual a:

$$E.S. (\hat{h}^2) = E.S. (\hat{\sigma}_g^2) / \hat{\sigma}_p^2 = 4.9186/10.67 = 0.461$$

La estimación de la heredabilidad en el sentido restringido será visto cuando se estudie los Diseños Genéticos.

#### ESTIMADOS DE COMPONENTES DE LA VARIANCIA GENETICA DISEÑOS GENETICOS

En la estimación de los componentes de la variancia genética, tanto los genotipos como los ambientes en que se realizan las evaluaciones de los genotipos deben ser muestras aleatorias de ambas clases de poblaciones, de manera que las interpretaciones genéticas de los componentes de variancia estimadas pueda inferirse a la población.

La estimación se basa en el análisis de variancia y en los apropiados esperados cuadrados medios. El procedimiento involucra dos etapas (Searle, 1971):

1. En el análisis de variancia apropiado al modelo aditivo lineal escogido, se igualan los cuadrados medios observados o calculados a sus correspondientes esperados cuadrados medios; donde los esperados cuadrados medios son funciones lineales de componentes de variancias desconocidos, obteniéndose un juego de ecuaciones simultáneas.
2. Dar solución al juego de ecuaciones simultáneas formados. Las soluciones obtenidas son los estimadores de los componentes de variancia.

Los componentes de la variancia genética son:

1. **Variación genética aditiva ( $\sigma_A^2$ )** = la que se origina de la variabilidad de los efectos aditivos de los genes en los loci segregantes.
2. **Variación genética dominante ( $\sigma_D^2$ )** = que es debida a la variabilidad en la interacción intra-alélica de los genes segregantes.
3. **Variación genética epistática ( $\sigma_I^2$ )** = que resulta de la interacción inter-alélica en dos o más loci segregantes. Esta variación puede ser subdividida en Aditivo ( $\sigma_{AA}^2$ ), Aditivo x Dominante ( $\sigma_{AD}^2$ ), Dominante x Dominante ( $\sigma_{DD}^2$ ), etc.

También es importante para el mejorador, conocer el grado y magnitud de la interacción de estos componentes de la variación genética con ambientes (años, localidades, etc.).

Con el propósito de estimar los componentes de la variación genética, así como de sus interacciones con ambientes, debemos considerar en primer lugar los diseños genéticos o diseños de apareamiento. Los diseños genéticos son planes de cruzamiento o apareamiento entre los individuos de una población con el objetivo de desarrollar progenies para la evaluación. Las progenies así obtenidas presentan relaciones de parentesco que están asociados a componentes de la variación genética conocidos. Las progenies obtenidas por los diseños genéticos deben ser evaluados en una serie de ambientes bajo diseños experimentales apropiados.

Del análisis de variación son estimados los componentes de variación apropiados y la interpretación genética de estos componentes (estimados de componentes de la variación genética y/o sus interacciones con ambientes) son realizados a través del grado de parentesco (covariancias) de las progenies. La interpretación genética requiere de una serie de asunciones:

1. **Apareamiento de individuos escogidos al azar en la producción de las progenies experimentales.**
2. **Distribución al azar de miembros de las progenies en los distintos ambientes.**
3. **Ausencia de efectos maternos.**
4. **Herencia regular diploide.**
5. **Equilibrio de ligamiento en la población muestreada.**
6. **Ausencia de epistasis.**
7. **Progenies no endocriados.**

En maíz, generalmente, se tiene herencia regular diploide, y los efectos maternos usualmente no son importantes; el uso de diseños experimentales apropiados y la randomización que se da evita la correlación de los efectos ambientales con las progenies; las progenies resultantes del apareamiento entre individuos no emparentados no son endocriados y no guardan relación con el grado de endocria que puedan tener los progenitores; el equilibrio de ligamiento asumido puede no cumplirse realmente, como es el caso de una población  $F_2$  o de una variedad sintética de reciente formación en base a líneas endocriadas.

Entre los diseños genéticos más utilizados en maíz tenemos los denominados Diseño I, Diseño II y Diseño III dados a conocer por Comstock y Robinson (1948, 1952), y los Diseños Dialélicos de Griffing (1956).

## DISEÑO I

En el Diseño I las progenies experimentales se obtienen por apareamiento de cada uno de  $m$  plantas escogidas al azar y utilizados como progenitores masculinos o machos, con una serie de  $f$  plantas designadas como hembras, de manera que las  $f$  plantas hembras de una planta macho determinada no son utilizadas para el apareamiento con cualquier otra planta macho. El número de progenies obtenidas es igual a  $mf$ .

La progenie obtenida al cruzarse un macho determinado con una hembra específica constituye una familia de hermanos completos (FS), mientras que el conjunto de progenies obtenidos al cruzarse un macho determinado con sus  $f$  hembras forman una familia de medios hermanos (HS), que también es designado como un grupo macho. Las  $mf$  progenies o familias de hermanos completos son las que se evalúan en los ensayos de campo.

Por lo general, dependiendo del número de progenies a evaluarse, los  $m$  grupos machos se dividen en tantos conjuntos o sets como se desee, manteniendo juntas todas las progenies de un grupo. Comstock y Robinson (1948), al utilizar 64 plantas machos y 4 plantas hembras por macho, obtuvieron 256 progenies de hermanos completos y 64 grupos machos o familias de medios hermanos; estos 64 grupos machos se dividieron en 16 conjuntos o sets, cada uno conteniendo 4 grupos machos completos, es decir, cada set involucró a 16 progenies o familias de hermanos completos.

Una disposición en campo del conjunto de sets, es la que se describe a continuación: por ejemplo, los 16 sets se disponen juntas en un mismo campo, pero donde cada set tiene sus propias repeticiones o bloques utilizando un diseño experimental de bloques completos al azar, en cada uno de los ambientes de evaluación.

**El Modelo Aditivo Lineal, considerando  $m$  machos,  $f$  hembras/macho,  $s$  sets,  $l$  localidades,  $a$  años y  $r$  repeticiones/s/l/a, es el siguiente:**

$$\begin{aligned}
 Y_{ijkbcd} = & U + A_d + L_c + (AL)_{dc} + S_b + (AS)_{db} + (LS)_{cb} \\
 & + (ALS)_{dcb} + R_{k(bcd)} + M_{i(b)} + F_{j(ib)} + (AM)_{di(b)} \\
 & + (AF)_{dj(ib)} + (LM)_{ci(b)} + (LF)_{cj(ib)} \\
 & + (ALM)_{dci(b)} + (ALF)_{dcj(ib)} + E_{ijkbcd}
 \end{aligned}$$

**donde:  $i = 1, \dots, m$  machos       $j = 1, \dots, f$  = hembras/macho**

**$k = 1, \dots, r$  repeticiones/set/localidad/año  
 $b = 1, \dots, s$  sets  
 $c = 1, \dots, l$  localidades  
 $d = 1, \dots, a$  años**

**El correspondiente análisis de variancia combinado de sets, localidades y años, mostrando los GL, CM de interés y los ECM, se presenta en el siguiente Cuadro 3.**

**Cuadro 3. Esquema del ANVA combinado de sets, localidades y años para un diseño I.**

F. VARIACION	G.L.	E.C.M.	CM
Años (A)			
Localidades (L)			
A x L			
Sets (S)			
A x S			
L x S			
A x L x S			
Rep./S/L/A			
Machos/S	s(m-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alf/m}^2 + rf\hat{\delta}_{alm}^2 + ra\hat{\delta}_{lf/m}^2$ $+ raf\hat{\delta}_{lm}^2 + rl\hat{\delta}_{af/m}^2 + rlf\hat{\delta}_{am}^2$ $+ rla\hat{\delta}_{f/m}^2 + rlaf\hat{\delta}_m^2$	CM <sub>1</sub>
Hembras/M/S	sm(f-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alf/m}^2 + ra\hat{\delta}_{lf/m}^2 + rl\hat{\delta}_{af/m}^2$ $+ rla\hat{\delta}_{f/m}^2$	CM <sub>2</sub>
A x M/S	(a-1)s(m-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alf/m}^2 + rl\hat{\delta}_{af/m}^2 + rlf\hat{\delta}_{am}^2$	CM <sub>3</sub>
A x F/M/S	(a-1)sm(f-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alf/m}^2 + rl\hat{\delta}_{af/m}^2$	CM <sub>4</sub>
L x M/S	(1-1)s(m-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alf/m}^2 + ra\hat{\delta}_{lf/m}^2 + raf\hat{\delta}_{lm}^2$	CM <sub>5</sub>
L x F/M/S	(1-1)sm(f-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alf/m}^2 + ra\hat{\delta}_{lf/m}^2$	CM <sub>6</sub>
A x L x M/S	(a-1)(1-1)s(m-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alf/m}^2 + rf\hat{\delta}_{alm}^2$	CM <sub>7</sub>
A x L x F/M/S	(a-1)(1-1)sm(f-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alf/m}^2$	CM <sub>8</sub>
Error conjunto	als(mf-1)(r-1)	$\hat{\delta}^2$	CM <sub>9</sub>



Nueve componentes de variancia deben ser estimados al dar solución a la serie de 9 ecuaciones simultáneas que se forman al igualar los CM calculados con sus correspondientes E.C.M.:

$$\hat{\delta}^2 = CM_9, \quad \hat{\delta}_{alf/m}^2 = (CM_8 - CM_9)/r, \quad \hat{\delta}_{alm}^2 = (CM_7 - CM_8)/rf$$

$$\hat{\delta}_{lf/m}^2 = (CM_6 - CM_8)/ra, \quad \hat{\delta}_{lm}^2 = (CM_5 - CM_6)/raf$$

$$\hat{\delta}_{af/m}^2 = (CM_4 - CM_8)/rl, \quad \hat{\delta}_{am}^2 = (CM_3 - CM_4)/rlf$$

$$\hat{\delta}_{f/m}^2 = (CM_2 + CM_8 - CM_4 - CM_6)/rla$$

$$\hat{\delta}_m^2 = (CM_1 + CM_4 + CM_6 + CM_8 - CM_2 - CM_3 - CM_5 - CM_7)/rlaf$$

De acuerdo con la relación de parentesco existente entre los individuos dentro de los dos tipos de familias obtenidas por el Diseño I, se tiene:

$$\hat{\delta}^2 = \text{Covariancia de Medios Hermanos} = 1/4 \hat{\delta}_A^2$$

$$\hat{\delta}_{f/m}^2 = \text{Covariancia de Hermanos Completos} = 1/4 \hat{\delta}_A^2 + 1/4 \hat{\delta}_D^2$$

$$\hat{\delta}_{am}^2 = \text{Involucra Cov. de Medios Hermanos} = 1/4 \hat{\delta}_{Aa}^2$$

$$\hat{\delta}_{lm}^2 = \text{Involucra Cov. de Medios Hermanos} = 1/4 \hat{\delta}_{Al}^2$$

$$\hat{\delta}_{alm}^2 = \text{Involucra Cov. de Medios Hermanos} = 1/4 \hat{\delta}_{Ala}^2$$

$$\hat{\delta}_{af/m}^2 = \text{Involucra Cov. de Hermanos Completos} = 1/4 \hat{\delta}_{Aa}^2 + 1/4 \hat{\delta}_{Da}^2$$

$$\hat{\delta}_{lf/m}^2 = \text{Involucra Cov. de Hermanos Completos} = 1/4 \hat{\delta}_{Al}^2 + 1/4 \hat{\delta}_{Dl}^2$$

$$\hat{\delta}_{alf/m}^2 = \text{Involucra Cov. de Hermanos Completos} = 1/4 \hat{\delta}_{Ala}^2 + 1/4 \hat{\delta}_{Dla}^2$$

donde  $\sigma_A^2$  y  $\sigma_D^2$  son las variancias genéticas aditiva y dominante, respectivamente;  $\sigma_{Aa}^2, \sigma_{Al}^2, \sigma_{Ala}^2$  son las variancias de las interacciones aditivo x año, aditivo x localidad y aditivo x localidad x año, respectivamente; mientras que  $\sigma_{Da}^2, \sigma_{Dl}^2, \sigma_{Dla}^2$  son las variancias de las interacciones dominante x año, dominante x localidad y dominante x localidad x año, respectivamente.

De esta manera es que son obtenidos los estimados de los componentes de la variancia genética y de sus interacciones con años y/o localidades.

Los errores estándar de los componentes de variancia estimados del análisis de variancia, así como de los componentes de la variancia genética y sus interacciones con ambientes, siguen el mismo procedimiento señalado al tratar el tema de la interacción genotipo-ambiente.

Un estimado de la heredabilidad en sentido restringido es obtenido de la siguiente forma:

$$\hat{h}^2 = \hat{\sigma}_A^2 / \hat{\sigma}_P^2$$

donde la variancia fenotípica ( $\sigma_P^2$ ) es estimada como:

$$\hat{\sigma}_P^2 = \hat{\sigma}_{r1a}^2 + 4 \hat{\sigma}_{alf/m/al}^2 + 4 \hat{\sigma}_{af/m/a}^2 + 4 \hat{\sigma}_{lf/m/l}^2 + 4 \hat{\sigma}_{f/m}^2$$

También, se puede tener un estimado del grado promedio de dominancia, en los loci involucrados, en base a los estimados de la variancia genética aditiva y de dominancia. Para ello es necesario asumir que la frecuencia génica en todos los loci es de 0.5:

$$\hat{a} = \left[ \frac{2 (\hat{\sigma}_{f/m}^2 - \hat{\sigma}_m^2)}{\hat{\sigma}_m^2} \right]^{1/2} = \left[ \frac{2 \hat{\sigma}_D^2}{\hat{\sigma}_A^2} \right]^{1/2}$$

donde  $a$  es el grado promedio de dominancia y puede interpretarse en términos de la siguiente escala:

<u>Magnitud de <math>a</math></u>	<u>Grado de dominancia</u>
$\hat{a} = 0$	sin dominancia
$\hat{a} = 1$	dominancia completa
$0 < \hat{a} < 1$	dominancia parcial
$\hat{a} > 1$	sobredominancia

## DISEÑO II

Este diseño genético puede emplearse en plantas que producen muchas flores o utilizando progenies derivadas de una autofecundación de plantas individuales no endocriadas en plantas como el maíz, que producen una o dos inflorescencias femeninas por planta. En este diseño se hacen todos los cruzamientos posibles entre un grupo de plantas escogidas al azar de la población, y que servirán de machos, con otro grupo de plantas también

escogidas al azar, y que servirán de hembras. A diferencia del Diseño I, el grupo de plantas hembras se tiene que aparear con cada una de las plantas del grupo que sirven de machos. Si se eligen  $m$  plantas machos y  $f$  plantas hembras, se obtendrán  $mf$  progenies experimentales, las cuales constituyen familias de hermanos completos. Todas las progenies o familias de hermanos completos que tienen como progenitor común a un macho (o una planta hembra) forman en conjunto una familia de medios hermanos paternos (o maternos) o un grupo macho (o un grupo hembra).

Otra gran diferencia que se tiene con respecto al Diseño I es la presencia de dos grupos de familias de medios hermanos, lo cual permitirá tener dos estimados de la variancia genética aditiva.

Es recomendable tener un mismo número de plantas machos y plantas hembras, y si se forman sets, ellos deben agrupar al total de progenies de hermanos completos correspondiente a un número igual de plantas machos y hembras. La disposición en el campo es similar a la señalada en el caso del Diseño I.

El modelo aditivo lineal correspondiente a  $m$  machos,  $f$  hembras,  $s$  sets,  $l$  localidades,  $a$  años y  $r$  repeticiones/s/l/a, considerando un diseño de B.C.A. es:

$$\begin{aligned}
 Y_{ijkbcd} = & U + A_d + L_c + (AL)_{dc} + S_b + (AS)_{db} + (LS)_{cb} + (ALS)_{dcb} \\
 & + R_{k(bcd)} + M_{i(b)} + E_{j(s)} + (MF)_{ij(s)} + (AM)_{di(b)} + \\
 & (FM)_{dj(b)} + (AMF)_{dij(b)} + (LM)_{ci(b)} + (LF)_{cj(b)} + \\
 & (LMF)_{cij(b)} + (ALM)_{dci(b)} + (ALF)_{dcj(b)} + (ALMF)_{dcij} \\
 & + E_{ijkdcb}
 \end{aligned}$$

donde  $(MF)_{ij(b)}$  es la interacción entre el macho  $i$  con la hembra  $j$  en el set  $b$ ;  $(AMF)_{dij(b)}$  es la interacción entre la cruce del macho  $i$  con la hembra  $j$  en el set  $b$  con el año  $d$ ; de manera similar es la definición de las otras interacciones, estando ya definidos los demás efectos cuando se trató el Diseño I.

El esquema del ANVA combinado de sets, años y localidades en la evaluación de las  $mf$  progenies se da a conocer en el Cuadro 4.

Los componentes de variancia de interés a ser estimados son:

$$\hat{\sigma}^2 = \text{variancia del error}$$

$$\hat{\sigma}_{almf}^2 = \text{variancia de la interacción machos x hembras x loc. x año}$$

- $\hat{\delta}_{alf}^2$  = variancia de la interacción hembras x loc. x año  
 $\hat{\delta}_{alm}^2$  = variancia de la interacción machos x loc. x año  
 $\hat{\delta}_{lmf}^2$  = variancia de la interacción macho x hembra x loc.  
 $\hat{\delta}_{lf}^2$  = variancia de la interacción hembras x loc.  
 $\hat{\delta}_{lm}^2$  = variancia de la interacción machos x loc.

**Cuadro 4. Esquema del ANVA combinado de sets, años y localidades para el Diseño II.**

**F. VARIACION**

Años (A)			
Localidades (L)			
Ax L			
Sets (S)			
A x S			
L x S			
A x L x S			
Rep./S/L/A			
Machos/S	s(m-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alfm}^2 + rf\hat{\delta}_{alm}^2 + ra\hat{\delta}_{amf}^2$ $+raf\hat{\delta}_{lm}^2 + rlf\hat{\delta}_{amf}^2 + rlf\hat{\delta}_{am}^2$ $+ral\hat{\delta}_{mf}^2 + ralf\hat{\delta}_m^2$	CM <sub>1</sub>
Hembras/S	s(f-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alfm}^2 + rm\hat{\delta}_{alf}^2 + ra\hat{\delta}_{amf}^2$ $+ram\hat{\delta}_{lf}^2 + rlf\hat{\delta}_{amf}^2 + rlm\hat{\delta}_{af}^2$ $+ral\hat{\delta}_{mf}^2 + ralms\hat{\delta}_f^2$	CM <sub>2</sub>
M x H /S	s(m-1)(f-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alfm}^2 + ra\hat{\delta}_{lmf}^2 + rlf\hat{\delta}_{amf}^2$ $+ral\hat{\delta}_{mf}^2$	CM <sub>3</sub>
A x M/S	s(m-1)(a-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alfm}^2 + rf\hat{\delta}_{alm}^2 + rlf\hat{\delta}_{amf}^2$ $+rlf\hat{\delta}_{am}^2$	CM <sub>4</sub>
A x F/S	s(f-1)(a-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alfm}^2 + rm\hat{\delta}_{alf}^2 + rlf\hat{\delta}_{amf}^2$ $+rlm\hat{\delta}_{af}^2$	CM <sub>5</sub>
A x M x F/S	s(m-1)(f-1)(a-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alfm}^2 + rlf\hat{\delta}_{amf}^2$	CM <sub>6</sub>
L x M/S	s(m-1)(l-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alfm}^2 + rf\hat{\delta}_{alm}^2 + ra\hat{\delta}_{lmf}^2$ $+raf\hat{\delta}_{lm}^2$	CM <sub>7</sub>

L x F/S	s(f-1)(1-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alfm}^2 + rm\hat{\delta}_{alf}^2 + ra\hat{\delta}_{lmf}^2$ $+ ram\hat{\delta}_{lf}^2$	CM <sub>8</sub>
L x M x F/S	s(m-1)(f-1)(1-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alfm}^2 + ra\hat{\delta}_{lmf}^2$	CM <sub>9</sub>
A x L x M/S	s(m-1)(1-1)(a-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alfm}^2 + rf\hat{\delta}_{alm}^2$	CM <sub>10</sub>
A x L x F/S	s(f-1)(1-1)(a-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{alfm}^2 + rm\hat{\delta}_{alf}^2$	CM <sub>11</sub>
A x L x M x F/S	s(m-1)(f-1)(1-1)(a-1)	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{almf}^2$	CM <sub>12</sub>
Error conjunto	als(mf-1)(r-1)	$\hat{\delta}^2$	CM <sub>13</sub>

- $\hat{\sigma}_{amf}^2$  = variancia de la interacción macho x hembra x año  
 $\hat{\sigma}_{af}^2$  = variancia de la interacción hembra x año  
 $\hat{\sigma}_{am}^2$  = variancia de la interacción macho x año  
 $\hat{\sigma}_{mf}^2$  = variancia de la interacción macho x hembra  
 $\hat{\sigma}_f^2$  = variancia de hembras  
 $\hat{\sigma}_m^2$  = variancia de machos

Estos componentes de variancia son estimados siguiendo el mismo procedimiento visto para el Diseño I:

$$\hat{\delta}^2 = CM_{13}, \quad \hat{\delta}_{almf}^2 = (CM_{12} - CM_{13})/r, \quad \hat{\delta}_{alf}^2 = (CM_{11} - CM_{12})/rm$$

$$\hat{\delta}_{alm}^2 = (CM_{10} - CM_{12})/rf, \quad \hat{\delta}_{lmf}^2 = (CM_9 - CM_{12})/ra$$

$$\hat{\delta}_{lf}^2 = (CM_8 + CM_{12} - CM_9 - CM_{11})/ram$$

$$\hat{\delta}_{lm}^2 = (CM_7 + CM_{12} - CM_{10} - CM_9)/raf$$

$$\hat{\delta}_{amf}^2 = (CM_6 - CM_{12})/r1$$

$$\hat{\delta}_{af}^2 = (CM_5 + CM_{12} - CM_6 - CM_{11})/rlm$$

$$\hat{\delta}_{am}^2 = (CM_4 + CM_{12} - CM_6 - CM_{10})/rlf$$

$$\hat{\delta}_{mf}^2 = (CM_3 + CM_{13} - CM_6 - CM_{12})/ral$$

$$\hat{\delta}_f^2 = (CM_2 + CM_6 + CM_9 + CM_{11} - CM_3 - CM_5 - CM_8 - CM_{12})/ralm$$

$$\hat{\delta}_m^2 = (CM_1 + CM_6 + CM_9 + CM_{10} - CM_3 - CM_4 - CM_7 - CM_{12})/ralf$$

Los errores estándar de estos componentes de variancia estimados son obtenidos con el procedimiento propuesto por Snedecor (1956), visto al tratar la interacción genotipo-ambiente.

La interpretación genética de los componentes de variancia estimados es:

$$\begin{aligned} \hat{\delta}_m^2 &= 1/4 \hat{\delta}_A^2 & \hat{\delta}_f^2 &= 1/4 \hat{\delta}_A^2 & \hat{\delta}_{mf}^2 &= 1/4 \hat{\delta}_D^2 \\ \hat{\delta}_{am}^2 &= 1/4 \hat{\delta}_{Aa}^2 & \hat{\delta}_{af}^2 &= 1/4 \hat{\delta}_{Aa}^2 & \hat{\delta}_{amf}^2 &= 1/4 \hat{\delta}_{Da}^2 \\ \hat{\delta}_{lm}^2 &= 1/4 \hat{\delta}_{Al}^2 & \hat{\delta}_{lf}^2 &= 1/4 \hat{\delta}_{Al}^2 & \hat{\delta}_{lmf}^2 &= 1/4 \hat{\delta}_{Dl}^2 \\ \hat{\delta}_{alm}^2 &= 1/4 \hat{\delta}_{Ala}^2 & \hat{\delta}_{alf}^2 &= 1/4 \hat{\delta}_{Ala}^2 & \hat{\delta}_{almf}^2 &= 1/4 \hat{\delta}_{Dla}^2 \end{aligned}$$

donde  $\hat{\sigma}_A^2$  y  $\hat{\sigma}_D^2$  son las variancias genéticas aditiva y dominante respectivamente,  $\hat{\sigma}_{Aa}^2$  y  $\hat{\sigma}_{Da}^2$  son las variancias de las interacciones aditivo x año y dominante x año respectivamente,  $\hat{\sigma}_{Al}^2$  y  $\hat{\sigma}_{Dl}^2$  son las variancias de las interacciones aditivo x loc. y dominante x loc. respectivamente, y  $\hat{\sigma}_{Ala}^2$  y  $\hat{\sigma}_{Dla}^2$  son las variancias de las interacciones aditivo x loc. x año y dominante x loc. x año respectivamente. Los errores estándar de los componentes de variancia genética y de sus interacciones con los factores ambientales son obtenidos por el procedimiento propuesto por Dickerson (1969).

Un estimado de la heredabilidad en sentido restringido puede ser obtenido utilizando la variancia genética aditiva estimada a partir de la variancia de machos o a partir de la variancia de hembras o de un promedio de ambas variancias genéticas aditivas, cuando el número de machos es igual al número de hembras. La variancia fenotípica también es influenciada por el tipo de variancia utilizada para estimar la variancia genética aditiva. Consideremos el caso de usar la variancia de machos:

$$\begin{aligned} \hat{\sigma}_A^2 &= 4 \hat{\sigma}_m^2 \\ \hat{\sigma}_P^2 &= 4 \hat{\sigma}_m^2 + 4\hat{\sigma}_{mf/f}^2 + 4\hat{\sigma}_{ml/l}^2 + 4\hat{\sigma}_{mfl/fl}^2 + 4\hat{\sigma}_{ma/a}^2 + 4\hat{\sigma}_{mfa/fa}^2 + 4\hat{\sigma}_{mla/la}^2 + 4\hat{\sigma}_{mfla/fla}^2 + \hat{\sigma}_{rfla}^2 \end{aligned}$$

que es equivalente al señalado por Hallauer y Miranda (1981); luego:  $h^2 = 4\hat{\sigma}_m^2 / \hat{\sigma}_P^2$ .

Un estimado del grado promedio de dominancia es obtenido de manera similar al obtenido en el Diseño I.

Si se utiliza para determinar la heredabilidad la media aritmética de los dos estimados de la variancia genética aditiva

obtenida, la variancia aditiva y la fenotípica son obtenidas de la siguiente manera:

$$\hat{\sigma}_A^2 = 4 (\hat{\sigma}_m^2 + \hat{\sigma}_f^2) / 2$$

$$\hat{\sigma}_P^2 = 4 (\hat{\sigma}_m^2 + \hat{\sigma}_f^2) / 2 + 4 \hat{\sigma}_{mf}^2 + 4 (\hat{\sigma}_{m1}^2 + \hat{\sigma}_{f1}^2) / 21 + 4 (\hat{\sigma}_{ma}^2 + \hat{\sigma}_{fa}^2) / 2a$$

$$+ 4 (\hat{\sigma}_{m1a}^2 + \hat{\sigma}_{f1a}^2) / 21a + 4 \hat{\sigma}_{mf1/1}^2 + 4 \hat{\sigma}_{mfa/a}^2 + 4 \hat{\sigma}_{mfla/1a}^2 + \hat{\sigma}^2 / ral$$

Si se utilizan plantas que previamente han sido sometidas a algunas generaciones de autofecundaciones, los coeficientes de las variancias genéticas aditiva y dominante, así como de sus interacciones con factores ambientales, deben considerar el grado de endocria F. Así tenemos que:

$$\hat{\sigma}_m^2 = \hat{\sigma}_f^2 = \left(\frac{1+F}{4}\right) \hat{\sigma}_A^2 \quad \hat{\sigma}_{mf}^2 = \left(\frac{1+F}{2}\right)^2 \hat{\sigma}_D^2$$

### DISEÑO III

Este diseño de apareamiento también fue desarrollado por Comstock y Robinson (1952), para estimar el nivel del grado promedio de dominancia de los genes afectando al carácter evaluado en la población, pero considerando el efecto que tiene el ligamiento sobre el estimado de la  $\sigma_A^2$  y  $\sigma_D^2$  y sobre el nivel promedio de dominancia.

La población base o de referencia es una población  $F_2$  desarrollada por cruzamiento de dos líneas endocriadas. Las progenies a evaluarse se desarrollan por retrocruzamiento de plantas individuales  $S_0$  de la población  $F_2$  a ambas líneas parentales de dicha  $F_2$ . Las plantas  $S_0$  deben ser elegidas al azar y funcionan como plantas machos en el retrocruzamiento. Se obtienen pares de progenies para cada planta macho  $S_0$ ; así, si se usan  $m$  plantas machos se tendrán  $2m$  progenies. En la disposición en campo del material genético experimental de las  $2m$  progenies, se sigue el mismo criterio visto en los dos diseños genéticos anteriores.

En el Cuadro 5 se da a conocer el esquema del ANVA combinado de sets y ambientes para el Diseño III, considerando un diseño experimental de B.C.A. con  $r$  repeticiones por set en cada ambiente.

**Cuadro 5. Esquema del ANVA combinado de sets y ambientes.**

F. VARIACION	G.L.	C.M.	E.C.M.
Ambientes (E)	e-1		
Set (S)	s-1		
A x S	(e-1) (s-1)		
Rep./S/E	es (r-1)		
Líneas (L)	1		
L x S (s-1)			
L x E	(s-1) (e-1)		
L x S x E	(s-1) (e-1)		
Machos/set	s(m-1)	CM <sub>1</sub>	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{elm}^2 + 2r\hat{\delta}_{em}^2 + 2re\hat{\delta}_m^2$
L x M/S	s(m-1)	CM <sub>2</sub>	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{elm}^2 + re\hat{\delta}_{lm}^2$
E x M/S	(e-1)s(m-1)	CM <sub>3</sub>	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{elm}^2 + 2r\hat{\delta}_{em}^2$
E x L x M/S	(e-1)s(m-1)	CM <sub>4</sub>	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{elm}^2$
Error conjunto	es(2m-1)(r-1)	CM <sub>5</sub>	$\hat{\delta}^2$

Los componentes de variancia son estimados de la manera siguiente:

- $\hat{\delta}^2 = CM_5$  ----- estimado de la variancia de error
- $\hat{\delta}_{elm}^2 = (CM_4 - CM_5)/r$  ----- estimado de la variancia de la interacción machos x líneas x amb.
- $\hat{\delta}_{em}^2 = (CM_3 - CM_4)/2r$  ----- estimado de la variancia de la interacción machos x amb.
- $\hat{\delta}_{lm}^2 = (CM_2 - CM_4)/re$  ----- estimado de la variancia de la interacción machos x líneas.
- $\hat{\delta}_m^2 = (CM_1 - CM_3)/2re$  ----- estimado de la variancia de machos.

Las equivalencias genéticas son:

$$\hat{\delta}_m^2 = 1/4 \hat{\delta}_A^2 \quad \hat{\delta}_{lm}^2 = \hat{\delta}_D^2 \quad \hat{\delta}_{em}^2 = 1/4 \hat{\delta}_{Ae}^2$$

$$\hat{\delta}_{elm}^2 = \hat{\delta}_{De}^2$$

El grado promedio de dominancia es:

$$\hat{a} = (\hat{\delta}_{lm}^2 / 2\hat{\delta}_m^2)^{1/2}$$



Un estimado de la heredabilidad en sentido restringido se obtiene así:

$$\hat{h}^2 = \frac{4 \hat{\sigma}_m^2}{\hat{\sigma}^2/2re + \hat{\sigma}_{elm}^2/2e + \hat{\sigma}_{lm}^2/2 + 4 \hat{\sigma}_{em}^2/e + 4 \hat{\sigma}_m^2}$$

## DISEÑO GENÉTICO DE CRUZAMIENTO DIALELICO

Griffing (1956), dio a conocer cuatro métodos de cruza dialélicas, en función al material genético involucrado en la evaluación y análisis, bajo el modelo I y modelo II. Estos métodos son:

**Método 1:** involucra a  $p^2$  genotipos, de los cuales se tiene  $p$  progenitores,  $p(p-1)/2$  cruza directas y  $p(p-1)/2$  cruza recíprocas.

**Método 2:** involucra  $p(p+1)/2$  genotipos, de los cuales se tiene  $p$  progenitores y  $p(p-1)/2$  cruza directas.

**Método 3:** involucra  $p(p-1)$  genotipos, de los cuales  $p(p-1)/2$  son cruza directas y  $p(p-1)/2$  son cruza recíprocas.

**Método 4:** involucra  $p(p-1)/2$  genotipos, que corresponden a las  $p(p-1)/2$  cruza directas.

En maíz, los métodos 2 y 4 han sido y son los más utilizados por los fitomejoradores. Los  $p$  progenitores pueden ser líneas endocriadas, variedades de libre polinización, sintéticos y compuestos. Por lo general, cuando se utilizan líneas endocriadas se utiliza con frecuencia el método 4, mientras que cuando se emplean los otros tipos de parentales se emplea frecuentemente el método 2.

Relacionado a las cruza dialélicas se tiene dos términos acuñados por Sprague y Tatum en 1942, la habilidad combinatoria general (HCG) y la habilidad combinatoria específica (HCE). El primero de ellos se refiere o se define como el comportamiento promedio de una línea (progenitor) en combinaciones híbridas, mientras que la habilidad combinatoria específica se define como la desviación de las cruza del comportamiento esperado de acuerdo al comportamiento promedio de sus progenitores.

Una cruza directa y una cruza recíproca deben ser entendidas de la manera siguiente: consideremos dos progenitores: 1 y 2, entonces, la cruza 1 x 2 donde 1 funciona como hembra y 2 como macho si se considera como cruza directa, entonces la cruza 2 x 1, donde el progenitor 2 funciona como hembra y el 1 como macho, se considerará como la correspondiente cruza recíproca.

En una cruza dialélica se realizan todas las cruza posibles

entre los p progenitores, que pueden involucrar la realización de cruas directas y/o reciprocas, según el método a usar. Producto del apareamiento se obtienen dos tipos de parentesco en las progenies: la progenie desarrollada al cruzar dos progenitores constituye una familia de hermanos completos, mientras que el conjunto de familias de hermanos completos que tiene un progenitor comun forman una familia de medios hermanos.

En el Cuadro 6 se da a conocer el esquema del análisis de variancia combinado de ambientes para el método 4, mientras que el Cuadro 7 para el método 2.

Del Cuadro 6, método 4, los componentes de variancia a ser estimados son:

- $\hat{\delta}^2 = CM_5$  --- estimado del componente de variancia del error.
- $\hat{\delta}_{es}^2 = (CM_4 - CM_5)/r$  --- estimado de la variancia de la interacción HCE x Ambiente
- $\hat{\delta}_{eg}^2 = (CM_3 - CM_4)/r(p-2)$  --- estimado de la variancia de la interacción HCG x Ambiente.
- $\hat{\delta}_s^2 = (CM_2 - CM_4)/re$  --- estimado de la variancia de la HCE.
- $\hat{\delta}_g^2 = (CM_1 + CM_4 - CM_2 - CM_3) / re(p-2)$  --- estimado de la variancia de la HCG.

**Cuadro 6. Análisis de variancia combinado de ambientes para el método 4 de crusa dialélica (Griffing, 1956).**

F. VARIACION	G.L.	CM	E.C.M.
Ambientes (E) Rep./Amb.	(e-1) e(r-1)		
Cruzas (C) HCG	(c-1) (p-1)	CM <sub>1</sub>	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{es}^2 + r(p-2)\hat{\delta}_{eg}^2 + re\hat{\delta}_s^2 + re(p-2)\hat{\delta}_g^2$
HCE	p(p-3)/2	CM <sub>2</sub>	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{es}^2 + re\hat{\delta}_s^2$
Cruzas x Amb. E x HCG	(e-1)(c-1) (e-1)(p-1)	CM <sub>3</sub>	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{es}^2 + r(p-2)\hat{\delta}_{eg}^2$
E x HCE	(e-1)p(p-3)/2	CM <sub>4</sub>	$\hat{\delta}^2 + r\hat{\delta}_{es}^2$
Error conjunto	er(c-1)(r-1)	CM <sub>5</sub>	$\hat{\delta}^2$

La equivalencia genética de los componentes de variancia estimados del ANVA, considerando el grado de endocria de los progenitores F, es:

$$\hat{\sigma}_g^2 = \left(\frac{1+F}{4}\right) \hat{\sigma}_A^2$$

$$\hat{\sigma}_s^2 = \left(\frac{1+F}{2}\right)^2 \hat{\sigma}_D^2$$

$$\hat{\sigma}_{eg}^2 = \left(\frac{1+F}{4}\right) \hat{\sigma}_{AE}^2$$

$$\hat{\sigma}_{es}^2 = \left(\frac{1+F}{2}\right)^2 \hat{\sigma}_{DE}^2$$

Un estimado de la heredabilidad en sentido restringido es obtenido de la siguiente manera:

$$a) \quad \underline{\text{Si } F=0} \quad \hat{h}^2 = \frac{4\hat{\sigma}_g^2}{\hat{\sigma}^2_{/er} + 4\hat{\sigma}_{es}^2/e + 4\hat{\sigma}_{eg}^2/g + 4\hat{\sigma}_s^2 + 4\hat{\sigma}_g^2}$$

$$b) \quad \underline{\text{Si } F=1} \quad \hat{h}^2 = \frac{4\hat{\sigma}_g^2}{\hat{\sigma}^2_{/re} + \hat{\sigma}_{es}^2/e + 2\hat{\sigma}_{eg}^2/e + \hat{\sigma}_s^2 + 2\hat{\sigma}_g^2}$$

**Cuadro 7. Análisis de variancia combinado de ambientes en el método II de cruzamiento dialélico de Griffing (1956).**

F. VARIACION	G.L.	CM	E. CM.
Ambientes	e-1		
Rep./Amb.	e(r-1)		
Genotipos	m-1		
H.C.G.	(p-1)	CM <sub>1</sub>	$\hat{\sigma}^2 + r\hat{\sigma}_{se}^2 + rs(p+2)\hat{\sigma}_{ge}^2 + rse(p+2)\hat{\sigma}_g^2$
H.C.E.	p(p-1)/2	CM <sub>2</sub>	$\hat{\sigma}^2 + r\hat{\sigma}_{se}^2 + re\hat{\sigma}_s^2$
Gen. x Amb.	(m-1)(e-1)		
H.C.G. x Amb.	(e-1)(p-1)	CM <sub>3</sub>	$\hat{\sigma}^2 + r\hat{\sigma}_{se}^2 + rs(p+2)\hat{\sigma}_{ge}^2$
H.C.E. x Amb.	(e-1)p(p-1)/2	CM <sub>4</sub>	$\hat{\sigma}^2 + r\hat{\sigma}_{se}^2$
Error conjunto	e(m-1)(r-1)	CM <sub>5</sub>	$\hat{\sigma}^2$

$$m = p(p+1)/2 - 1$$

Los estimados de componentes de variancia, así como las equivalencias o interpretación genética de los mismos, son similares a los obtenidos en el método 4.

Una variante de este análisis en el que se involucra a las cruzas y sus progenitores es la siguiente:

Ambientes	$e-1$		
Rep./Amb.	$e(r-1)$		
Genotipos	$m-1$		
Progenitores	$p-1$		
Cruzas Vs. Prog.	$1$		
Cruzas	$p(p-1)/2 - 1$		
H.C.G.	$p-1$	$CM_1$	$\hat{\sigma}^2 + r\hat{\sigma}_{es}^2 + r(p-2)\hat{\sigma}_{eg}^2 + re(p-2)\hat{\sigma}_g^2$
H.C.E.	$p(p-3)/2$	$CM_2$	$\hat{\sigma}^2 + r\hat{\sigma}_{es}^2 + er\hat{\sigma}_s^2$
Genotipos x Amb.	$(m-1)(e-1)$		
Prog. x Amb.	$(p-1)(e-1)$		
(C Vs. P) x Amb.	$1(e-1)$		
Cruzas x Amb.	$(e-1)p(p-1)/2-1$		
H.C.G. x Amb.	$(p-1)(e-1)$	$CM_3$	$\hat{\sigma}^2 + r\hat{\sigma}_{es}^2 + r(p-2)\hat{\sigma}_{eg}^2$
H.C.E. x Amb.	$(e-1)p(p-3)/2$	$CM_4$	$\hat{\sigma}^2 + r\hat{\sigma}_{es}^2$
Error conjunto	$e(m-1)(r-1)$	$CM_5$	$\hat{\sigma}^2$

$$m = p(p+1)/2 - 1$$

Para estimar los diversos parámetros genéticos, se procede como el método 4. La significación que se pudiera encontrar para el contraste cruzas Vs. progenitores sería indicativo de la presencia de heterosis en promedio de todas las cruzas; de no ser significativa, no se probaría estadísticamente que hay heterosis en promedio de todas las cruzas.

La diferencia entre los dos últimos cuadros no solo está en las fuentes de variación, grados de libertad y esperados cuadrados medios, sino que en el método 2 la H.C.G. y la H.C.E. contiene el efecto per se de los progenitores.

## BIBLIOGRAFIA

1. COMSTOCK, R.E. and ROBINSON, H.F. 1948. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4: 254-66.
2. COMSTOCK, R.E. and ROBINSON, H.F. 1952. Estimation of average dominance of genes. In *Heterosis*, J.W. Gowen, ed. p. 494-516. Iowa State Univ. Press, Ames.
3. DICKERSON, G.E. 1969. Techniques for research in quantitative animal genetics. In *Technique and Procedure in Animal Science Research*. Am. Soc. Anim. Sci, Albany, New York.
4. FALCONER, D.C. 1970. *Introduction to Quantitative Genetics*. Knald Press, New York.
5. GRIFFING, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian J. Biol. Sci.* 9: 463-93.
6. HALLAUER, A.R. and MIRANDA, J.B. 1981. *Quantitative Genetic in Maize Breeding*. Iowa State Univ. Press, Ames.
7. SEARLE, S.R. 1971. Topics in variance component estimation. *Biometrics* 27: 1-74.
8. SNEDECOR, G.W. 1956. *Statistical Methods*. Iowa State Univ. Press, Ames.
9. SPRAGUE, G.F. and TATUM, L.A. 1941. General vs Specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.* 34: 923-32.



## PRODUCCION DE SEMILLA

Luis Beingolea Peña \*

En general, se puede afirmar que las buenas prácticas agrícolas necesarias para la producción de granos son las mismas, que las usadas para la producción de semillas. Las prácticas culturales usadas tienen relativamente poca influencia directa sobre la calidad de la semilla, siendo el mayor efecto sobre el rendimiento. Dentro de este marco general, es preciso hacer notar que algunas prácticas especializadas son más críticas en la producción de semillas que en la producción de granos.

### Prácticas pre-cosecha

#### Elección del terreno

Varios factores influyen en la elección:

**La historia del campo:** Tierras en las que se ha sembrado en la campaña anterior o en años anteriores; dependiendo de la especie, no deben elegirse a menos que se tengan especiales cuidados para eliminar las semillas que permanecen en el suelo y que crecerán voluntariamente contaminando el cultivo.

**Aislamiento del campo:** Sobre todo en la producción de semillas alóгамas. El aislamiento puede ser en distancia o en tiempo.

#### Fertilidad del suelo

Los 16 elementos minerales esenciales para la planta son importantes en la producción de semillas; sin embargo, los siguientes elementos tienen especial significado en la producción de semillas:

**Potasio:** Las plantas deficientes en Potasio suelen tener una raíz débil, siendo susceptibles a la tumbada; la semilla en contacto con el suelo se deteriora. La semilla producida por plantas con deficiencia de Potasio es deformada y con mala apariencia.

---

\* Ing. Agr. Profesor principal del Dpto. Académico de Fitotecnia, Facultad de Agronomía. Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú.

**Calcio:** La semilla producida por plantas deficientes en Calcio puede producir plántulas con hojas y yemas deformes, aún cuando el sistema radicular sea normal.

**Magnesio:** Semillas producidas con deficiencia de Mg tienen problemas para germinar.

**Boro:** Afecta la germinación del polen, afectando la fructificación y el desarrollo de la semilla; hay atrofia de óvulos.

**Zinc:** En especial, las leguminosas con deficiencia de zinc tienen problemas en la formación de semillas.

**Molibdeno:** Su deficiencia ocasiona la obstrucción de la síntesis de proteínas y se detiene el crecimiento; produce semillas "chupadas" o "sin llenar".

### **Control de enfermedades**

Este aspecto es muy importante en la producción de semillas, sobre todo si se trata de enfermedades transmisibles por semilla. Los métodos más utilizados para el control son:

**Tratamiento de semilla:** Es mucho más fácil eliminar un patógeno en unos pocos kilos de semilla, que fumigar el campo.

**Limpieza de semilla:** Generalmente, las semillas enfermas tienen menos densidad que la semilla sana. El uso de un separador de gravedad específica puede eliminarlas.

**Control de vectores:** Muchas enfermedades son transmitidas por vectores y el control de estos puede reducir la incidencia.

**Trasladar la producción a zonas o épocas con baja precipitación o H.R. (Humedad Relativa):** Las semillas producidas en zonas secas generalmente están libres de enfermedades causadas por bacterias y hongos.

**Entresaca o Roquing:** La eliminación a mano de las plantas enfermas del campo de cultivo reduce enormemente la incidencia de la enfermedad.



**Prácticas de cultivo:** La rotación de cultivos y la eliminación de los desechos del cultivo anterior, ayuda a reducir la incidencia de enfermedades.

**Variedades resistentes:** Es el sistema más efectivo de control de enfermedades; desafortunadamente, no se cuenta con variedades resistentes a todas las enfermedades.

**Entresaca a mano o Rouging:** La eliminación de malezas, plantas enfermas y, especialmente, de plantas "fuera de tipo" es una de las prácticas más características de la producción de semilla; se realiza durante las diferentes etapas del cultivo y tiene una gran influencia en la calidad de la semilla producida.

**Oportunidad de cosecha:** Una vez alcanzada la madurez fisiológica, cualquier demora en la cosecha va a exponer a la semilla a las condiciones ambientales de campo, las que por lo general son desfavorables para la conservación de la calidad.

**Calidad de la semilla:** La producción de semillas de calidad implica una serie de actividades que van desde la etapa de campo hasta el almacenamiento, pasando por la cosecha, secamiento y procesado.

Para poder entender la importancia de cada una de estas acciones, deberíamos primero fijar un concepto referente a la calidad de la semilla, tomando en cuenta que esta puede ser considerada desde diversos aspectos.

La calidad de la semilla puede ser considerada desde diversos aspectos:

**Físico:** Desde este punto de vista, la calidad es medida a través de la prueba de pureza que nos dice la composición del lote de semilla y la identidad de sus componentes.

**Fisiológico:** Que expresa la capacidad de la semilla para funcionar como tal; se mide a través del poder germinativo y el vigor.

**Fitosanitario:** Expresa la sanidad de la semilla o su condición de estar libre de patógenos. Se hace a través de examen en el laboratorio o pruebas de campo y de la certificación de semilla.

**Genética:** En donde se mide la identidad y pureza genética de la semilla. Se obtiene a través de un control de genealogía en las

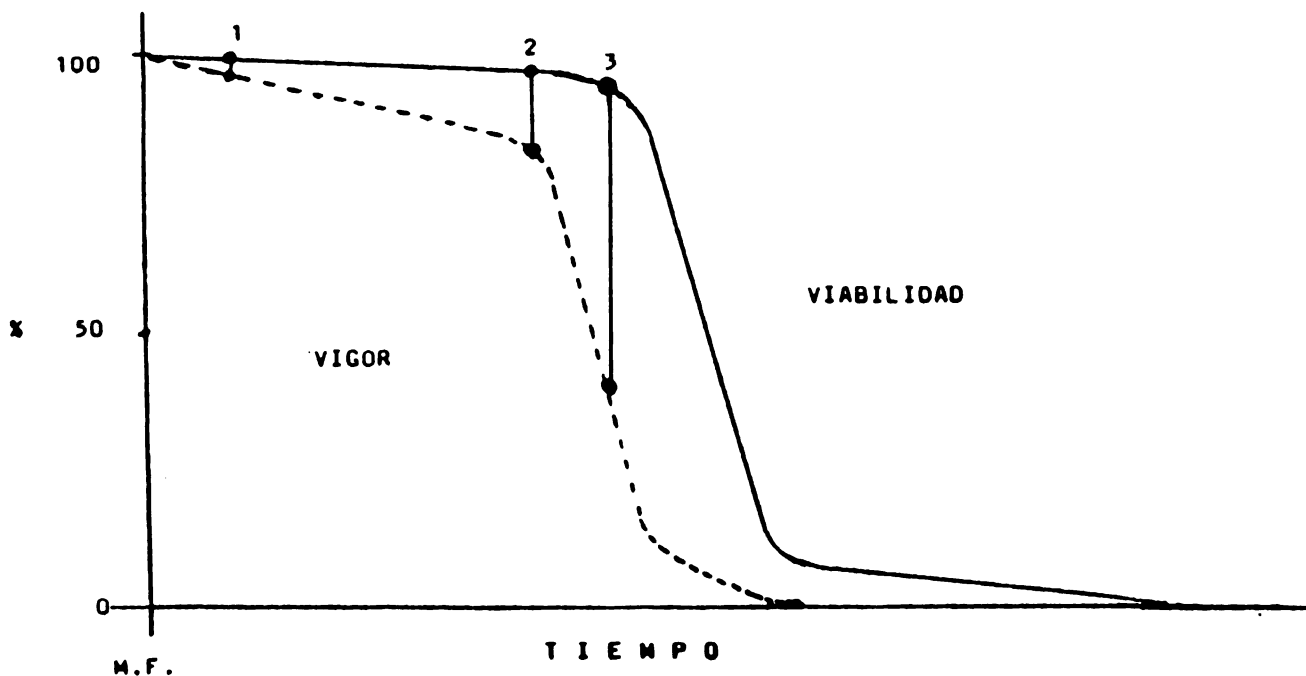
etapas de multiplicación, lo que constituye la "certificación de semillas".

Es importante tener en cuenta que la calidad de la semilla es máxima al momento de la madurez fisiológica y que, a partir de este momento, solo le espera el deterioro en mayor o menor grado hasta que muere.

Así pues, podemos decir que cualquier problema de calidad de semilla se origina en la etapa posterior a la madurez fisiológica, a consecuencia de algo que le ocurre a la semilla y que le ocasiona algún deterioro. Para poder entender mejor, es importante que conozcamos la relación que existe entre el vigor y la viabilidad.

La viabilidad de la semilla expresa su habilidad para producir plantas normales y es medida a través de la prueba de germinación, la cual se realiza en las condiciones más favorables para cada clase de semilla, con el fin de conseguir el máximo de germinación.

El vigor expresa la calidad o la fuerza de la vida de la semilla y otorga a la semilla la potencialidad de poder soportar condiciones adversas en su etapa de planta; se mide a través de las pruebas de vigor que pueden ser de 2 tipos: a) Las directas, que simulan condiciones adversas de campo a nivel de laboratorio. Ejemplo: la prueba fría para maíz. b) Las indirectas, que miden algún atributo o característica de la semilla correlacionada con el vigor, como es el caso de la prueba de Tétrazol, que mide la actividad enzimática de los sistemas de dehidrogenasa.



DECLINACION DE LA VIABILIDAD Y VIGOR EN UN LOTE DE SEMILLA TIPICO

El gráfico muestra la relación entre el vigor y la viabilidad a través del tiempo. Podemos notar que, semillas con similares valores de viabilidad, pueden presentar sustanciales diferencias en cuanto a vigor (casos 1 y 2). También se observa en el gráfico que la semilla puede acumular considerable deterioro (pérdida de vigor) antes de afectar seriamente su viabilidad (caso 3). Se llega a un punto de acumulación de deterioro en que se entra a una etapa de una rápida pérdida de la viabilidad.

Si consideramos que el objeto del almacenamiento de semilla es mantener la calidad fisiológica, minimizando su deterioro, debemos aceptar la imposibilidad actual de detener totalmente el deterioro (pérdida de vigor), y si consideramos que la semilla puede llegar al almacenamiento con una buena viabilidad pero considerable acumulación de deterioro, es fácil entender los fracasos en la conservación de semilla, aún cuando las condiciones del almacén sean óptimas, ya que mínimos incrementos en el deterioro pueden hacer que la semilla entre en la etapa de rápida declinación de la viabilidad (caso 3). Se considera deterioro, cualquier cambio en detrimento que ocurre en la semilla a través del tiempo.

La calidad de la semilla, en un momento dado, depende principalmente de lo que le haya ocurrido a la semilla entre la madurez fisiológica y ese momento dado. Este historial de la semilla va a determinar su potencial de almacenamiento o respuesta al almacenamiento.

Los factores que más influyen en el deterioro de la semilla, son la humedad y la temperatura de ella; si ambos permanecen elevados, la semilla se deteriorará rápidamente.

Otro factor importante de deterioro muy influenciado por la humedad y temperatura es el crecimiento del moho, que en la práctica nos impone el tiempo que la semilla puede estar en condiciones riesgosas de humedad y temperatura; este tiempo está relacionado con la relación de crecimiento del moho, que se detiene a 4.4°C (40°F) y es máximo de 27°- 32°C (80°- 90°F).

De lo anteriormente mencionado, podemos establecer una serie de recomendaciones en el manejo de semilla durante las etapas de la producción, previas al almacenamiento, que permitan reducir al máximo el deterioro, de forma de tener el máximo de calidad de semilla.

**Cosecha temprana:** Las prácticas culturales anteriores a la madurez fisiológica tienen relativamente poca influencia en la calidad de la semilla. Una vez alcanzada la madurez fisiológica, es el momento en que la semilla alcanza su máxima acumulación de materia seca, siendo el vigor y poder germinativo máximos; la semilla inicia su deterioro por lo que es muy importante cosechar lo más cerca posible al momento de la madurez fisiológica, sobre todo si

consideramos que las condiciones de campo son, por lo general, muy desfavorables para el almacenamiento de semillas.

- . Una vez cosechada la semilla, secarla rápidamente hasta un contenido de humedad seguro para el almacenamiento.
- . Planificar la siembra, de manera que la madurez pueda coincidir con el ritmo de procesamiento.
- . La temperatura de secado debiera ser, en lo posible, inferior a 40° C, ya que a esta puede incrementarse considerablemente el deterioro.
- . La cosecha, el trillado y el procesamiento de semilla debiera hacerse con sumo cuidado, en cuanto a la velocidad de la máquina y el contenido de humedad de la semilla; exceso de secado la hace susceptible a la fractura, y exceso de humedad susceptible a la magulladura.
- . El tratamiento de la semilla con gases fumigantes deberá hacerse cuando la temperatura y la humedad de la semilla sean bajas y usando la menor concentración recomendable del gas, para disminuir el efecto fitotóxico. En la medida de lo posible, debiera preferirse el tratamiento con insecticidas y/o fungicidas de contacto.

**Semilla genética o del mejorador:** La conservación de la pureza e identidad genética es el principal objetivo al producir esta categoría de semilla, ya que la estabilidad genética en las siguientes etapas de la multiplicación dependerá de los progenitores puros que se produzcan en la etapa de semilla genética.

Las mutaciones, segregaciones de plantas atípicas, la contaminación con polen extraño y aún las posibles mezclas mecánicas son causas posibles de variaciones en la pureza e identidad genética, por lo que se debe tener especial cuidado de eliminarlas en las fases de la multiplicación.

El mantenimiento de la semilla genética puede hacerse, en el caso de líneas endocriadas, por polinizaciones fraternales o autofecundaciones hechas a mano. Si se trata de líneas de bajo nivel de endocria, es necesario hacer la multiplicación por cruzamientos fraternales, ya que estos no reducen el vigor ni cambian la identidad genética.

Si la cantidad de semilla necesaria es más de la que puede hacerse a mano, se puede hacer la multiplicación en un lote aislado.

El aislamiento para el caso de semilla genética, es más riguroso que para las otras categorías de semilla; el aislamiento en distancia mínimo debe ser de 400 metros.

Es importante hacer una eficiente depuración en los campos de producción, sobre todo la eliminación de plantas fuera de tipo, por lo que se requiere que lo haga una persona experimentada, que conozca perfectamente el material a multiplicar.

En la producción de semilla genética, como un seguro contra la pérdida por causas imprevisibles, es necesario mantener un remanente de semilla que pudiese cubrir las necesidades de una campaña, o cuando menos un porcentaje, de acuerdo al nivel de riesgo estimado.

En cuanto a la cosecha, lo ideal es cosechar el campo lo más rápido posible después de que alcanza la madurez fisiológica; esto suele ser con maíces duros, alrededor del 35% de humedad. La aparición de la capa negra en el grano permite precisar el momento de la madurez fisiológica.

### Procesamiento post-cosecha

**Secado de semilla:** Como se mencionó anteriormente, la semilla de maíz tiene el máximo de calidad (100% de viabilidad y 100% de vigor) al momento de la madurez fisiológica; después de dicho momento, solo le espera el deterioro en mayor o menor grado.

La permanencia de la semilla en el campo después de la madurez fisiológica, en donde las condiciones ambientales no suelen ser las ideales para la conservación de su calidad, incrementa las posibilidades de deterioro; por lo tanto, cuanto antes se coseche, después de la madurez fisiológica, mejor será la calidad de la semilla al momento de la cosecha. Como la madurez fisiológica es alcanzada con un contenido de humedad de aproximadamente 35%, se hace necesario un secamiento rápido hasta el 10-12% para evitar el deterioro ocasionado por el calentamiento de la semilla debido a su alta tasa de respiración y al desarrollo de los mohos. El contenido de humedad de la semilla es el factor que más influye en el deterioro de la semilla, lo que hace que el secado de semilla sea una operación de vital importancia para la calidad de la semilla.

Las semillas son higroscópicas, por lo que su contenido de humedad depende de la humedad relativa y temperatura del aire que la rodea. En realidad, es una relación de la presión de vapor de la semilla con la presión de vapor en el aire; si es mayor dentro de la semilla, saldrá de ella, secándose, si es menor ingresará, humedeciéndola, y si es igual no hay movimiento neto de vapor y se dice que la semilla está en equilibrio con el aire.

El principal actor en el secamiento de la semilla es el aire, que se usa para secar, el cual tiene dos funciones:

1. Entregar el calor para la evaporación de la humedad del grano.

## 2. Llevarse la humedad evaporada.

El grano en proceso de ser secado se encuentra en niveles peligrosos de humedad y temperatura y surge la pregunta de cuánto tiempo disponemos para secar la semilla hasta un nivel seguro de humedad (aproximadamente 15%), antes que el crecimiento del moho, que es el enemigo más temible de la semilla almacenada, la dañe. La respuesta está basada en la tasa de crecimiento del moho, la cual se detiene a 4.4°C (40°F), aumenta con la temperatura y es máxima de 27°-32°C (80°- 90°F).

El siguiente cuadro muestra el tiempo que se dispone para el secado del grano:

Cuadro 1. Tiempo máximo permitido para el secamiento del grano hasta el 15.5%, a diferentes temperaturas, antes de que el crecimiento del moho lo dañe.

Temperatura del grano		Tiempo en horas
°C	°F	
32.2	90	100
26.6	80	140
22.0	70	195
18.3	65	230
15.5	60	265
12.8	55	315
10.0	50	370
7.2	45	440

Al observar el cuadro y comparar las horas disponibles para secar, se puede, como regla general, establecer que la tasa de crecimiento del moho se incrementa en un 40% con cada incremento de 10°F en la temperatura.

La velocidad de secamiento está determinada por varios factores como son: la temperatura y la humedad relativa del aire, la estructura física de la semilla, así como la tasa de flujo del secamiento (relación entre el volumen de aire del secamiento por minuto y el volumen de grano a secar).

Se ha encontrado que temperaturas de secado superiores a 40°C dañan la calidad de la semilla; sin embargo, en semillas genéticas y básicas, sería conveniente usar temperaturas inferiores para evitar el deterioro que pudiera expresarse en almacenamientos más o menos prolongados.

Es importante recordar que secar la semilla por debajo del punto de equilibrio con el ambiente no tiene sentido si no se dispone de almacenes con ambiente controlado o se envase en recipientes impermeables al vapor de agua.

**Almacenamiento de semilla:** Un adecuado almacenamiento de semilla, debe conservar la viabilidad y el vigor de la semilla hasta su siembra y debe planificarse desde el campo, de ser posible, desde el momento de la madurez fisiológica.

La semilla que ingresa al almacén, después de haber acumulado considerable cantidad de deterioro, se encuentra predispuesta para una rápida declinación de la viabilidad, aún cuando las condiciones del almacén sean óptimas; esto puede explicarse al observar el caso 3 del gráfico de vigor y viabilidad.

A continuación se indican una serie de reglas que ayudarán a tomar decisiones adecuadas, en cuanto a almacenamiento.

- . La calidad de la semilla no mejora con el almacenamiento.
- . El contenido de humedad y la temperatura de la semilla son los factores más importantes que influyen en el almacenamiento.
- . El contenido de humedad de la semilla es función de la humedad relativa y en menor grado de la temperatura.
- . El contenido de humedad es más importante que la temperatura.
- . Las mejores condiciones para el almacenamiento se dan en un lugar fresco y seco.
- . Las semillas dañadas, inmaduras y deterioradas no se conservarán tan bien como las semillas maduras, sanas y vigorosas.
- . Para un almacenamiento sellado es necesario que el contenido de humedad de la semilla sea 3% más bajo que para el almacenamiento abierto.

**Tratamiento de semilla:** El tratamiento de semilla puede tener varias finalidades; vamos a considerar algunas:

**Preservar la semilla almacenada:** Usualmente se utiliza una mezcla de insecticida y fungicida que puede ser en líquido, en "slurry" o en polvo seco.

**Proteger la semilla durante la germinación:** Para esta finalidad, se usa por lo general un insecticida sistémico para impregnar la semilla, el cual puede tener un efecto fitotóxico, por lo que se

recomienda hacer el tratamiento lo más cercano posible al momento de la siembra. Por ejemplo, uso de Acephato (Vencethor u Orthene) para impregnar semilla a razón de 5-8 gr x kg de semilla.

Si la semilla está baja de vigor, puede ser muy favorable el tratamiento previo a la siembra, con un fungicida en dosis altas, ya que una manifestación del deterioro es la susceptibilidad a microorganismos del suelo.

Fumigaciones para control de insectos: El uso de fumigantes es muy efectivo para el control de insectos de los granos almacenados; sin embargo, todos los fumigantes tienen efecto fitotóxico y ocasionan deterioro de la semilla. En caso de ser necesario su uso, deberán usarse a la concentración más baja recomendada y la temperatura más baja; las altas temperaturas y concentraciones del fumigante incrementan su efecto tóxico.



**I. SISTEMAS DE APAREAMIENTO Y SUS CONSECUENCIAS GENETICAS**

**1. Tipos de apareamiento**

Existen básicamente cinco tipos de apareamiento:

1. Apareamiento al azar
2. Apareamientos genéticamente positivos
3. Apareamientos fenotípicamente positivos
4. Apareamientos genéticamente negativos
5. Apareamientos fenotípicamente negativos

El primero es al azar y los cuatro restantes se basan en aparear individuos distintos. Los criterios para decidir sobre el parecido de dos individuos son su posible parentesco (genealogía) o su apariencia externa (parecido o diferencias fenotípicas).

La distribución de los genes entre los individuos de una población está influida por el sistema de apareamiento. La Ley de Hardy-Weinberg que plantea proporciones cigóticas teóricas, no se cumplirá en los apareamientos que no sean al azar.

**1.1. Apareamiento al azar:**

Sin practicar ninguna selección la frecuencia génica permanecerá constante. No cambiará la variabilidad genética. Las relaciones genéticas entre los individuos permanecen constantes, así como el grado de homocigosis y heterocigosis.

Si se hace apareamiento al azar pero seleccionando los progenitores, se cambia la media de la población, pero no tiene efecto sobre la varianza de la población, sobre la homocigosis o sobre la correlación genética entre individuos relacionados.

Sin embargo, en las poblaciones pequeñas con las cuales trabaja el fitomejorador, pueden haber cambios en las frecuencias génicas debido a los accidentes de muestreo (deriva genética).

---

\* Ing. Agr. Asesor de Semillas de FUNDEAGRO.

### 1.2. Apareamiento genéticamente positivo:

Se le llama consanguinidad. Tiene por efecto el aumento de los homocigotos a expensas de los heterocigotos. Si no se practica selección, la frecuencia génica no cambia y se producen grupos aislados en su reproducción. Al descartar algunos de ellos para mantener el tamaño de la población se practica una selección direccional y las familias resultantes serán fenotípicamente semejantes y la varianza genética total disminuirá. Cuando se llega a una sola línea homocigótica la varianza genética es cero. Con o sin selección, la consanguinidad aumenta la correlación genética entre individuos estrechamente relacionados. La consecuencia práctica de esta correlación es la gran prepotencia que produce, es decir, la aptitud de un individuo para imponer características a sus descendientes.

### 1.3. Apareamiento fenotípicamente positivo:

Es el apareamiento entre individuos fenotípicamente similares; tiende a aumentar el parecido entre parientes cercanos e incrementar la diversidad de los extremos de la población, mientras que en la consanguinidad se fijan tanto las familias intermedias como los extremos.

### 1.4. Apareamiento negativo:

El apareamiento de individuos genéticamente distanciados se usa solo en el caso de cruces entre razas o especies. En cambio, el apareamiento entre individuos fenotípicamente distantes sirve para mantener la diversidad, compensar la deriva genética y ayuda a mantener la utilidad de la población como fuente de genes. Este apareamiento en forma continua tiende a disminuir la varianza de la población, desde que los descendientes de los extremos opuestos estarán más cerca de la media. También tiende a reducir la correlación genética entre parientes.

## 2. Endogamia y heterosis

Endogamia significa el apareamiento de individuos que están emparentados entre sí por ascendencia. El tamaño de la población es determinante para establecer el grado de parentesco entre los individuos. Una medida de este parentesco está dada por el coeficiente de endogamia, el cual es la probabilidad de que dos genes en cualquier locus en un individuo sean idénticos por descendencia (genes originados en la réplica de un gene en una generación previa). Se refiere a un individuo y expresa el grado de parentesco entre los progenitores del individuo.

El coeficiente de endogamia en la 1a. generación de apareamiento aleatorio ( $F_1$ ) se calcula con base al número de individuos.

$$F_1 = \frac{1}{2N}$$

Se supone que no existe ningún grado de parentesco entre los progenitores y que N es el número de individuos que se aparean al azar. Para la siguiente generación el cálculo es:

$$F_2 = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) F_1$$

donde  $F_1$  y  $F_2$  son los coeficientes de endogamia en la generación 1 y 2.

Para la generación t, el cálculo será:

$$F_t = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) F_{t-1}$$

Se resalta la importancia que tiene el valor N o número de individuos de la población. El coeficiente de endogamia disminuirá según aumente el tamaño de la población.

En los programas de formación de líneas puras para derivar híbridos, se utilizan metodologías de autofecundación y cruzas fraternales que pueden ser planta a planta (hermanos completos) o cruzas entre varias plantas de las mismas familias (medios hermanos). Cada uno de estos métodos produce diferentes coeficientes de endogamia, lo cual es conveniente conocer para cuantificar la magnitud que se va obteniendo en cada caso.

Autofecundación  $F_t = 1/2 (1 + F_{t-1})$

Fraternal Planta a Planta  
(hermanos completos)  $F_t = 1/4 (1 + 2F_{t-1} + F_{t-2})$

Fraternal entre varias plantas  
(medios hermanos)  $F_t = 1/8 (1 + 6F_{t-1} + F_{t-2})$

Desarrollando estas fórmulas se demuestra que el nivel de endogamia obtenido por autofecundación en la 2a. generación equivalente a 0.75, se obtendrá con 6 a 7 generaciones en hermanos completos y con más de 10 de medios hermanos.

## 2.1. Depresión endogámica:

La consecuencia observada más importante de la endogamia es la reducción del valor fenotípico medio mostrada por caracteres asociados a la capacidad reproductiva o a la eficiencia fisiológica, fenómeno conocido como depresión endogámica. La endogamia tiende a reducir el vigor. En esta forma, los caracteres que forman un componente importante del vigor tales como el tamaño de la mazorca o altura de la planta muestran una reducción bajo endogamia.

El decir que si cierto carácter muestra depresión endogámica, se refiere al cambio promedio del valor medio en varias líneas. Las líneas por separado difieren en mayor o menor grado en el cambio que experimentan, como en realidad se espera por consecuencia de la deriva de las frecuencias génicas. Los cambios del valor medio se refieren a cambios del valor medio de varias líneas que se han derivado de una población base y que representan a la población total consistente de muchas líneas. La media de la población se refiere, entonces, a la población total y la depresión endogámica se refiere a la reducción de esta media.

Conviene discutir la base teórica del cambio de la media de la población bajo endogamia. La selección de ninguna manera interfiere con la dispersión de las frecuencias génicas, cuando se miden todos los individuos. Puesto que las frecuencias génicas en la población en conjunto no cambian bajo endogamia, cualquier cambio de la media de la población debe atribuirse a los cambios de las frecuencias genotípicas. La endogamia causa un incremento de las frecuencias de los genotipos homocigóticos y una reducción de los genotipos heterocigóticos. Por lo tanto, un cambio de la media de la población bajo endogamia debe estar relacionado con la diferencia del valor genotípico entre homocigotes y heterocigotes.

De estas consideraciones pueden derivarse las siguientes conclusiones generales: que un cambio del valor medio bajo endogamia es consecuencia de la dominancia de los loci involucrados en el carácter y que la dirección del cambio es hacia el valor de los alelos recesivos. La dominancia puede ser parcial o completa o puede ser sobredominancia; todo lo que se necesita para que un locus participe en el cambio de la media es que el heterocigote no debe ser exactamente intermedio entre los dos homocigotes. La magnitud del cambio de la media depende, entonces, de las frecuencias génicas. Es máxima cuando estas son intermedias y, por lo tanto, participan más en el cambio de la media que los genes con frecuencias bajas, siendo igual todo lo demás.

## 2.2. Heterosis

Complementario al fenómeno de depresión endogámica, está el vigor híbrido o heterosis. Cuando se cruzan líneas endogámicas, la progenie muestra un incremento en aquellos caracteres que previamente sufrieron reducción por endogamia. O en términos generales, la pérdida de vigor sufrida por endogamia tiende a ser restaurada en el cruzamiento. Por ejemplo, en una población subdividida en muchas líneas que se cruzan al azar, el coeficiente de endogamia promedio en la progenie resultante regresa al valor que tenía en la población base. En esta forma, si se hacen muchas cruzas al azar entre las líneas, el valor medio de cualquier carácter en la progenie se espera que sea el mismo que la media de la población base. En otras palabras, se espera que la heterosis al hacer cruzamientos contrarreste la depresión endogámica. Es más, si la población persiste a través del apareamiento aleatorio en la generación siguiente a la cruce y en generaciones subsecuentes, el coeficiente de endogamia permanecerá sin alterarse y se espera que la media de la población, consecuentemente, permanezca al mismo nivel de la población base. En esta forma, se puede hacer la siguiente generalización: que en ausencia de selección no se espera que la endogamia seguida por el cruzamiento de líneas produzca un cambio permanente en la media de la población.

Sin embargo, en la práctica se hace selección ya que solo interesan las combinaciones que más superen el valor promedio de los padres y, con este objetivo, se han diseñado los esquemas de identificación de aptitud combinatoria general y específica que dan lugar a la selección de los cruzamientos más rendidores.

## 2.3. Explicaciones del vigor híbrido

El vigor se encuentra asociado al estado heterocigoto. Se puede citar dos alternativas para explicar la teoría genética de la heterosis:

### a. Basada en interacción de alelos:

Se ha propuesto que la heterocigosis per se es esencial para la heterosis. Para un solo locus donde hay dos alelos A y a, la combinación heterocigótica Aa es superior a cualquiera de las posibles homocigotos AA o aa. Los alelos producen efectos distintos y la interacción entre ellos produce mayor vigor que el de los productos sencillos de los alelos en estado homocigoto. Este concepto es el de sobre-dominancia o super dominancia.

b. **Basada en interacción de diferentes genes dominantes:**

La endogamia conduce a la homocigosis, los recesivos desfavorables están sujetos al mismo tipo de eliminación, mediante selección natural como ocurre siempre con los deletéreos dominantes.

Si se hace un cruzamiento entre líneas de maíz endogámicas no emparentadas, van a diferir entre sí en varios loci. Si se designan 5 loci, el cruzamiento hipotético sería:

<u>Línea Pura I</u> aaBBCCddEE	x	<u>Línea Pura II</u> AAbbCCDDee
F1      AaBbCCDdEe		

Incluso, si los diferentes alelos recesivos son ligeramente desfavorables para el vigor, el híbrido, al tener alelos dominantes relativamente favorables en más loci diferentes que cualquier línea pura, deberá ser más vigoroso que las líneas paternas.

Actualmente, se piensa que ambos sistemas pueden operar simultáneamente y que tanto la interacción intra-alélica como un complejo de genes dominantes ligados pueden explicar la heterosis.

3. **Selección en poblaciones controladas**

La mayoría de los programas de mejoramiento se basan en: 1) Selección dentro de una población básica de individuos o familias genéticamente variables. 2) Utilización del material seleccionado para la creación de nuevas poblaciones que se utilizarán como posibles variedades comerciales y como base para nuevos ciclos de selección. Los avances genéticos con la selección dependen de la variabilidad genética, esto es, de las diferencias genéticas entre los diferentes individuos en la población inicial, del valor del efecto encubridor del medio ambiente y de los componentes de la interacción sobre la variabilidad genética. La intensidad y presión de selección influyen también en la ganancia o respuesta relativa que pueda lograrse con el proceso de selección.

3.1. **Respuesta a selección:**

La respuesta o ganancia genética de la selección individual de un carácter en poblaciones alógamas grandes con apareamiento aleatorio y ausencia de otras presiones selectivas puede medirse de acuerdo a la expresión:

$$R = i \cdot \sigma_p^2 \cdot h^2$$

donde:

R = Respuesta a la selección  
 i = Intensidad de selección  
 $\sigma_p^2$  = Desviación standard fenotípica  
 $h^2$  = Heredabilidad del carácter

Conviene discutir los componentes de esta expresión para enfatizar aquellos conceptos que pueden ser controlados por el fitomejorador y los que pueden ser utilizados aunque no controlados.

El componente de intensidad de selección (i) es igual al diferencial de selección (o superioridad promedio de los progenitores seleccionados) expresado en unidades de desviación standard con respecto a la media de la población. Usando tablas de desviación de datos jerarquizados, se logran valores de i en base a la presión de selección aplicada. Debe aclararse que el concepto presión de selección o porcentaje de individuos seleccionados es diferente del de intensidad de selección, ya que el primero es totalmente controlado por el fitomejorador mientras que el segundo no.

Así, si se aplica una presión de selección de 1%, se puede demostrar que  $i = 2.64$ . Los valores de i para 2, 5, 10, 20 y 30% de presión de selección son 2.42, 2.06, 1.76, 1.40 y 1.18, respectivamente.

El segundo componente, desviación standard fenotípica ( $\sigma_p$ ) incluye la variación debida a efectos genéticos y ambientales. La variación ambiental puede ser controlada hasta cierto nivel, mientras que la genética es inherente a la población.

El tercer componente, la heredabilidad ( $h^2$ ) del carácter está determinada por la relación:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

donde:

$\sigma_A^2$  = Varianza aditiva  
 $\sigma_P^2$  = Varianza fenotípica

Resumiendo estos componentes, la respuesta a la selección está inversamente relacionada a la presión de selección y a la varianza ambiental, mientras que está positivamente relacionada a la varianza genética aditiva.

Los primeros conceptos son total o parcialmente controlados por el fitomejorador, no así la varianza genética. De esta interpretación, se deduce que la respuesta a la selección en la práctica puede mejorarse directamente aumentando la presión de selección, aunque este criterio debe estar supeditado al número de individuos seleccionados de la población para no reducir, mediante deriva genética, la varianza genética disponible.

## II. LINEAS DE MAIZ

### 1. Generación de líneas endocriadas

El método clásico de generación de líneas endogámicas, consiste en la autofertilización por varias generaciones hasta llegar a altos niveles de endogamia. Líneas puras son cruzadas a un probador para evaluar su habilidad combinatoria general y luego específica para formar híbridos de alto rendimiento por la heterosis.

Actualmente, muchas líneas son evaluadas en generaciones tempranas cuando aún no tienen un alto grado de endogamia. La evaluación puede hacerse en ensayos de líneas per se, o mediante cruzamientos con un probador. En el caso de líneas per se, se está tomando en cuenta mayormente los efectos aditivos, mientras que al cruzarse con el probador se tienen en cuenta además de los efectos aditivos, los no-aditivos. Si el probador es una variedad o un material de amplia base, estimaremos habilidad combinatoria general. En el otro extremo, si el probador fuera una línea pura, lo estimado es habilidad combinatoria específica.

### 2. Manejo y conservación de líneas

Es indispensable contar con cuarto frío para manejar con facilidad las líneas de maíz. Una vez determinadas las mejores líneas a usarse, estas deben incrementarse en cantidades suficientes para contar con un stock que dure varios años (3 a 5). No es conveniente realizar incrementos frecuentes, ya que cada vez que este se efectúa, las posibilidades de contaminación, mezclas, deriva genética, etc. están presentes.

El método de incrementar líneas, depende del grado de endogamia y el uso que se le va a dar a la línea. Una línea en  $S_1$  puede incrementarse con autopolinizaciones o en lote aislado. En cambio, una línea  $S_1$  o  $S_2$  deberá incrementarse a base de cruza fraternales. Estos pueden hacerse planta a planta o con mezcla de polen. Líneas con mayor endogamia, pero que se sospecha pueden estar contaminadas, deben incrementarse mazorca hilera para luego polinizar como hermanos completos entre las familias seleccionadas.



Lotes aislados son convenientes para incrementos masivos, pero con estricta eliminación de plantas fuera de tipo a la floración, maduración y cosecha.

### 3. Formación de híbridos simples, triples y dobles

La mejor combinación de dos líneas (cruza simple) será siempre superior a la combinación de tres o cuatro líneas. Sin embargo, su estabilidad resultante es menor debido a su estrecha base genética.

En la práctica, el rendimiento de la línea impide producir económicamente semilla de híbridos simples. No obstante, se han encontrado líneas endogámicas con rendimiento satisfactorio que permite incrementar el precio de la semilla comercial, ofreciendo al mercado híbridos simples de alto rendimiento y uniformidad.

En los híbridos de tres líneas se escoge un simple muy rendidor que actúa como hembra y el macho es una línea vigorosa que emite buena cantidad de polen.

En los híbridos dobles el rendimiento de la hembra (semilla) y el macho (maíz comercial) son altos. El productor está interesado en obtener la mayor cantidad de hembra (semilla), por lo que la proporción de hembras o machos debe ser lo máximo posible 4:1 o 5:1.

### 4. Caracteres de las líneas progenitoras

Las líneas a utilizarse deben ser lo suficientemente vigorosas y perfectamente adaptadas al medio donde se producen los simples. Es conveniente que el periodo de siembra a floración sea igual en las líneas a usarse. En todo caso, la línea o el simple que se usa como macho podría ser ligeramente más tardío que la línea o simple hembra, pero no al revés. Líneas buenas combinadoras pero agrónicamente pobres no deben ser consideradas en un programa de producción de semillas. Si bien experimentalmente los híbridos que producen podrían ser de alto rendimiento, el costo e inconveniente en la producción hacen que a medida que el programa avance, estas líneas tengan que descartarse.

### 5. Progenitores de híbridos no convencionales

Los sistemas de mejoramiento poblacional utilizados por CIMMYT han permitido el uso de familias de medios hermanos como progenitores en híbridos.

Generaciones avanzadas de híbridos simples utilizados en la producción de dobles, también han sido considerados en algunos programas como progenitores masculinos.

La ventaja del uso de familias es el mejor rendimiento debido a menor grado de endogamia. Generaciones avanzadas de híbridos simples, si bien no son uniformes fenotípicamente conservan la misma carga genética positiva para rendimiento y habilidad combinatoria.

#### 6. Progenitores no endogámicos

Los híbridos líneas por variedad (mestizos) pueden ser usados en las primeras etapas del programa. En este caso la variedad se usa como hembra y la línea, de donde solo interesa el polen, se intercala entre surcos de la variedad que se desespiga para producir semilla.

Cruces intervarietales han sido producidos en algunos programas a bajo costo y con buenos resultados. El ICTA.T 101 es un híbrido de Tuxpeño Planta Baja x ETO.

#### 7. Uso de esterilidad masculina para la formación de híbridos

El alto costo de la labor de desespigue de los surcos hembras en producir híbridos de maíz, ha hecho recurrir a los investigadores a mecanismos genéticos que eviten por un lado, la producción de polen en una línea, mientras que por otro, se le permite la habilidad de restaurar la fertilidad del polen cuando se cruza entre sí. El mecanismo de esterilidad depende de genes que se encuentran en el citoplasma de la célula huevo o gameto hembra, que tiene el efecto de abortar el grano de polen, por lo que se le llama esterilidad masculina citoplásmica. Esta condición se puede alterar mediante genes que se encuentran en los cromosomas. El gene denominado Restaurador, en su forma recesiva (rr) permite la manifestación de la esterilidad masculina ocasionada por el mecanismo citoplásmico antes descrito. Cuando el gene se encuentra en su forma dominante (RR o Rr) se anula la esterilidad (o se restaura la fertilidad) y la polinización se efectúa en forma convencional.

Entonces, para producir un híbrido con esterilidad masculina citoplásmica se necesita primero mantener o multiplicar la línea estéril. Esto se logra mediante retrocruzas que resulta en una línea que tiene dos versiones: una estéril que se llama A (s) y la otra es isogénica fértil pero de constitución cromosómica (rr) para el gene restaurador, llamada línea mantenedora A (f).

Para lograr la heterosis y, a la vez, recuperar la condición fértil de la progenie, la línea A se cruza por otra línea no emparentada que ha sido previamente seleccionada por su condición homocigote dominante para el gene restaurador (RR) que se llama Restauradora.

Se puede describir el mecanismo citoplásmico cromosómico identificando el citoplasma con genes de esterilidad como (s) y

el normal como (f) y a los genes cromosómicos como R (dominante) y r (recesivo).

	Línea As	Línea Af	Línea A
Incremento de la línea A	= (s) rr (hembra)	x (f) rr macho	= (s) rr
	Línea A	Línea R	Hibrido

Formación del cruce AxR: (s) rr (hembra) x (f) RR macho = (s) Rr

Para la producción comercial del híbrido se alternan surcos (generalmente 6) de una línea A con surcos (generalmente 2) de otra línea R.

Dentro de los mecanismos de producción de semilla de maíz híbrido, cabe destacar la necesidad del aislamiento para evitar la polinización cruzada con otras variedades. Esto varía de acuerdo a las reglamentaciones de los países. En general, 200 m como mínimo se requiere si no existen otro tipo de barreras. Si la distancia es menor, puede aumentarse el número de surcos borde. También se puede aislar por fechas de siembra. Debe haber 25 días de desfase entre la floración de campos cercanos, si es que la emergencia es uniforme y el cultivo también.



**Miguel Barandiarán \***

## **I. Introducción**

El objetivo principal del mejoramiento genético de plantas es la identificación de genotipos superiores capaces de formar cultivares superiores.

La selección hacia mejores individuos es tan antigua como la humanidad misma, cuando esta comienza a mirar a los seres vegetales como fuente de alimento, bebida, vestido, combustible, etc. Pero, la base científica del mejoramiento genético moderno, comienza a construirse con el redescubrimiento de las leyes de Gregor Mendel a comienzos de este siglo y con el desarrollo de conceptos estadísticos basados en la aleatorización y replicación.

La planta de maíz, al igual que el resto de especies, es el resultado de su constitución genética en el medio ambiente en que se desenvuelve y de la interacción de estos dos factores a través de todo su ciclo vital.

La tarea del fitomejorador es, entonces, incrementar la frecuencia de alelos favorables de las características que queremos mejorar. Cuando una característica es gobernada por pocos genes que no son afectados grandemente por el ambiente, la selección puede ser muy efectiva. Pero la mayoría de caracteres económicamente importantes, son generalmente controlados por un número grande y desconocido de genes, cada uno de los cuales tienen un pequeño efecto en el carácter que gobiernan y cuyos efectos son determinados por el ambiente en que se desarrollan.

Por otro lado, no siempre los genes son heredados independientemente y también, no siempre actúan independientemente.

El desarrollo de diseños experimentales, modelos genéticos, etc. han permitido generar información genética acerca de las características cuantitativas para el uso de sistemas eficientes de mejoramiento.

---

\* Ing. Agr. M.S. Director del Programa de Investigaciones en Maíz del INIAA.

## II. Método de mejoramiento intrapoblacional

En maíz, el mejoramiento puede ser hecho usando cualquiera de los métodos de selección recurrente disponibles, los cuales son cíclicos y que, conducidos repetitivamente, incrementen gradualmente la frecuencia de alelos favorables. Todos los sistemas comprenden 3 fases:

- . Evaluación de la población y selección.
- . Recombinación de los genotipos seleccionados.
- . Reconstrucción de la población para iniciar el nuevo ciclo.

Los caracteres cuantitativos tienen en la población una distribución estadísticamente semejante a la normal, por lo que los valores fenotípicos se describen con la media y con la variancia, medidas de tendencia central y de dispersión, respectivamente. En una población sujeta a selección, los siguientes conceptos son útiles:

- . Presión de selección (P): es el porcentaje de individuos seleccionados.
- . Diferencial de selección (D): es la desviación de la media de los individuos seleccionados con respecto a la media de la población.
- . Respuesta a la selección (R): es la desviación con respecto a la media de la población, de la media de la progenie de los individuos seleccionados.

La Figura 1, tomada de Fidel Márquez (1985), Genotécnica Vegetal, Tomo I, muestra gráficamente tales conceptos.

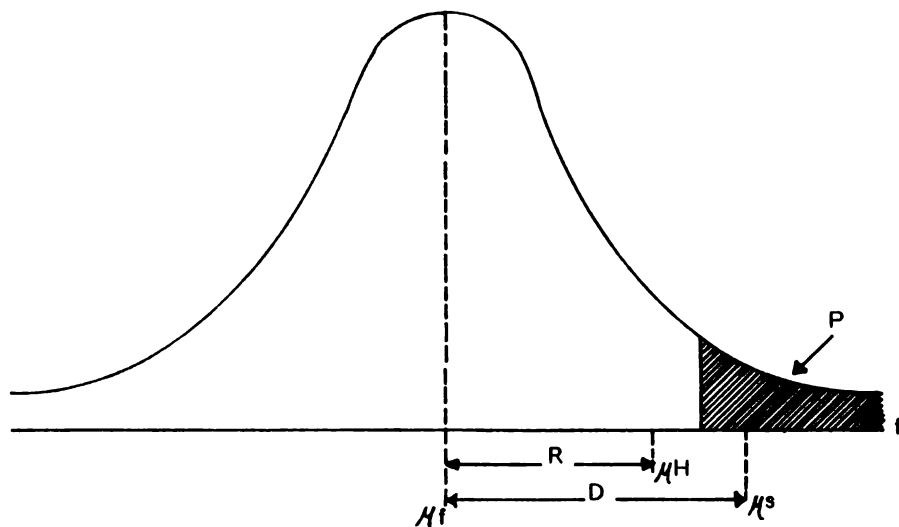


Figura 1. Distribución de valores de un carácter cuantitativo de una población sujeta a selección.

Los métodos de selección intrapoblacional se pueden resumir como sigue:

1. Selección individual: selección masal.
2. Selección familiar: Selección de medios hermanos.  
Selección de hermanos completos.  
Selección de familias S1.  
Selección basada en habilidad combinatoria.

La diferencia principal entre selección individual y selección familiar es que esta última se basa en algún tipo de prueba de progenie y los genotipos son evaluados sobre la base del comportamiento promedio de su progenie.

La característica más importante de la selección familiar es que se basa en promedios familiares que son obtenidos de ensayos replicados usualmente conducidos en varios ambientes. Por lo tanto, los promedios familiares se esperan que presenten una variancia fenotípica menor. Si consideramos que la:

$$\text{Ganancia de selección} = \frac{\text{Diferencial de Selección} \times \sigma_A^2}{\text{variancia fenotípica}}$$

y, la variancia fenotípica ( $\sigma_P^2$ ) es igual a:  $\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \sigma_{GE}^2$

donde

$\sigma_G^2$	=	variancia genética
$\sigma_E^2$	=	variancia ambiental
$\sigma_{GE}^2$	=	variancia de la interacción genotipo por ambiente.

La variancia ambiental se considera como parte del error experimental; entonces, al disminuir el error experimental incrementando las repeticiones, disminuye también la variancia ambiental. Al disminuir esta, también disminuimos la variancia de la interacción genotipo x ambiente, y, por lo tanto, disminuimos la variancia fenotípica.

La ganancia en selección, entonces, se incrementa en la medida que disminuimos la variancia fenotípica que está en el denominador de la fórmula.

#### 1. Selección masal

Constituye el método más antiguo usado en el mejoramiento genético del maíz.

A comienzos del siglo XX, se logró estabilizar característi-

cas cualitativas, lo que hizo pensar que se podría lograr avances significativos en selección para otras muchas características.

Con el crecimiento del conocimiento científico en el mecanismo de la herencia y el avance de la Genética Biométrica, comenzó a quedar en claro que la selección masal era efectiva en fijar características que no son afectadas por el medio ambiente, tanto como lo es el rendimiento, por ejemplo.

La selección masal trabaja mejor para caracteres de alta heredabilidad y aquellos gobernados por genes mayores, tales como: largo de mazorca, prolificidad, número de hileras, profundidad de grano, precocidad, etc.

En el Cuadro 1 se observan valores promedios de heredabilidad determinados en base a parcela. Como se ve, rendimiento tiene el valor más bajo y además, una gran proporción de la variancia genética total se debe a la variancia de la dominancia. Por otro lado, número de mazorcas, longitud y diámetro de mazorca, son componentes de rendimiento y sus valores de heredabilidad son el doble que rendimiento. Rendimiento es pues la total expresión combinada del genotipo y del medio ambiente, a través de toda la vida de la planta, desde la siembra a la cosecha. Los componentes de rendimiento, por otro lado, se determinan en un momento dado del desarrollo de la planta y su expresión responde a una porción del ciclo vegetativo total.

Cuadro 1. Estimación promedio de la variancia genética aditiva ( $\sigma_A^2$ ) y de dominancia ( $\sigma_D^2$ ), proporción  $\sigma_D^2/\sigma_A^2$  y heredabilidad ( $h^2$ ).

Caracter	$\sigma_A^2$	$\sigma_D^2$	$\sigma_D^2/\sigma_A^2$	$h^2$ (%)
Rendimiento, gr	469.1	286.8	0.9377	18.7
Altura de planta, cm	212.9	36.2	0.5338	56.9
Altura de mazorca, cm	152.7	11.1	0.3743	66.2
Número de mazorcas	45.9	11.8	0.4366	39.0
Longitud de mazorca, cm	152.4	50.4	0.3746	38.1
Diámetro de mazorca, cm	4.6	0.9	0.3269	36.1
Número de hileras	189.0	14.5	0.1774	57.0
Peso de grano, g	34.9	9.5	0.5544	41.8
Días a floración	4.0	- 0.1	0.6598	57.9
Humedad de grano, %	7.2	0.5	0.4801	62.0
Aceite, %	82.2	8.7	0.1808	76.7
Acame, %	126.1	-30.2	0.0265	----
Número de macollos	26.9	- 1.6	0.1850	71.9
Profundidad de grano	18.7	5.0	0.5114	29.2
diámetro de tuza	16.6	3.4	0.2131	37.0

Fuente: Hallauer y Miranda (1981) Quantitative Genetics in Maize Breeding.



En la selección masal, las plantas son seleccionadas en base a su fenotipo, por lo tanto, la unidad de selección es el fenotipo individual que, a su vez, es la unidad de recombinación. La selección se hace solo por los gametos femeninos, ya que no hay control de polen. La variancia fenotípica entre plantas individuales incluye a la variancia genética entre plantas dentro de la población y a todos los tipos de variación ambiental, dentro del lote de selección.

El método de selección masal es ventajoso porque la intensidad de selección puede ser muy alta, no se necesitan áreas grandes de terreno y es eficiente en mantener algunas características y también la variabilidad.

La efectividad del método depende no solo del carácter que se está seleccionando, sino de un adecuado aislamiento del lote de selección y de la precisión de las técnicas de experimentación. El despanojamiento de plantas indeseables antes de que estas suelten polen, incrementa también su eficiencia.

## 2. Selección familiar

### 2.1. Selección de Medios Hermanos:

Este método involucra el uso de un padre "probador" que es común a todos los individuos seleccionados. Las progenies de Medios Hermanos (M.H.) son evaluadas en ensayos con repeticiones para determinar los genotipos superiores. El "probador" puede ser la misma población con la cual se está trabajando, u otra población, o línea o variedad de polinización abierta, etc.

Cuando el padre "probador" es la misma población que se está mejorando, se recurre a la semilla remanente de las familias seleccionadas para formar nuevamente la población, recombinar y generar los M.H.

El método de Medios Hermanos, como sistema básico, fue creado por Hopkins (1899) en Illinois (EE.UU.) para mejorar la composición química del maíz. En una población empezó seleccionando plantas para alto y bajo porcentaje de aceite, y alto y bajo contenido de proteína, formando 4 grupos. Cada grupo lo recombinó por separado; a la cosecha seleccionó mazorcas y las mejores las recombinó nuevamente. El método fue llamado Selección Mazorca-hilera, y fue usado extensivamente hasta mediados de los años 20.

Modificaciones al sistema fueron hechas por Lonquist (1964) y Compton y Comstock (1976). El Método de Selección Mazorca Hilera Modificada, involucra ensayos de progenies repetidos en varios ambientes, uno de los cuales se aísla para recombinación; Lonquist evaluó sus progenies (mazorcas) usando un surco por mazorca en cada una de 3 localidades, sin repe-

ticiones.

Un mes más tarde, sembró las mismas progenies en un lote aislado, utilizando como padre un compuesto balanceado de todas las mazorcas. Esto, le permitió obtener datos del comportamiento de las progenies, un mes antes de la cosecha del lote de Medios Hermanos, seleccionando 3 a 4 mazorcas dentro de cada surco de las mejores progenies, completando en una campaña los ciclos de evaluación y recombinación.

Con esta técnica se incrementó la precisión de selección entre familias y se introdujo el concepto de selección dentro de la familia de Medios Hermanos.

Compton y Comstock (1976), presentaron la alternativa de recombinar solamente las mejores familias resultantes de los ensayos de rendimiento, de manera que en el bloque de recombinación, el padre polinizador es un compuesto balanceado de las mejores familias seleccionadas.

La ganancia de la selección entre familias de Medios Hermanos puede también incrementarse con el uso de plantas prolíficas (o incentivando prolificidad), de tal forma que una mazorca recibe polen del compuesto balanceado y la segunda es autofecundada. Se evalúan las familias usando las mazorcas de Medios Hermanos, y la recombinación se hace entre familias seleccionadas en base a los ensayos de rendimiento en ambientes diferentes.

## 2.2. Selección de familias de Hermanos Completos:

Este tipo de selección involucra cruzas en las que las progenies tienen los mismos padres. Las progenies de Hermanos Completos son evaluadas en ensayos de rendimiento replicados y las mejores familias son recombinadas, usando semilla remanente para formar el próximo ciclo. Se necesita entonces dos siembras para completar un ciclo.

Una alternativa consiste en el empleo de plantas prolíficas, una mazorca es utilizada en producir las familias de Hermanos, que se evalúan en ensayos de rendimiento, y la otra mazorca es autofecundada y usada para recombinar las mejores familias.

El sistema de selección de Hermanos Completos es dos veces más eficiente que el de Medios Hermanos y trabaja bien en caracteres con valores de heredabilidad más bien bajos que altos.

El método estándar es evaluar alrededor de 250 familias de Hermanos Completos. A la cosecha, seleccionar de 30 a 40 mejores familias, las que, recurriendo a la semilla remanente, se siembran para recombinar.

Una variación consiste en seleccionar visualmente alrededor de 100 familias y recombinar formando Hermanos Completos planta a planta entre familias. A la cosecha, pesar esas 100 familias y seleccionar las mazorcas de Hermanos Completos provenientes de las 30 a 40 mejores familias.

### 2.3. Selección de familias $S_1$ :

Este método no ha sido usado tan extensivamente como los anteriores en mejoramiento poblacional. El método consiste en evaluar las progenies  $S_1$  per se, y esa información se usa para seleccionar aquellas que entrarán a recombinación e iniciar el próximo ciclo. Es muy eficiente porque:

- A. El componente aditivo es la unidad, o sea, es el doble de eficiente que el método de Hermanos Completos, y cuatro veces más que el de Medios Hermanos.

<u>Sistema</u>	<u>Planta A</u> A / a	<u>Planta B</u> A / a	<u>Comp. aditivo</u>
M.H.	$\left( \frac{1/2}{2} + \frac{0}{2} \right)^2$	=	1/4
H.C.	$\left( \frac{1/2}{2} + \frac{1/2}{2} \right)^2$	=	1/2
$S_1$	$( 1/1 )$	=	1

- en M.H. como el padre B, no se conoce, su contribución es cero.
- en M.H. y H.C. el divisor es 2, porque se trata de 2 plantas.
- 1/2 es la probabilidad de obtener el alelo A ó el a.

B. Al forzar la endogamia, la probabilidad de que los alelos de un gen estén en condición homocigote (dominante o recesivo) es 50%, lo que permite identificar y eliminar los genes indeseables, particularmente aquellos caracteres gobernados por genes mayores.

C. La contribución de la dominancia a la variancia genética es casi nula, o sea, casi la totalidad de la variancia es aditiva. Esto significa que lo que se selecciona es lo que verdaderamente es.

Puede señalarse como desventaja el mayor tiempo en lograr un ciclo poblacional, mayor error experimental en la evaluación de las progenies, debido a que las  $S_1$  interaccionan más con el medio ambiente y, por último, posibles ligamientos y efectos de endocria si se recombinan líneas de generaciones avanzadas.

#### **2.4. Selección recurrente para habilidad combinatoria general:**

La selección se basa en topcrosses (cruzamiento línea x probador) con un probador de amplia base genética que puede ser una variedad de polinización abierta, sintéticos, compuestos, etc., incluyendo la población parental. Los topcrosses representan familias de Medios Hermanos, los que son evaluados en ensayos replicados y la semilla  $S_1$  del padre "macho" que corresponden a los mejores topcrosses, son sembrados para recombinar.

El método en sí consiste en seleccionar un número relativamente alto de plantas en una población, que se autofecundan. El polen de cada planta autofecundada se usa para fertilizar otras 4 ó 5 plantas que a la cosecha se desgranar y se mezclan. Las cruza se evalúan en ensayos de rendimiento con 2 repeticiones y en 2 ó 3 localidades. A la cosecha se identifican las mejores 40 a 50 cruza. Con la semilla  $S_1$  correspondiente a las plantas autofecundadas que originaron las cruza seleccionadas, se forma un lote de recombinación. Si se desea hacer un sintético, se puede formar en base a las 8 a 10 mejores  $S_1$ .

#### **2.5. Selección recurrente para habilidad combinatoria específica:**

En este caso, la selección se basa en Topcrosses en las que el probador posee una base genética estrecha: línea pura, cruza simple o cruza doble.

El método consiste en autofecundar un número determinado de plantas de la población y, al mismo tiempo, cruzarlo con el probador.

Las cruza se evalúan en ensayos de rendimiento con repeticiones y en 2 ó 3 localidades, seleccionándose a la cosecha las mejores 40-50 cruza. La semilla  $S_1$  de las plantas que originaron tales cruza se siembran en un lote de recombinación.

## BIBLIOGRAFIA

1. HALLAUER, A.R. and MIRANDA, J.B. 1981. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press. Ames, Iowa.
2. MARQUEZ, F. 1985. Genotecnia vegetal. Tomo I. AGT Editor S.A. México D.F.



**DIVERGENCIA GENETICA, HETEROSIS Y PRODUCCION DE HIBRIDOS  
NO CONVENCIONALES DE MAIZ AMARILLO DURO  
EN EL TROPICO DE LA ZONA ANDINA**

Hugo Sánchez Campos \*

La superficie sembrada con maiz en el mundo fue de 121.6 millones de hectáreas, con una producción de 378.4 millones de toneladas (CIMMYT, 1981). Más del 50% del área correspondió a los países en desarrollo, que solo aportaron el 31% de la producción mundial. En la Zona Andina se sembraron 1.9 millones de hectáreas, con una producción de 2.8 millones de toneladas (Junta Acuerdo de Cartagena, 1988).

La superficie maicera correspondiente a los países en desarrollo incluye Latinoamérica, Africa, el Sur y Sureste de Asia, en los trópicos y subtropicos a 30° de latitud N-S. Las tierras bajas tropicales de Latinoamérica cubren aproximadamente una superficie de 1,2 billones de hectáreas. Se ha estimado que solamente en 6 países tropicales de Sudamérica (Brasil, Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela) habrían 340 millones de tierras arables, lo que representa 5 veces la superficie que hasta 1970 se encontraba bajo explotación agrícola en los mencionados países y alrededor de la quinta parte del área todavía disponible para fines agrícolas en el mundo (Alvim, 1973). Consecuentemente, gran parte de la superficie maicera de los países del área andina, se ubica en sus respectivas regiones tropicales, especialmente hasta el trópico de Capricornio (23°27' L.S.).

**PRODUCTIVIDAD Y VARIEDADES SUPERIORES**

La productividad en este marco de contraste no es la más deseable para el maiz. Frente al promedio mundial de 3.1 ton/ha (1981), el rendimiento en los países desarrollados fue de 5.1 ton/ha; el correspondiente a los países en desarrollo, 1.7 ton/ha; y, específicamente, en la zona andina, fue de 1.4 ton/ha.

La baja productividad en los países del área es debida mayormente a factores de tipo económico/social/tecnológico y no totalmente al ambiente físico en si o a la planta misma de maiz.

---

\* Ing. Agr. M.S. Profesor Principal, Facultad de Agronomía, Dpto. Fitotecnia. Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú.

Como producto de subsistencia, mayormente el maíz tropical afronta limitantes en el manejo del sistema. Ciertos subsistemas como los de origen biótico (plagas, enfermedades), las características físico-químicas del suelo y ciertas fuentes como el agua de lluvia muchas veces errática, la carencia de insumos, como los fertilizantes (factores abióticos) o el deficiente manejo, restringen la verdadera expresión o potencial del cultivo mismo. Factores de tipo económico/social, como el crédito, los bajos precios carentes de incentivos y los mercados limitados, condicionan igualmente la productividad enmascarando la verdadera potencialidad de la planta de maíz.

La energía solar incidente en el trópico y sus expresiones de radiación, temperatura, luz y fotoperiodo son, en cambio, recursos ilimitados y estimulantes para la expresión fotosintética de la planta de maíz en comparación con las zonas templadas. Si a estos componentes holocenóticos se asocia un apropiado manejo del cultivo, la productividad alta y deseable sería una realidad para un cultivo como el maíz, planta C4 eficiente por la vía del ácido dicarboxílico, con baja fotorespiración y bajo punto de compensación.

En este ambiente total u holístico, la planta de maíz debe expresar su capacidad de rendimiento en grano. Esta capacidad, a su vez, dependerá de factores intrínsecos, inherentes a la constitución genética varietal, es decir, de su genotipo representado por la semilla que el sistema utilice. En consecuencia, la búsqueda de una alta productividad conlleva la exigencia de una apropiada calidad genética de maíz dentro de un espectro que incluye desde las variedades criollas, nativas y tradicionales, hasta la utilización de la semilla híbrida.

El mejoramiento genético se orienta precisamente hacia la selección y adopción de los tipos varietales, por expresar un término genérico, que cumplan el objetivo prioritario de los altos rendimientos. En secuencia lógica y tradicional, después de las variedades nativas, se usa las variedades mejoradas mediante esquemas de selección recurrente intrapoblacional. Cuando la variancia aditiva generalmente presente y explotada en dichos esquemas se agota, otros métodos como la selección interpoblacional tienden a utilizar, además, otros tipos de variancia que se expresan generalmente en la semilla híbrida, cuyo vigor, obviamente, debe corresponder a rendimientos relativamente superiores o heteróticos.

## HETEROSIS

Ningún programa de mejoramiento de maíz de la Zona Andina puede eximirse de la permanente búsqueda de genotipos superiores a través de la hibridación y aprovechamiento de la heterosis. Las únicas diferencias pueden referirse al momento en que enfocan la



adopción de dicho método de mejoramiento y determinan el germoplasma con el cual desarrollan dicho esquema.

Este objetivo inexcusable en todo programa de mejoramiento, parte conceptualmente entendiendo la naturaleza misma de la heterosis. Considerada como el fenómeno en virtud del cual la cruce de dos variedades produce un híbrido que es superior en tamaño, rendimiento y vigor general, la heterosis se puede definir como el aumento de vigor de la generación F1 sobre la media de los progenitores o sobre el progenitor de mayor rendimiento (heterobeltiosis). Sugerido el término por Shull (1914) como una contracción de estímulo a la "heterocigosis", otros investigadores como East (1936) y Whaley (1944) consideraron que el término quedaba mejor descrito como la expresión de "vigor híbrido". Estimaron así, que la heterosis se refería originalmente al estímulo fisiológico producido por la unión de gametos diferentes. Finalmente, ambos términos llegaron a ser sinónimos y se usan indistintamente.

El fenómeno de la heterosis es conocido desde hace dos siglos aproximadamente, tanto en el mundo animal como en el vegetal y se manifiesta tanto en autógamias como en alógamas. Kolreuter (1763) observó el crecimiento exhuberante de los híbridos de tabaco; Gardner (1849) y Weihmann, Knight (frutales); Gross (arvejas), Naudin (1865), Forrer y Sander (trigo), notaron un aumento en el vigor de los híbridos. Las investigaciones de East y Jones (1912) señalaron la importancia del vigor híbrido, indicando que la heterosis aumentaba la eficiencia metabólica expresada tanto por el aumento en el tamaño de parte de la planta resultado del mayor número de células como en el aumento de la eficiencia metabólica y capacidad para sobrevivir.

De acuerdo al concepto precedente, la heterosis produce un estímulo general que se traduce en mayor rendimiento, resistencia a plagas/enfermedades, plantas con mayor número de frutos de más peso y un aumento en tamaño y número de ciertas partes de la planta o un incremento de otras características internas y externas. Estas condiciones se reúnen de un modo excepcional en la planta de maíz, no obstante haber sido observado el fenómeno en otras especies como cebolla, sorgo, remolacha, alfalfa, tomate, sandía, etc.

### Causas de la heterosis

Las causas u origen de la heterosis han sido explicadas en términos fisiológicos o de dominancia y sobredominancia, genéticamente. Inicialmente, se explicaba la heterosis no como una causa mendeliana sino debido a un estímulo fisiológico que se traducía en una ventaja inicial en el tamaño del embrión y no a una aceleración del proceso metabólico (Ashby, 1930-1937) opinión que no compartieron Linstrom (1935), Engledev y Pal (1934), East (1936) y Hatcher (1939-1940).

Las teorías genéticas sobre la heterosis han sido discutidas sobre la base de términos relativos a la dominancia y sobredominancia principalmente.

En el primer caso, se considera que el vigor híbrido es debido a la acción de genes dominantes que se reúnen en la cruce resultante; de este modo, cuanto mayor sea la condición heterocigota de genes dominantes y favorables, mayor será el vigor de dicha cruce. Esta interacción acumuladora de muchos genes favorables, dominantes o parcialmente dominantes, supone que por lo común los genes dominantes son convenientes y que los recesivos son perjudiciales. Por consiguiente, un híbrido es más vigoroso que sus progenitores porque tiene más factores dominantes que recesivos (Bruce, 1910), Emerson y East (1913), Koeble, Pellew y Jones (1917). Los genes dominantes que aporta un progenitor pueden complementar a los genes dominantes aportados por el otro progenitor de tal manera que la F1 tendrá una combinación más favorable de genes dominantes que cualquiera de los progenitores (P1 = AABBccddEE; P2 = aabbCCDDEE; F1 = AaBbCcDcEd).

La teoría de la sobredominancia fue planteada por East (1936) y la relacionó con una actividad intraalelomórfica (1950). La heterocigosidad la explica Richey en el sentido de que esta es superior a la homocigosidad y, por lo tanto, el individuo más vigoroso será el que tiene el mayor número de heterocigotes. Teóricamente, esto supone que existen alelos contrastados para un mismo locus (a1, a2, a3, etc.) cada uno de los cuales produce efectos favorables pero diferentes. En una planta heterocigota (a1 a2) se produce una combinación de efectos más favorables que el efecto producido por cualquiera de los alelos por sí solos. El fenómeno de que el heterocigote a1 a2 sea superior al homocigote a1 a1 ó a2 a2, se denomina así sobredominancia.

#### DIVERGENCIA GENÉTICA.- GERMOPLASMA EXÓTICO

En mejoramiento de maíz es plenamente aceptado que a mayor variabilidad del material básico, mayores son las posibilidades de selección. En consecuencia, todo programa tiende a incrementar la variabilidad de su germoplasma y para ello utiliza todo aquel disponible, bien sea nativo o exótico, de uso inmediato directo o en combinaciones amplias y múltiples para selección subsecuente.

El criterio de la divergencia genética sigue siendo usado para incrementar la variabilidad y muy especialmente para lograr alta expresión heterótica en el rendimiento de maíz grano. Paralelamente, el concepto de la divergencia genética sigue siendo discutible en cuanto a las razones o causas que la explican, lo cual deviene en dificultad para dar una definición precisa del fenómeno. Se considera que la diversidad genética es una expresión de genes totalmente diferentes entre las fuentes,

originadas por el aislamiento geográfico, ancestral y selección en diferentes ambientes. Resulta así un factor importante por lo que las cruces de variedades que no sean afines tienen más posibilidades de producir híbridos superiores. Contrariamente, "strains" derivados de un progenitor común pueden tener mayor similitud genética que cuando provienen de progenitores diferentes. Estas faltas de similitud genética pueden ser explicadas por las relaciones ancestrales, distribución geográfica (concepto alopatrico y/o simpátrico) o por diferencias en características morfológicas mayores.

La divergencia genética se relaciona frecuentemente con la necesidad de utilizar el denominado germoplasma exótico, cuyo significado tiene connotaciones diferentes.

El germoplasma exótico es definido como aquel de origen foráneo, extraño, no nativo o local, introducido de otras zonas pero no completamente aclimatado. Según esta definición amplia, podría incluirse como germoplasma exótico todo aquel que no está adaptado y, en consecuencia, no disponible en forma inmediata y directa para su uso en un programa de mejoramiento. Esto significa que será necesario un previo ajuste fisiológico (adaptación) de aclimatación para usarlo, bien sea directamente o en combinaciones con material local o adaptado.

Al margen de la terminología, lo evidente es que el germoplasma exótico reviste especial importancia en el mejoramiento del maíz, sobre todo si como ocurre actualmente se le relaciona con la vulnerabilidad genética. Es útil como fuente de genes y combinaciones de genes para aumentar la variabilidad genética y la heterosis, sirviendo también como fuente de resistencia a plagas/enfermedades.

## CRONOLOGIA Y USOS DE LA HETEROSIS

La identificación y reconocimiento de la heterosis como un fenómeno que contribuye a crear variabilidad, siendo tan antiguo, no ha dejado de tener vigencia permanente. Su aplicación fue así incrementándose con el tiempo y en la medida que nuevos conocimientos y facilidades se aplicaban al mejoramiento genético, sin perder su identidad.

En una semblanza histórica, la aplicación del concepto y uso de la heterosis o vigor híbrido ha tenido connotaciones especiales, aunque no excluyentes que revelan simultáneamente la evolución de la técnica del mejoramiento. El objetivo de las comparaciones conduce a plantear la conveniencia de una mayor celeridad en los programas nacionales para obtener nuevas variedades híbridas considerando sus recursos e infraestructura y generalmente limitados.

Arbitrariamente, se señalan las siguientes etapas interpretativas en el uso de la heterosis: 1) cruza intervarietales (racial); 2) cruza interracial (colecciones); 3) compuestos raciales; 4) patrones heteróticos (hibridación tradicional); 5) pools genéticos no raciales (poblaciones, variedades de polinización libre); y, 6) híbridos no convencionales (selección familiar).

En cada uno de los eventos o etapas señaladas es obvio que los ejemplos y citas son abundantes en la literatura disponible. Por lo tanto, se mencionarán única y sucesivamente los ejemplos tradicionales y referenciales en que la heterosis ha proporcionado al mejorador maicero una medida útil y práctica de la diversidad genética.

#### 1. Cruzas intervarietales (racial)

Anderson y Cutler (1942) consideraron que era necesario una clasificación más natural de la variabilidad del maíz respecto a la clasificación artificial propuesta por Sturtevant (1899), que se basaba simplemente en la composición o textura del endosperma. Consideraron que la variabilidad en maíz era comparable a la que se encuentra en la especie humana y propusieron el uso de una clasificación racial, poco tiempo después de los intentos de Vavilov y su colaboradores (Kuleshow, 1930). Definieron la raza de maíz como al "grupo de individuos con suficiente número de características distintivas en común, ocupando áreas definidas y capaces de mantenerse en reproducciones panmicticas", agregándose a este concepto el de los complejos raciales definidos como el "conjunto de razas con características discriminantes comunes, sean morfológicas o de áreas".

El libre y posible intercambio de germoplasma y la panmictia entre las poblaciones/variedades de maíz originó a través de la hibridación muchas de las 250-300 razas actuales. La primera referencia de estos estudios fue dada en la década de 1950, para las zonas de maíz en México (Wellhausen), siguiéndole otras numerosas publicaciones para las razas de todos los países de América, prácticamente.

La hibridación varietal ha jugado así un rol importante en la formación de numerosas razas. Fue también el mecanismo mediante el cual se derivaron y seleccionaron conocidas y decisivas fuentes de híbridos actuales (Variedad Reid: oportunidad de hibridación de Gordon Hopkins x Little Yellow, en Estados Unidos).

La hibridación varietal proporcionó los primeros informes sobre la heterosis y estimuló indirectamente los trabajos subsiguientes de hibridación y endocria. En manos de los primeros agricultores jugó un papel principal en la diversidad de los tipos actuales. Un caso típico ha sido el origen de los maíces de la faja maicera de los Estados Unidos, debido al cruzamiento de

los tipos cristalinos prevalentes en el Norte por los maíces del Sur.

Los trabajos de Beall, mostraron que las cruzas rindieron entre 10 y 50% más que los progenitores; Richey (1924) resumió 244 comparaciones de las cuales el 83% rindió más que los progenitores y el 50% de todas las cruzas rindió más que el progenitor de mayor rendimiento. Fue claro el efecto en el sentido que las cruzas Cristalino x Dentado o Harinoso x Dentado produjeron rendimientos mayores que cuando esas fueron entre tipos de igual textura de grano.

Nuevos ejemplos sobre las consecuencias de la hibridación varietal se han acumulado con el tiempo en todo el continente y sería imposible mencionarlos en este breve referencia. Lo fundamental del caso estriba en que nutridos y objetivos resultados avalan el uso de la metodología con fines positivos, inmediatos, de una cruz comercial (F1), sus generaciones avanzadas y selección recurrente posterior o bien para la identificación de progenitores y consiguiente derivación de líneas.

## 2. Cruzas interracialias (colecciones)

Uno de los primeros reportes de hibridación racial con fines de identificar respuestas heteróticas fue el derivado del cruzamiento entre 25 razas mexicanas (Wellhausen, 1965). En este clásico ejemplo, 16 cruzas interracialias rindieron más que el testigo (hibrido doble comercial); 15 razas estuvieron representadas entre las 16 F1's de más alto rendimiento. El mismo autor consideró, inclusive, que un mayor potencial de rendimiento de la raza Celaya (una de las mejores del grupo) se podría lograr a través de una gradual concentración de la variancia genética aditiva a través de las generaciones avanzadas de una mezcla interracial.

Una limitante en esta serie o etapa en el uso de la heterosis, fue, sin embargo, no haber considerado la hibridación, sino en el sentido de lograr el mayor vigor hibrido sin asignarle prioridad a los caracteres agronómicos y comerciales en especial. Por ello, los hibridos intervarietales de alto rendimiento generalmente no tuvieron utilidad práctica inmediata. Un ejemplo típico en Perú, fue el de las cruzas de la raza mexicana Chalqueño x razas peruanas, en que la heterosis era sorprendentemente alta aunque sin valor agronómico práctico por la apariencia indeseable del grano, con caracteres dominantes del chalqueño.

## 3. Compuestos raciales

La dificultad de manejar colecciones cada vez más numerosas a medida que se incrementaban los estudios raciales, estimuló en la década de 1960 la práctica de los compuestos raciales. Esta

particularidad se vio también influenciada por la dificultad de identificar o evaluar las colecciones individualmente.

Los compuestos raciales se practicaron y subsisten aún representados por la mezcla de las colecciones pertenecientes a una raza determinada. Al tiempo que se involucraba en un pool genético la representatividad racial, los compuestos fueron usados en mejoramiento directo a través de esquemas de selección recurrente, intrapoblacional y/o interpoblacional. Obviamente, el fenotipo de estos compuestos era muy variable y heterogéneo, lo cual hacía más lenta la selección, relativamente. Todos los países practicaron el esquema y aún lo practican y con seguridad que a corto plazo han logrado explotar la heterosis desde este material heterogéneo y heterocigota.

#### 4. Patrones heteróticos: híbridos tradicionales

La identificación racial en el continente, el intercambio de germoplasma y la evaluación local o de intercambio, facilitó con el tiempo, la caracterización de materiales determinados. Como consecuencia surgieron proposiciones orientadas al uso de germoplasma con potencialidad heterótica, más específicos y enmarcados en el concepto de los patrones heteróticos, relacionados al uso de germoplasma exótico y su posterior aplicación en la generación de híbridos tradicionales, esto es, basados en líneas endocriadas.

De este modo, son conocidos algunos de estos modelos o propuestas de hibridación. Considerando el valor potencial de muchos materiales tropicales, se propuso la formación de 4 pools de genes de las razas más prometedoras para mejorar con ellos la variabilidad de los maíces de la faja maicera de los Estados Unidos, teniendo en cuenta la buena capacidad combinatoria de estos últimos (Wellhausen, 1977). Estos pools se cruzarían con los materiales locales, utilizando un 25% de germoplasma tropical, siguiendo luego el proceso a través de retrocruzas con el material local.

Es igualmente conocida la proposición (Wellhausen, 1977) del uso de un sobresaliente grupo germoplásmico complejo: Tuxpeño y sus relacionados dentados (México, Indias Occidentales, Cubano y Estados Unidos); Cristalino Cubano (Cuban Flint, CF); Cristalino Tropical Costeño (Coastal Tropical Flint, CTP) y Cateto. Muchos países han usado este germoplasma con resultados favorables.

Este enfoque tradicional respecto al uso del germoplasma exótico, igualmente se remarca con el siguiente ejemplo o proposición. Tiene características similares a la anterior, aunque diferente a las prácticas hoy en uso, en clara alusión a los híbridos no convencionales. Se ha propuesto (Wellhausen, 1978) que en lugar de la formación de numerosos pools en los cuales no se discrimina sobre el tipo racial sino más bien el tipo de grano y adaptación, los mejoradores deberían orientar sus

esfuerzos en forma más cooperativa al desarrollo de dos poblaciones de amplia base genética. Estas poblaciones serían, además, de alto rendimiento, ampliamente adaptadas, que respondan a la adición de fertilizantes, que sean más nutritivas y biológicamente más eficientes. Estas poblaciones serían las siguientes:

- . Un compuesto dentado. Mediante la combinación de Tuxpeño y sus relacionados mencionados anteriormente.
- . Un compuesto cristalino, consistente principalmente de Cubano, CTF y los Cateto-Cristalinos.

Se propuso, igualmente, que cada una de estas poblaciones podría, a su vez, ser dividida en 3 subpoblaciones: precoz, media y tardía.

No cabe duda que, aún cuando los programas no hubieran formado estas poblaciones básicas, han utilizado sin embargo, estas fuentes individuales en la formación de variedades superiores. Venezuela utiliza el patrón heterótico Tuxpeño x ETO; Colombia, el Tuxpeño x Cristalinos del Caribe y ETO; Perú, desde un buen tiempo atrás la combinación Perla (Cristalino) x Complejo Cristalino/dentado Caribe; en Ecuador y Bolivia se usa igualmente los tipos dentados y cristalinos; en Argentina, Cateto Cristalino; y, en Brasil Cateto y Dentado paulista; en Paraguay, Venezuela-1.

##### 5. Poolés genéticos. Poblaciones. Variedades de polinización libre

En los últimos años una nueva corriente de orientación en el uso del germoplasma ha sido puesta en práctica a través de la metodología CIMMYT.

El CIMMYT dedica sus esfuerzos a la formación, desarrollo y mejoramiento inicial de poolés genéticos de amplia base, formados con énfasis en la combinación de atributos deseables, para diferentes ambientes, sin considerar patrones heteróticos ni mucho menos el origen racial. Concentra sus esfuerzos en el desarrollo de poblaciones de las que derivan variedades de polinización libre de amplia adaptación, a través de la selección de hermanos completos dentro de un pool dado. Las progenies de hermanos completos son ampliamente evaluadas y luego, seleccionadas las mejores familias, se forman las variedades. De este modo, a través de un esquema cíclico, de mejoramiento continuo, con la fracción superior de cada ciclo de hermanos completos se genera esta variedad, que es estable y de alto rendimiento.

Esta metodología difiere de las precedentes. Los materiales generados están siendo ampliamente usados y, en algunos países, por lo menos, se está aplicando, bien sea sobre materiales locales o utilizando familias facilitadas por el CIMMYT.

Agrupados por tipo color/textura de grano, estos materiales están siendo ampliamente evaluados, directamente usados como variedades comerciales y sucesiva o simultáneamente como fuentes de heterosis. Sustentada su estructura sobre la selección familiar, están facilitando la producción de híbridos intrapoblacionales o interpoblacionales, esto es de híbridos interfamiliares fundamentalmente.

#### 6. Heterosis interfamiliar.- híbridos no convencionales: enfoque actual

La metodología CIMMYT ha facilitado la generación y producción comercial de cierto tipo de híbridos denominados interfamiliares, como una actividad específica en algunos programas nacionales. Por ser una práctica diferente a la tradicional, estos híbridos reciben la denominación arbitraria de no tradicionales o más frecuentemente, de híbridos no convencionales.

Secuencialmente, la generación de híbridos no convencionales parte de la prueba de progenies, generalmente de hermanos completos, que identifica las familias superiores dentro de cada población, que muestra adaptación y es aceptada por el tipo de grano y otras características deseables. La selección de familias de dos o tres poblaciones que previamente demostraron aceptable valor heterótico principalmente por su divergencia genética, formarán el núcleo de hibridación subsecuente que dará origen a los híbridos simples, triples y dobles sucesivamente.

En los últimos años de la década de 1970, solo fue posible utilizar las variedades experimentales generadas por CIMMYT con las 10 mejores familias de cada ensayo internacional de progenies. En la mayoría de países del área andina se usaron dichas variedades per se y, con frecuencia, sus cruzas para aprovechar la heterosis que pudiera existir.

Recientemente, sin embargo, la posibilidad de disponer de las familias CIMMYT o de generar in situ familias con material propio, abrió la gran oportunidad de desarrollar la producción de este tipo de híbridos en el área andina. Se ha tomado como referencia, además, los trabajos previos y similares desarrollados en Centroamérica (Guatemala).

La adopción de esta tecnología representa en las actuales circunstancias un nuevo enfoque en la utilización del vigor híbrido para cada programa interesado. No representa, desde luego, una tecnología excluyente de otras, más resulta sugestiva por sus características ventajosas y que difiere sustantivamente del tradicional criterio para hacer uso de la heterosis mediante líneas endocriadas necesariamente.

Como ha sido referido previamente, el uso de la divergencia genética se sustentaba en la utilización de germoplasma foráneo



individualmente o integrado en compuestos heterogéneos o patrones heteróticos representados por determinados grupos raciales. Con frecuencia, el germoplasma exótico no se aceptaba pese a su probada capacidad combinatoria y, consecuentemente, el proceso selectivo era más lento relativamente. Excelentes cruzas intervarietales o líneas derivadas de material foráneo no tenían aplicación agronómica práctica, inclusive tratándose de fuentes locales, por lo que resultaba imprescindible un mejoramiento per se previamente, haciendo más largo el proceso selectivo.

La selección recurrente, por su carácter cíclico, de liberación permanente y continua de variedades superiores de polinización libre y que representa la porción superior de cada ciclo, constituye así una oportunidad para generar estas cruzas intervarietales o los híbridos a partir de las familias selectas. Contrasta la metodología por cuanto la evaluación permanente de estos materiales, en varios ambientes donde las preferencias de tipo de grano y otras características son establecidas, pone a disposición un material debidamente adaptado previa evaluación local, a tal punto que pueden utilizarse directamente o en cruzas del tipo que está sugiriendo.

La utilización de los híbridos no convencionales representa además una ventaja en cuanto al tiempo necesario para su liberación que, al acortarse, alivia los costos en presupuestos generalmente no muy frondosos de los programas en la región. Al mismo tiempo, el disponer de estos materiales adaptados significa manipular una excelente fuente de líneas como base a la formación de híbridos tradicionales a más largo plazo. Por consiguiente, la metodología sugerida no es excluyente sino complementaria.

A nivel de variedades experimentales de polinización libre, locales o foráneas, la información es seguramente abundante, selectiva y discriminatoria en todos y cada uno de los programas de la región, la mayoría de los cuales está usando inclusive cruzas intervarietales a nivel comercial. Por esta razón, se omite referencias numéricas y solamente se comenta la producción de los híbridos no convencionales y algunas derivaciones hacia posibles híbridos convencionales, al menos en el específico caso del PCIM-UNALM de Perú.

### Híbridos interfamiliares

Está probada la posibilidad de usar comercialmente híbridos interfamiliares en el trópico del área andina, no obstante, el argumento de su estructura genética. Pese a reconocerse que dichos híbridos no son tan uniformes como los producidos con líneas endocriadas, dicha característica les confiere en compensación un mayor grado de adaptación y mayor amortiguamiento a posibles y desfavorables condiciones ambientales, tan comunes en el ámbito regional.

## Híbridos interfamiliares simples

La identificación de valores heteróticos aceptables entre variedades de polinización libre locales o foráneas, facilita la generación de familias que, posteriormente, se utilizan en cruzamientos posibles, creándose los híbridos simples. Estos híbridos, a su vez, pueden generarse dentro de la población misma (intrapoblacionales) o entre familias de diferentes poblaciones (interpoblacionales).

## Híbridos interfamiliares

Las posibilidades para la formación de estos híbridos se dan inclusive dentro de una misma población con las familias superiores que de ella puedan derivarse. Si la selección recurrente intrapoblacional aprovecha en cada ciclo porciones de la variancia genética aditiva para formar luego una variedad experimental, puede esperarse rendimientos superiores aún, si se escogen para el híbrido las dos mejores familias de las 10 que generalmente integran la variedad mejorada, sobre todo después de un análisis que identifique en detalle las variancias genéticas y sus magnitudes existentes a partir de un cruzamiento dialélico.

Algunos ejemplos prácticos ayudan a interpretar el significado y posibilidades de este tipo de híbridos.

**Ejemplo 1.** Híbridos interfamiliares simples (familias dentro de una población).- XI Reunión Maiceros Zona Andina. II Reunión Latinoamericana de Maíz. Palmira, Colombia. 3-8 diciembre de 1984.

a) Análisis de variancia del rendimiento en grano (kg/ha) de 10 familias de H.C. y sus 45 cruzas posibles en 3 poblaciones de maíz. Diseño II. Gardner & Eberhart. Proyecto Selva PCIM-Perú.

Fuentes de variación	GL	POB I C.M.	POB II C.M.	POB III C.M.
Variedades (vj)	9	1.691*	4.260**	0.728
Heterosis (hjj')	45	2.673**	1.906**	2.350**
Heterosis promedio ( $\bar{h}$ )	1	66.523**	43.206**	64.415**
Heterosis varietal (hj)	9	1.419	1.104	0.946
Heterosis específica (sjj')	35	1.171	0.932	0.880
Error	189	0.816	0.898	0.689

b) Rendimiento promedio de P's y rendimiento promedio relativo de sus cruzas interfamiliares dentro de poblaciones de maíz.

Progenitor	Rdto. P's	kg/ha F1	F1 $\bar{x}$ P's	% relativo P's > Rdto.	P. común
POB I	3,753	5,213	144	129	142
POB II	4,243	5,388	128	115	131
POB III	3,392	4,816	145	137	146

c) Componentes de heterosis para cruzas interfamiliares de H.C. dentro de poblaciones de maíz.

Fuente	Componentes -		Promedio kg/ha	
	h	hj	hj'	sjj'
POB I	1459.6	-175.8	-68.1	-23.0
POB II	1114.6	-116.3	125.7	-41.6
POB III	1505.4	162.2	1.9	5.3

d) Predicción de rendimiento de híbridos interfamiliares de H.C. en 3 poblaciones de maíz.

Híbrido (Promedio población)	Rendimiento observado kg/ha	Predicción $u_0 + h_j + h_j' / 2 + h$	Rendimiento estimado kg/ha
Yjj' I	5213	$3753 + (-17.5) + (-68.1) / 2 + 1459.6$	5090
Yjj' II	5388	$4243 + (-116.3) + (125.7) / 2 + 1114.6$	5115
Yjj' III	4898	$3392 + (162.2) + (1.9) / 2 + 1505.4$	4956

e) **Híbridos interfamiliares de más alto rendimiento en 3 poblaciones de maíz.**

Población	kg/ha	A.P. (cm)	A.Mz. (cm)	Humedad %
I	6415	210	100	29.0
II	6310	200	100	30.0
III	5997	170	60	28.0
T1: PMC-747	6400	250	160	30.0
T2: PMV-748	5800	190	100	29.0

f) **Híbridos interfamiliares con el más alto efecto heterótico varietal en 3 poblaciones de maíz.**

Población	kg/ha	A.P. (cm)	A.Mz. (cm)	Humedad %
I	5888	200	100	30.8
II	5769	190	90	28.9
III	5338	170	60	28.3

g) **Híbridos interfamiliares con el más alto efecto heterótico específico en 3 poblaciones de maíz.**

Población	kg/ha	A.P. (cm)	A.Mz. (cm)	Humedad %
I	6333	190	80	28.3
II	6169	190	90	28.3
III	5997	170	60	28.2

**h) Rendimiento comparativo de híbridos interfamiliares simples en 2 ambientes del trópico latinoamericano.**

HIBRIDO	PERU 1/ Alto Urubamba 2,000 msnm				BOLIVIA 2/ Sta.Cruz (EEAS) 246 msnm			
	Kg/ha	Flor. Masc. (días)	A.P. (cm)	A.Mz (cm)	Kg/ha	Flor. Masc. (días)	A.P. (cm)	A.Mz (cm)
I-39 x I-50	6415	60	210	100	7000	59	235	134
II-61 x II-96	6310	63	200	100	7000	57	250	144
III-1xIII-69	5997	59	170	60	7300	56	221	126
T1: PMC - 747	6.4	65	250	160	----	--	---	---
T2: Suwan Saavedra	---	--	---	---	6.7	57	240	141

1/60 mil plta/ha - 80 Kg N/ha

2/80 mil plta/ha - 80 Kg N/ha

En resumen, de este ejemplo pueden deducirse dos conclusiones fundamentales:

- La factibilidad de generar híbridos interfamiliares superiores aún dentro de una misma población sujeta a selección familiar.
- La estructura genética de los híbridos interfamiliares facilita su adaptación más amplia, superando a los testigos locales o igualando a los mejores híbridos convencionales, como fue el caso en el trópico boliviano (verano, 1988).

### Híbridos interfamiliares

La mayor posibilidad de generar híbridos interfamiliares se encuentra en el uso de familias superiores divergentes. Identificar las mejores combinaciones entre pares de familias asegura, sin duda, rendimientos altos y confiables, como ha ocurrido a través de las investigaciones en el PCIM-UNALM, Perú.

Las mayores posibilidades de alto rendimiento han de encontrarse usando progenitores cuya divergencia sea geográfica o de textura de grano. Este criterio se aplicó para familias de grano semidentado y de grano cristalino CIMMYT, así como otras familias de diferente origen aunque de grano dentado.

**Híbridos interfamiliares simples (entre familias de diferentes poblaciones)**

Utilizando la cruce interfamiliar cristalino x semidentado, numerosas e importantes referencias confirman las posibilidades de estos híbridos.

Dos grupos de material han originado estos híbridos:

- . Familias seleccionadas en la Costa Norte del país; sin lluvia, bajo riego, alta tecnología.
- . Familias seleccionadas en el trópico auténtico y sus cruces evaluadas en Costa Norte del país.

Las referencias, breves, provienen de uno de los varios años de prueba en las condiciones y lugares señalados.

**Ejemplo 1. Híbridos simples: Rendimiento de híbridos simples interfamiliares (semidentado x cristalino).**

Híbrido	TM/ha	Testigo ‡ *	Flor. masc. (días)
269 x 265	13.2	119	69
269 x 264	12.6	114	69
239 x 242	12.2	121	71
216 x 225	12.1	160	69
263 x 266	11.7	122	69

\* Proviene diferentes ensayos.

**Ejemplo 2. Híbridos triples: Rendimiento de híbridos triples interfamiliares (semidentado x cristalino) \*.**

Híbrido	TM/ha	Testigo ‡	A.P. (cm)	A.Mz. (cm)
[III-1xIII-10 xII-61]	11.1	190	190	90
[II-61xII-96 xIV-68]	10.3	199	220	140
[III-1xIII-10 xIV-63]	9.1	153	200	120
[II-28xII-61 xIV-68]	8.3	147	210	120
[II-33xII-102 xIV-44]	9.8	127	210	110

P'II: Cristalino. Similar origen

P'III: Semidentado. Similar origen

P'IV: Semidentado. Diferente origen de II y III

\* Información proviene de 21 ensayos, 680 H. Triples/1 año/1985.

**Ejemplo 3.      Híbridos dobles.**

**a) Rendimiento de híbridos dobles interfamiliares (semidentado x cristalino).**

Híbridos	TM/ha	Testigo %	A .P. (cm)	A.Mz. (cm)
(I-39 x I-50) x (III-10 x III-55)	12.2	136	200	100
(I-53 x I-75) x (III-10 x III-22)	12.1	134	210	100
(I-20 x I-28) x (III-10 x III-90)	11.4	127	190	90
(I-20 x I-28) x (II-33 x II-102)	11.3	126	200	110
(I-20 x I-28) x (II-61 x II-96)	11.2	124	180	80

**Cruza simple hembra:      semidentado**  
**Cruza simple macho :      cristalino**

**b) Rendimiento de híbridos dobles interfamiliares (semidentado x cristalino) x semidentado \*.**

Híbridos	TM/ha	Testigo ‡	A.P. (cm)	A.Mz. (cm)
(I-28 x I-78) x (1335 x 1337)	9.5	105	200	100
(I-28 x I-78) x 1332 x 1334)	9.4	104	190	100
(I-53 x I-75) x (1336 x 1337)	9.0	100	230	120
(I-20 x I-28) x (1336 x 1337)	8.9	99	190	100
(I-66 x I-78) x (1336 x 1337)	8.5	94	190	110

**Cruza simple hembra: semidentado**  
**Cruza simple macho : semidentado x cristalino**

\* Información proviene evaluación 150 H.D. (1987).



**TOPCROSSES.- DIVERGENCIA GENETICA.- HIBRIDOS CONVENCIONALES:  
PROYECCION**

Aún cuando el objetivo central de las referencias hasta aquí comentadas era mostrar las posibilidades en el uso de los híbridos no convencionales, se estima pertinente un breve comentario sobre las posibilidades de la divergencia genética para la formación de híbridos convencionales basados en líneas endocriadas, partiendo de una población superior, esto es, de material previamente adaptado e inclusive usado a nivel comercial. Obviamente, esta condición acelera el proceso de formación de este segundo tipo de híbridos, más necesariamente, resulta siendo posterior a la liberación de los híbridos no convencionales.

Prácticamente, con las principales fuentes utilizadas en la generación de los simples, triples y dobles no convencionales, se han generado líneas S1; se formaron los topcrosses y en última instancia se avanzó hasta las primeras cruza simples en predicción de híbridos dobles para el trópico peruano específicamente.

Algunos resultados se presentan en forma resumida.

**Ejemplo 1. Topcrosses (mestizos) (S1) en 3 poblaciones de grano amarillo duro. \* Costa Norte.**

Población 1 (Cristalino)		Población 2 (Semidentado)		Población 3 (Semidentado)	
TM/ha	Testigo %	TM/ha	Testigo %	TM/ha	Testigo %
13.8	127	12.9	150	10.9	117
13.0	120	10.5	122	10.8	116
12.9	119	10.4	120	9.8	105
12.4	114	10.4	120	9.6	103
12.3	113	10.2	120	9.4	100

\* Información proviene evaluación 1200 T.C.

**HIBRIDOS CONVENCIONALES SIMPLES**

Utilizando siempre el criterio de la divergencia genética en dos poblaciones de grano semidentado, aunque de diferente origen, se generaron los topcrosses respectivos. Con las mejores S1 se formaron en una primera fase híbridos simples, para continuar con la predicción de los dobles.

**Ejemplo 1. Rendimiento de híbridos simples en base a líneas S1 derivadas de 2 poblaciones \*.**

Hibrido simple	TM/ha	Testigo %
Local 1 x Foráneo 1	13.1	129
Local 2 x Foráneo 2	12.5	123
Local 3 x Foráneo 3	12.4	122
Local 4 x Foráneo 4	11.1	109
Local 5 x Foráneo 5	11.1	109

\* Información proviene evaluación 70 H.S. convencionales.

**COMENTARIO FINAL**

La información numérica y sumaria presentada, permite, finalmente, reiterar que una de las formas rápidas y eficientes de usar el material previamente mejorado y adaptado, sobre todo si este es foráneo, puede lograrse a través de la generación de híbridos no convencionales.

El proceso de formación es relativamente rápido y el producto generado además de su demostrado potencial de rendimiento, muestra en razón de su heterogeneidad mayor adaptación a las condiciones prevalentes en el trópico latinoamericano.

**BIBLIOGRAFIA**

1. BROWN, L.W. and GOODMAN, M.M. Races of corn. Corn and Corn Improvement. Edit. G.F. Sprague. American Society of Agronomy. Agronomy Number 18. USA.
2. CORDOVA, H., POEY, F. y VELASQUEZ, R. 1979. Respuestas condicionadas para rendimiento y características agronómicas de cruzas dobles y triples de familias de hermanos completos de maíz (*Zea mays* L.). Guatemala XV Reunión del PCCMCA. Marzo 19-24, Tegucigalpa.
3. GARDNER, C.O. 1978. Population improvement in maize. Maize breeding and Genetics (pp. 207-228). Edit. D.B. Walden. John Willey & Sons. Chichester - Brisbane, Toronto.
4. GOODMAN, M.M. 1978. A brief survey of the races of maize and current attempts to inter racial relationships. Maize

breeding and Genetics (pp. 159-186). Edit. D.B. Walden. John Willey & Sons. Chichester-Brisbane, Toronto.

5. **HALLAUER, A.R.** 1978. Potencial of exotic germplasm for maize improvement. *Maize breeding and Genetics* (pp. 229-247). Edit. D.B. Walden. John Willey & Sons. Chichester-Brisbane, Toronto.
6. **SANCHEZ, C.H.** 1980. Potencial heterótico en cruas interpoblacionales CIMMYT y sus posibilidades en la Zona Andina. IX Reunión de Maiceros de la Zona Andina. Agosto 11-15. Maracay, Venezuela.
7. **SANCHEZ, C.H., NAKAHODO, J.** 1984. Producción de híbridos interfamiliares dentro de variedades experimentales. XI Reunión de Maiceros de la Zona Andina y II Reunión Latinoamericana de Maíz. Palmira, 3-8 diciembre, Colombia.
8. **SANCHEZ, C.H., NEVADO, M. y NAKAHODO, J.** 1984. Divergencia genética y potencial heterótico utilizable en la producción de híbridos interfamiliares. XI Reunión de Maiceros de la Zona Andina y II Reunión Latinoamericana de Maíz. Palmira, 3-8 diciembre, Colombia.
9. **SPRAGUE, G.F. and EBERHART, S.A.** 1977. Varietal hybridization. *Corn and Corn Improvement* (pp. 307-310). Edit. G.F. Sprague. American Society of Agronomy. Agronomy Number 18, USA.
10. **TIMOTHY, D.H.** 1963. Genetic diversity, heterosis, and the use of the exotic stocks in maize in Colombia. *Statistical genetics and plant breeding*. N.C. State College. National Academy of Sciences. Nat. Research Council. Washington D.C.
11. **VELASQUEZ, R., POEY, F. CORDOVA, H.** 1979. Eficiencia relativa de la formación de híbridos de maíz en familias de hermanos completos de diferente origen genético. XXV Reunión del PCCMCA, Tegucigalpa.
12. **WELLHAUSEN, E.J.** 1978. Recent developments in maize breeding in the tropics. *Maize breeding and Genetics* (pp. 59-83). Edit. D.B. Walden. John Willey & Sons. Chichester-Brisbane, Toronto.



## SELECCIÓN PARA RESISTENCIA A ENFERMEDADES Y PLAGAS, Y FACTORES LIMITANTES DE CLIMA Y SUELO

Ricardo Sevilla Panizo \*

En la III Reunión de la Comisión Técnica del Subprograma II, Maíz, del PROCIANDINO, los coordinadores nacionales discutieron la importancia de los factores limitantes para el cultivo de maíz en la Zona Andina.

Los factores limitantes que pueden ser solucionados con ventaja con métodos propios del mejoramiento genético pueden dividirse en bióticos y abióticos. Entre los bióticos, los factores más importantes son: pudriciones de la mazorca; insectos, principalmente "cogollero" y "mazorquero"; enfermedades virósicas; y, enfermedades de hoja. Entre los abióticos: acidez de los suelos; baja fertilidad de los suelos; frío, sequía y exceso de humedad.

### Factores bióticos: Resistencia a enfermedades y plagas

#### Naturaleza de la resistencia

En la selección para resistencia es fundamental conocer la relación entre las razas del patógeno y los genes de resistencia. Las razas atacan a un genotipo determinado, no a todos. La reacción puede ser de resistencia si el genotipo tiene el gene específico que controla la raza fisiológica, o de susceptibilidad si no lo controla y la enfermedad desarrolla en la planta.

Las razas difieren en la habilidad para parasitar a la planta. La diferencia no es morfológica; solo se distinguen porque unas sí pueden parasitar y las otras no, por eso se denominan razas fisiológicas. En la literatura entomológica a los insectos que difieren en esa habilidad parasítica, se les denomina biotipo. Un patotipo es una población en la cual todos los individuos tienen la misma habilidad parasítica.

La resistencia y susceptibilidad son determinadas por genes de virulencia en el parásito, y genes de resistencia en la planta. La reacción es específica; para un gene de resistencia de la planta, hay un gene de virulencia en el patógeno. Por ejemplo,

---

\* Ing. Agr. M.S. Asesor del Programa de Investigaciones de Maíz del INIAA y Coordinador Internacional del Subprograma II-Maíz del PROCIANDINO.

el maíz de origen cubano tiene genes de resistencia para algunas razas fisiológicas de roya, y por eso en todo el trópico se adapta bien y no tiene problemas con esa enfermedad. Si esa raza de maíz se siembra en las partes altas de la región andina, es fuertemente atacada de roya, porque en esas regiones la roya tiene los genes de virulencia que rompen la resistencia de la planta. En muchos casos, no existe esa interacción, producto de una especificidad muy marcada entre el patógeno y la planta; hay razas del patógeno que son más agresivas que otras en cualquiera de las variedades de maíz. Tanto la virulencia como la agresividad son características del patógeno. La virulencia es gobernada por genes mayores, y la agresividad parece que se hereda en forma cuantitativa.

Cuando una variedad es resistente solo a una raza del patógeno, se dice que la resistencia es vertical. Cuando la resistencia es general a todas las razas, la resistencia es horizontal. La diferencia no es tan grande y hay muchos casos de difícil definición, pero es práctica desde el punto de vista de mejoramiento genético. En general, se considera que la resistencia vertical es gobernada por genes mayores cualitativos, y la resistencia horizontal es gobernada por genes cuantitativos. Por lo tanto, el mejoramiento de la resistencia vertical consiste en incorporar esos genes mayores, generalmente por retrocruzamiento. Ese método ha sido utilizado en maíz, en los Estados Unidos, con mucho éxito. Casi todas las líneas comerciales tienen genes de resistencia para las principales enfermedades de maíz. Por ejemplo, el gene Ht produce una lesión clorótica hiparsensible que limita el desarrollo del hongo. El Dr. Hooker de la Universidad de Illinois, también reportó otro gene Ht que produce también una lesión clorótica; este condiciona un nivel de resistencia menor que Ht, pero los genes interactúan para producir el máximo nivel de resistencia.

Hay también una resistencia de tipo cuantitativo, por la cual se producen lesiones cloróticas, pero en número y tamaño reducidos.

En la literatura se define la resistencia horizontal como estable y permanente, y a la resistencia vertical como menos estable. Tampoco este concepto puede ser universal, porque hay algunos casos de resistencia gobernado por un solo gene, que se comportan como resistentes en muchos ambientes.

En general, los mecanismos de resistencia vertical se conocen más que los de tipo horizontal. Los casos de inmunidad, o sea, la imposibilidad del parásito para entrar e infectar al huésped, aún cuando se presentan las condiciones favorables para la enfermedad, son gobernados por genes mayores. En el caso de insectos, los mecanismos de no preferencia y antibiosis son gobernados también en esa forma. La tolerancia, es más bien heredada como un carácter cuantitativo. Esta puede ser, a veces, muy compleja y puede incluir muchas características que le permiten a la planta funcionar eficientemente, a pesar de la

presencia del patógeno, y aún a pesar del ataque del patógeno a la planta. En opinión del Dr. Granados, la resistencia de las plantas al ataque de los insectos, se puede definir como la cantidad relativa de cualidades heredables que posee la planta, que reducen el grado de daño.

En la planta, la resistencia puede ser monogénica o poligénica. Varios ejemplos de resistencia monogénica han sido descritos en el capítulo sobre genética del maíz. En este describiremos la herencia de la resistencia a algunas plagas y enfermedades, cuya base genética es principalmente cuantitativa.

### Enfermedades de hoja

Las royas y los helminthosporium son gobernados por genes mayores. Sin embargo, en Helminthosporium turcicum, una forma de herencia es poligénica, parcialmente dominante. Tanto la variancia genética aditiva como no aditiva son importantes. Como la selección recurrente fenotípica ha sido efectiva, se supone que la acción génica aditiva es importante.

Otras dos enfermedades de hoja, Physoderma maydis en zonas calientes tropicales, y Cercospora maydis en tierras altas, todavía no son importantes, pero podrían causar daños de consideración cuando se intensifique el cultivo.

La resistencia a Physoderma es aditiva. Se ha encontrado que, tanto los efectos aditivos como los dominantes, fueron significativos, pero los aditivos son los más importantes.

La resistencia a Cercospora está gobernada principalmente por genes con efectos aditivos.

La resistencia a Phyllachora maydis está gobernada por un gene dominante, pero también hay efectos aditivos.

### Enfermedades virósicas

Las enfermedades virósicas, cuya herencia ha sido más estudiada, como el Mosaico del Enanismo (MDMV), muestran una resistencia basada en genes mayores cualitativos. La resistencia a los mollicutes que producen el achaparramiento: micoplasma (Mesa Central) y espiroplasma (Río Grande), es cuantitativa. Ambos están presentes, junto con el virus del rayado fino (MRFV), en una de las enfermedades más graves de las tierras altas de la Región Andina, conocida en el Perú, como "puka - puncho". Nelson y Scott han estudiado la herencia del achaparramiento, en la Universidad de Mississippi. Híbridos, producto de cruces dialélicas entre 10 líneas, 5 resistentes y 5 susceptibles, se probaron en 5 ambientes. La habilidad combinatoria general fue altamente significativa en los 5 ambientes, y fue mucho mayor que la habilidad combinatoria específica. Esos resultados son evidencia

de que la acción génica aditiva es la más importante en la herencia de la resistencia. Los híbridos de resistente por susceptible mostraron resistencia intermedia; sin embargo, hubo algunas excepciones que se desviaron del modelo de aditividad, y que fueron explicados como interacción entre genes no alélicos, del tipo de complementación o de epistasia.

Se confirma que los efectos génicos aditivos son importantes en la resistencia al achaparramiento, cuando CIMMYT logra mejorar el nivel de resistencia aplicando selección recurrente.

La herencia del virus del rayado fino no se ha estudiado al detalle, pero la eficiencia de la selección recurrente llevada a cabo en Cajamarca por el Programa de Investigaciones de Maíz del INIAA, es evidencia de que la resistencia es gobernada por genes con efectos aditivos. También la selección recurrente para mejorar la resistencia al virus del moteado clorótico (MCMV) fue efectiva, o sea que la resistencia es gobernada también por genes aditivos.

### Resistencia a las pudriciones de la mazorca

La pudrición de mazorca es causada por una serie de patógenos, pero el principal es Fusarium moniliforme.

La resistencia al ataque de Fusarium es heredada genéticamente. Híbridos de líneas resistentes cruzadas por susceptibles, muestran incompleta dominancia para resistencia. La importancia del efecto de la dominancia se manifiesta en la selección de líneas con alta habilidad combinatoria específica. Hay varios estudios que muestran que la resistencia es dominante.

Son muy importantes los efectos maternos o citoplasmáticos. Cuando la línea resistente se usa como hembra, la resistencia del híbrido es mayor. También hay estudios que muestran que los efectos aditivos son importantes, y que la habilidad combinatoria general es mayor que la habilidad combinatoria específica.

Otros patógenos que causan pudriciones son: Diploidea maydis y Giberella zeae. La herencia de la resistencia a Diploidea maydis es más bien aditiva o parcialmente dominante. También la herencia a Giberella zeae es cuantitativa, gobernada por genes con efectos aditivos. Hay también evidencia de efectos maternos.

### Resistencia al ataque de insectos: Resistencia al cogollero

El cogollero (Spodoptera frugiperda) es la plaga más importante en el trópico. Utilizando el método de las cruas dialélicas, el Dr. Widstrom y sus colaboradores, cruzaron 8 líneas entre sí y probaron los 28 híbridos simples y sus progenitores, en varios experimentos. Los híbridos fueron más resistentes que las líneas en todos los casos. La habilidad



combinatoria general fue altamente significativa en todos los experimentos, no así la habilidad combinatoria específica. Los promedios de las líneas fueron correlacionados con un valor muy alto con el promedio de todos los híbridos en los que ellas intervinieron. Todos esos resultados son evidencia de que la resistencia es aditiva.

### Resistencia al mazorquero

El Heliothis zea es la plaga más importante en las tierras altas de la Zona Andina. Los efectos de dominancia son mucho más importantes en la herencia de esta característica. La dominancia depende de los progenitores, indicando que hay varios genes involucrados. También hay heterosis; los híbridos son más resistentes que ambos padres. También los efectos aditivos son importantes, pero en menor grado.

### Factores abióticos: Tolerancia a factores limitantes de clima y suelo

El estudio de la tolerancia del maíz a los factores limitantes de clima y suelo es muy complejo por la dificultad de definir la tolerancia y sus componentes. Para sistematizar el estudio de la tolerancia a esos factores, es conveniente adoptar los conceptos y metodologías del profesor J. Levitt del Instituto Carnegie. Una planta puede ser resistente a un "stress por dos mecanismos": por evasión, o por tolerancia. Los mecanismos de evasión, hacen que la planta reduzca o evite el daño, interponiendo una barrera de tipo morfológico o fisiológico, que evita que el stress tome contacto directo con las células del organismo. Si la planta es tolerante al stress, esta puede estar en contacto directo con el stress pero no se produce el daño. Pueden haber entonces, tres clases de resistencia al stress: evasión del stress; evasión del daño; y, tolerancia al daño.

La resistencia a esos factores son características complejas, compuestas por muchos componentes. El estudio de la herencia, por lo tanto, debe hacerse sobre los componentes más que sobre la resistencia en sí. En general, los mecanismos de evasión son más entendidos que los de tolerancia. Los mecanismos de evasión, morfológicos o fisiológicos, se deben asociar con la tolerancia para definir su importancia; y, la determinación de la forma de herencia define el método de mejoramiento a usar.

### Tolerancia a la sequía

La sequía es el principal factor que reduce la productividad del cultivo de maíz en Latinoamérica. Los efectos fisiológicos de la sequía en las plantas de maíz dependen del estado del cultivo en el momento que se produce la falta de agua. Si ocurre durante

la etapa vegetativa y de crecimiento acelerado, se produce una reducción en la superficie foliar, lo que trae como consecuencia una menor intercepción de la luz solar, menor producción de materia seca y menor rendimiento.

Si la falta de agua ocurre en el periodo de floración, se reduce el número de granos por mazorca, el número de mazorcas por planta, y el tamaño de los granos. Hay también un retraso en la salida de los estigmas con la consiguiente falta de fertilización. La falta de sincronización entre la floración masculina y femenina es típica en variedades susceptibles a la sequía.

Si la falta de agua, o stress por sequía, ocurre durante el periodo de llenado del grano, el efecto principal es la reducción en el peso de los granos.

Si hay poca disponibilidad de agua, el cultivo puede escapar, evadir o tolerar la sequía. Cuando se siembra en la época apropiada lo que se logra es hacer coincidir la etapa de floración con la de mayor cantidad de lluvia, o sea, se usa un mecanismo de escape. Cuando el periodo de lluvias es de muy pocos meses, la precocidad es el mejor mecanismo de escape; este no necesariamente es el mejor mecanismo, cuando llueve todo el año, pero en forma muy irregular.

La evasión ocurre por medio de modificaciones morfológicas o fisiológicas que reducen la transpiración y aumentan la absorción. Algunas modificaciones como cutícula gruesa, hojas enrolladas, estomas que cierran fácilmente, y un sistema radicular profundo, aumentan la habilidad de la planta para soportar la sequía por periodos prolongados sin deshidratarse.

La diferencia entre especies en la tolerancia a la deshidratación, puede ser debida a la estructura de la membrana y a la actividad enzimática. Por ejemplo, la estructura celular más fina del maíz es dañada por stress de agua más que la estructura celular del sorgo.

Los cambios más permanentes que pueden ser heredables son cambios en la anatomía de la hoja, como la relación entre el área de mesofilo por unidad de área de hoja.

El cambio en el ángulo de la hoja es un mecanismo eficiente para reducir el monto de radiación en hojas sujetas a stress de agua. Este cambio puede ser reversible rápidamente cuando desaparecen las condiciones del stress.

En cereales, el enrollamiento de la hoja es una respuesta al stress, que resulta en una marcada reducción de área efectiva de la hoja, y una orientación más vertical.

La reducción en el crecimiento celular, que produce una marcada reducción en el área de la hoja es un mecanismo de evasión porque hay una reducción en pérdida de agua produciendo

un mecanismo para reducir el stress. Además, aumenta la capacidad de la planta para tomar el agua del suelo a través de un aumento en la proporción raíz/tallo.

El stress de agua también reduce el área de la hoja acelerando el ritmo de senescencia de las hojas fisiológicamente más viejas.

La raíz y el sistema radicular tienen relativamente poca estructura adaptativa comparada con las hojas. La raíz tiene más flexibilidad morfológica en respuesta al ambiente que las partes aéreas de la planta, pero la adaptación de las hojas parece ser más responsable por el éxito de una especie en adaptarse al stress de agua. Hay caracteres más importantes que la extensión y ramificación de la raíz, que hacen a las plantas xerofíticas más adaptadas a condiciones de sequía.

Los mecanismos de tolerancia son aquellos que le permiten a la planta desarrollar y producir normalmente a pesar de estar sujeta a stress por falta de agua. La planta puede tolerar a la sequía por un mecanismo de osmoregulación o acumulación de solutos cuando se presenta el stress. Si los procesos fisiológicos (fotosíntesis, alargamiento celular, transpiración, acumulación de solutos, etc.) son normales, a pesar del stress, la planta tolera a la sequía.

**Criterios de selección.-** Los criterios que usa el CIMMYT para seleccionar para tolerancia a la sequía son:

1. Incremento durante una semana, en el periodo de desarrollo acelerado, de la distancia entre el cuello de la planta y la punta de la hoja más nueva. El incremento se da en términos relativos; se usa el índice obtenido de dividir el valor del incremento con stress entre el valor del incremento en condiciones normales. Los valores cercanos a uno son los que se seleccionan.
2. Intervalo entre antesis y la salida de los estigmas. Se seleccionan plantas donde la coincidencia es mejor, o sea, cuando la diferencia es menor.
3. Diferencia de temperatura entre el cultivo y el aire. Plantas que están transpirando normalmente tienen la superficie de la hoja más fría; si no transpiran bien, o sea, cuando la temperatura es mayor en la superficie de la hoja, la planta está sufriendo de sequía.
4. Contenido de clorofila en la hoja bajo condiciones de sequía y riego normal. Las líneas o familias más tolerantes producen más clorofila.
5. Enrollamiento foliar; el enrollamiento se considera como una forma de evasión. Las líneas que más enrollan son más tolerantes.

6. Proporción de tejidos muertos en las hojas, evaluado después de la floración.
7. Diferencia entre el rendimiento con stress, y en condiciones normales.

En general, la experiencia de CIMMYT muestra que en la selección el parámetro más importante que ha cambiado es el intervalo entre la antesis y la salida de los estigmas. Este intervalo disminuyó de 25 días en el ciclo 0, a 5 días en el ciclo 8, bajo stress severo.

Las correlaciones entre el rendimiento bajo stress, y las siguientes características son bastante bajas: alargamiento foliar, contenido de clorofila, temperatura foliar, enrollamiento foliar y proporción de hojas muertas.

Los mejores resultados se han logrado seleccionando por la diferencia entre el rendimiento en condiciones normales, y el rendimiento en condiciones de stress. En el cuadro adjunto se resumen los resultados de la aplicación de la selección para resistencia a sequía en la población 21. La mejor respuesta se obtiene cuando la selección se basó en la diferencia entre el rendimiento normal y el rendimiento bajo stress (resistencia a sequía en el cuadro); pero la ganancia se expresa solo en condiciones de sequía. Cuando la selección se hizo para reducir el tamaño de la panoja, la ganancia es también notable, mayor a la ganancia que se obtiene reduciendo el tamaño de la planta.

En conclusión, la selección basada en los mecanismos de evasión no ha dado el resultado esperado, excepto la sincronización que puede ser un criterio útil en los trabajos de selección. Mejores resultados se han conseguido modificando la arquitectura de la planta, reduciendo la altura de la planta y el tamaño de la panoja. La mejor estrategia es evaluar el comportamiento de las familias en condiciones normales, y en condiciones de stress, y seleccionar las que muestran las menores diferencias.

### Tolerancia al frío

La herencia de la tolerancia al frío es más compleja aún porque en las regiones altas de Latinoamérica, el frío ataca a la planta en cualquier estado del desarrollo del cultivo, y parece que son independientes, la tolerancia al frío al estado de plántula, al estado de crecimiento acelerado, en floración, post-floración, y estado previo a la cosecha, o sea, cuando el grano está perdiendo humedad.

La mejor estrategia es estudiar la herencia de los mecanismos de evasión, y hacer uso de ellos, conociendo su herencia para mejorar la tolerancia general de la planta al frío.

**EVALUACION Y SELECCION PARA RESISTENCIA A SEQUIA EN MAIZ**  
**Promedio general y de las familias seleccionadas de la Población 21 de CIMMYT**

Promedio	Rendimiento (kg/ha) Irrigado	Rendimiento (kg/ha) seco	Intervalo floración (Nº de días)	Alargamiento relativo de la hoja (%)	Area hoja perdida (escala)	Temp. foliar (°C)
General	5177	1324	5.8	64.6	3.1	28.0
80 familias	5529	1732	4.4	68.5	2.6	27.1
Diferencial (%)	+ 6.8	+ 30.8	-23.4	+ 11.0	-26.0	-4.0

**Respuesta a la Selección evaluada después de varios ciclos**

Criterio de Selección	Ciclo		Rendimiento (kg/ha)		Ganancia por ciclo	
	Irrigado	Seco	Irrigado	Seco	Irrigado	Seco
Solo rendimiento						
	C.0	C.3	5608	1213		
	C.3	C.0	6458	1315	5.0	2.8
Resistencia a sequía						
	C.0	C.3	5859	1224		
	C.3	C.0	6179	1572	1.8	9.5
Altura de planta						
	C.6	C.18	5276	1129		
	C.18	C.6	6129	1570	1.3	3.5
Tamaño de panoja						
	C.0	C.6	5608	1213		
	C.6	C.0	6172	1673	1.7	6.3
Tamaño de hoja						
	C.0	C.5	5608	1213		
	C.5	C.0	6196	1468	2.1	4.1

Tomado con modificaciones de los cuadros 5 y 7 de: *Breeding and Selection for drought resistance in tropical maize*, CIMMYT, 1983.

Los mecanismos de evasión hacen que la planta reduzca el stress usando algún mecanismo que evite el contacto entre el frío y la planta; o sea, una planta puede no ser tolerante pero posee algún mecanismo morfológico o fisiológico que impide el daño causado por las bajas temperaturas. Si la planta es tolerante soporta el frío, pero este no la daña.

La planta puede evitar el "stress", o puede evitar el daño. Aún producido el daño, este puede ser reversible, que también es un mecanismo de tolerancia.

El Dr. Greenblatt de la Universidad de Connecticut, describió una serie de mecanismos de evasión a partir de sus observaciones hechas en algunas localidades de la Sierra del Perú.

Hay cuatro características muy notables en el germoplasma de maíz de las tierras altas del Perú, que de acuerdo a Greenblatt, son productos de la selección natural, para adaptar al maíz a las condiciones de las altas montañas de la Región Andina.

La más notable es la intensidad de pigmentación antocianídica. El pudo comprobar experimentalmente que las plantas con tallos y brácteas de las mazorcas púrpuras, mostraban mayor temperatura que las plantas verdes adyacentes. Este es indudablemente un mecanismo de evasión, ya que la planta, aunque no tenga verdadera tolerancia al frío, no es dañada porque no permite que las bajas temperaturas entren en contacto con sus tejidos. Otro mecanismo de evasión se produce por la forma redondeada gruesa y corta de las mazorcas, y la profundidad de los granos; las formas más redondeadas reducen la pérdida de calor producto del metabolismo de la planta. Si este calor se queda atrapado dentro de las brácteas, se da otro mecanismo de evasión. Las brácteas de la mazorca de las razas peruanas de altura están formadas de hojas gruesas, rugosas, que cubren muy bien la mazorca, evitando la pérdida de calor.

La posición de la mazorca cerca del suelo, típico de las razas peruanas de altura como San Gerónimo, Piscorunto y Confite Puneño, algunas de cuyas plantas muestran mazorcas casi al nivel del suelo, es otro mecanismo de evasión muy importante.

La herencia del color de la planta es muy compleja, aunque gobernada por genes mayores de muy alta heredabilidad. Los genes interaccionan de tal forma que la mayor acumulación de genes de color produce plantas más oscuras; es, por lo tanto, relativamente fácil autofecundar poblaciones segregantes y seleccionar las líneas que muestren plantas pigmentadas.

Las otras características muestran una herencia cuantitativa. No se conoce ni la heredabilidad ni el tipo de variancia genética de las poblaciones que están en proceso de mejoramiento, aunque la observación fenotípica muestra que esta es muy grande en poblaciones segregantes de cruas de germoplasma

andino con el de otras latitudes.

En general, la tolerancia al frío se ha estudiado mucho más en la etapa de plántula, que es la etapa más susceptible al daño en condiciones de clima templado. Los resultados de muchas investigaciones permiten concluir que:

1. La tolerancia al frío al estado de plántula está asociada al vigor de la plántula; mayor daño se produce en plantas débiles.
2. Hay una considerable variación, y muy evidente con la simple observación visual, en la tolerancia al frío al estado de plántula.
3. En la herencia del vigor de la plántula, los efectos maternos son muy importantes, o sea el vigor de la plántula depende del progenitor femenino.
4. El daño de la semilla por infecciones fungales debilita a la planta, y la hace más susceptible al daño causado por el frío.
5. La tolerancia al estado de plántula está asociada a una rápida emergencia; la variancia de dominancia parece ser más importante para esta característica.
6. Mejorando el porcentaje de emergencia se mejora considerablemente la tolerancia al frío en el estado de plántula; la variancia genética aditiva es considerable para esta característica, de manera que la selección recurrente puede ser muy útil para mejorar la tolerancia al frío.

Las investigaciones realizadas en otros estados de desarrollo se han limitado a estudiar el daño del frío en granos, en la etapa de secado en el campo; como es lógico, el mayor daño ocurre cuando el grano está más tierno.

Son muchas las evidencias experimentales que muestran que los efectos maternos son muy importantes. En general, las diferencias entre cruces recíprocos son considerables.

Algunos mecanismos de evasión y tolerancia a nivel celular están bastante bien verificados, como: la congelación y formación del hielo extracelular; deshidratación causada por el crecimiento de los cristales de hielo extracelular; aumento de la concentración de solutos; desnaturalización de las proteínas del protoplasma, acompañado de cambio de los enlaces químicos y destrucción de las lipoproteínas de la membrana celular y cambios químicos irreversibles en las proteínas, sales, azúcares y ácidos orgánicos.

El congelamiento intracelular es mucho menos frecuente y no

hay ningún mecanismo de resistencia; ninguna planta puede sobrevivir a la formación de cristales de hielo dentro de las células.

La descongelación rápida, fenómeno que puede ser importante en la región andina, ya que a noches de mucho frío le pueden suceder días calurosos con mucha radiación solar, es muy grave, porque cuando hay una descongelación rápida, el plasmalema se rompe por los movimientos bruscos de la membrana.

Los cambios en la membrana celular son de capital importancia para comprender los mecanismos de evasión que desarrollan las plantas. Cuando viene una baja brusca de temperatura, ocurren cambios irreversibles en el estado físico de la membrana, se restringe la fluidez de la membrana, la cual produce también una serie de cambios químicos.

En el control de la fluidez de la membrana, juega un rol importante la composición de ácidos grasos y el grado de saturación de los lípidos. Los lípidos de la membrana de plantas sensibles al frío tienden a tener una mayor proporción de ácidos grasos saturados.

Los ácidos grasos se solidifican con las bajas temperaturas. Cuando la membrana se satura con lípidos se impermeabiliza y la planta se hace susceptible.

#### Tolerancia a los suelos de baja fertilidad

Se conoce más la herencia de la capacidad de acumulación de Fósforo, que de cualquier otro elemento. Hay diferencia entre híbridos en el uso del Fósforo para convertirlo en rendimiento. Hay híbridos que aumentan rápidamente el rendimiento con la acumulación de Fósforo, sin que haya un aumento de este elemento en las hojas; hay otros que aumentan la cantidad de Fósforo en las hojas, pero no se refleja en aumento de rendimiento. Por lo menos un estudio ha mostrado que la acumulación de Fósforo está gobernada por dos pares de genes, siendo dominante el alelo responsable de baja asimilación.

Otros estudios han encontrado acción génica aditiva para concentraciones en las hojas de P, K, Mg, Mn, Fe, Cu, B, Al y Zn; y para concentración en el grano de P, K, Mg, Mn, Fe, Cu y Zn. Acción génica aditiva ha sido evidente para varios elementos en la hoja, y para K en el grano. La acumulación de Calcio y Magnesio se ha estudiado con métodos cualitativos. Hay evidencias que loci controlando la acumulación de Calcio se encuentra en el brazo corto y largo del cromosoma 9; loci responsables de la acumulación de Manganeso parecen estar localizados en el brazo largo del cromosoma 9.

Utilizando cruas dialélicas se encontró que la acumulación de Calcio, Manganeso y Fósforo, muestran alta heredabilidad y



acción génica no aditiva. En otra investigación usando un dialélico entre 6 líneas, se encontró que la habilidad combinatoria general fue altamente significativa para acumulación de P, Mg, Fe y Zn, y no fue significativa para Potasio.

No se conoce la herencia de la adaptación del maíz a suelos de baja fertilidad. Sin embargo, hay una considerable variación entre variedades a la respuesta a la aplicación de fertilizantes, principalmente a la aplicación del Fósforo, y a la aplicación del Nitrógeno.

En conclusión, por lo menos, para el caso del Fósforo, hay líneas que son eficientes en extraer el Fósforo del suelo, hay otras que son más eficientes en translocarlo al grano, y hay líneas que son eficientes en ambas características. Por lo tanto, las investigaciones de laboratorio no son suficientes, tienen que estar acompañadas de pruebas de campo que se dificultan por las interacciones del Fósforo con otros elementos, y con la naturaleza físico-química del suelo. Las investigaciones para definir la metodología para seleccionar germoplasma tolerante al stress de Fósforo, necesariamente deben estar ligadas a las que se realizan para adaptar al maíz a condiciones de suelos ácidos y de alta toxicidad de Aluminio.

**Tolerancia al Aluminio:** Las altas concentraciones de Aluminio pueden producir toxicidad en plantas desarrolladas en los suelos ácidos de los trópicos húmedos de Latinoamérica. En el suelo, el Aluminio bloquea al Fósforo limitando su disponibilidad para la planta.

Hay una gran diferencia entre especies para soportar diferentes niveles de Aluminio, así como entre genotipos dentro de una especie.

En maíz hay resultados que indican que hay una regresión casi lineal, y una correlación muy alta entre el rendimiento en grano y el % de saturación de Aluminio. Los niveles mayores de 30% de saturación reducen el rendimiento en casi 50%.

**Evaluación de la tolerancia a la toxicidad de Aluminio:** Se puede usar evaluaciones en campo y evaluaciones en plántulas desarrolladas en soluciones nutritivas. El procedimiento es hacer crecer las plantas en varios niveles de stress, y determinar el crecimiento relativo, siendo 100% el crecimiento correspondiente a una concentración de Al de 0.

Hay 2 mecanismos de tolerancia a la toxicidad del Aluminio:

1. **Mecanismos que impiden la absorción**

- a. Cambios en el pH del medio radicular, por medio de exudaciones se incrementa el pH de la solución suelo cercano a la raíz (observado en gramíneas: avena, cebada, arroz, maíz).
- b. Atrapamiento del Al en las raíces; el Aluminio se queda en las raíces impidiendo el traslado a otras partes de la planta. El Aluminio se mantiene en los espacios libres (no en la célula), a veces en la pared celular.

## 2. Mecanismos desintoxicantes

Hay mecanismos como altos niveles de ácidos orgánicos que controlan el nivel de Aluminio dentro de la planta.

El mecanismo de resistencia está basado en la habilidad para absorber P en suelos ácidos.

## Tolerancia a bajos niveles de Nitrógeno

Las investigaciones realizadas en Latinoamérica tratando de adaptar al maíz a suelos de baja fertilidad, permiten sacar una serie de conclusiones que van a facilitar y hacer más eficiente el proceso de selección.

Los resultados obtenidos en la Sierra del Perú son muy parecidos a los que está obteniendo el CIMMYT en sus proyectos de selección para este tipo de stress. Ellos se pueden resumir en lo siguiente:

1. La selección practicada bajo condiciones de bajo Nitrógeno, produce genotipos adaptados a esas condiciones, pero se pierde el potencial de rendimiento. Esto puede ser muy grave en Latinoamérica, donde el uso de la fertilización nitrogenada se considera como uno de los factores más importantes para elevar la producción.
2. El rendimiento de los genotipos en niveles bajos y altos de Nitrógeno está correlacionado, pero la asociación es muy baja como para tener valor predictivo, es decir, no es posible identificar genotipos que van a rendir bien en condiciones de baja fertilidad con la simple evaluación del genotipo en alta fertilidad.
3. A medida que el nivel de Nitrógeno se reduce en el suelo, aumenta la heterogeneidad del suelo, por lo tanto, aumenta el error experimental, y se reduce la heredabilidad.

Los resultados de los experimentos evaluando familias seleccionadas dentro de una población no son muy concluyentes en

términos de diferencias entre genotipos. Más concluyentes son los resultados de las pruebas de cultivares realizadas en la Región Andina del Perú: hay variedades que no responden, o responden muy poco a la fertilización nitrogenada; hay otras que responden bien, pero no se adaptan a condiciones de baja fertilidad (estas parecen que son muy pocas excepciones); hay otras que responden a la aplicación de fertilización nitrogenada, y también se adaptan a condiciones de baja fertilidad. Es relativamente fácil identificarlas; la incorporación a todas ellas en un compuesto, mejora esta característica.

Para seleccionar para tolerancia a bajos niveles de Nitrógeno es conveniente tomar en consideración los criterios utilizados por CIMMYT:

1. Eficiencia en el uso de Nitrógeno, o sea, la cantidad de materia seca producida por unidad de Nitrógeno en la planta.
2. Índice de Nitrógeno en la cosecha, o sea, la cantidad de Nitrógeno en el grano sobre el total del Nitrógeno en la planta.
3. Capacidad de absorción de Nitrógeno.

La selección para esas características, además del rendimiento, puede mejorar sustancialmente la tolerancia de las plantas a suelos de baja fertilidad.

En conclusión, para mejorar esta característica, la selección debe hacerse a nivel familiar, para probar las progenies en condiciones de baja fertilidad y alta fertilidad, seleccionando aquellas que menos reduzcan su rendimiento; debe probarse una gama amplia de genotipos o, por lo menos, poblaciones de muy amplia variabilidad genética para detectar aquellos que se comporten bien en ambas condiciones; y, deben usarse criterios de selección que permitan detectar genotipos tolerantes basados en la observación de caracteres con mayor heredabilidad y cuya selección mejore las características morfológicas y fisiológicas de las plantas, asociadas a este tipo de tolerancia.

#### **DEFINICION DE LA METODOLOGIA EXPERIMENTAL PARA MEJORAR LA RESISTENCIA A ENFERMEDADES Y PLAGAS Y FACTORES LIMITANTES DE CLIMA Y SUELO**

Los conceptos analizados en el curso, deben ser aplicados para diseñar la metodología experimental que se va a aplicar cuando se implementen los proyectos de selección para los factores limitantes, que se definieron como prioritarios en la Reunión de la Comisión Técnica del Subprograma II, Maíz, del PROCINDINO.

La relación de proyectos que se llevarán a cabo en la etapa 2 del PROCINDINO se presenta en el cuadro adjunto.

En el diseño del proyecto, se debe tomar en cuenta los aspectos importantes en el trabajo de mejoramiento genético, como son: el método de mejoramiento, la duración del ciclo, la heredabilidad, el tipo de variancia genética, el tamaño efectivo y la adaptación que debe tener la variedad mejorada.

Una revisión de esos conceptos se presenta a continuación:

**Ciclo:** Se denomina ciclo a la duración del proceso entre dos niveles sucesivos de selección dentro de una misma población. El ciclo incluye en términos generales desde la siembra de la población, la selección y el entrecruzamiento de los mejores genotipos para formar la nueva población seleccionada. Convencionalmente, se denomina C.O. a la población original en la que se inicia la selección; C.1 es el primer ciclo de selección; C.2 es el segundo, y así sucesivamente.

La duración del ciclo depende del método de mejoramiento; la selección masal, por ejemplo, requiere de una sola campaña y la selección basada en el comportamiento de la progenie requiere de varias campañas, porque no se pueden recombinar las mejores familias hasta conocer el comportamiento de su progenie.

**Generación:** Se denomina generación a las diferentes poblaciones que son generadas en un cruzamiento, o sea, por ejemplo hay generación parental,  $F_1$ ,  $F_2$ , retrocruzas, etc. En los experimentos de selección, una generación es un ciclo vital completo: esporofito-gametofito-esporofito. En la selección masal, ciclo y generación son iguales. Algunos métodos basados en selección familiar, como el de mazorca hilera modificada (Lonnquist, 1964), han acortado la duración del ciclo haciendo la selección en una sola generación. Un esquema de selección de líneas por habilidad combinatoria general, por ejemplo, requiere de 4 generaciones por ciclo: la primera generación corresponde a la siembra de la población parental y la ejecución de las autofecundaciones para extraer las líneas; la siembra de las líneas para cruzarlas con un probador, es la segunda generación; la siembra de los experimentos para probar los híbridos línea x probador, y le recombinará de las mejores líneas serían la tercera y cuarta generación, respectivamente.

En algunas localidades solo se puede sembrar una generación por año; en otras, cuando el clima lo permita, se pueden hacer dos generaciones por año.

**Selección recurrente:** Nombre genérico que se da a los métodos de selección donde los genotipos seleccionados a partir de una población heterocigota son entrecruzados para producir una nueva

**Proyectos que se llevarán a cabo en la Segunda Etapa del PROCIANDINO.**

<b>Proyecto</b>	<b>Nombre del Proyecto</b>	<b>País líder</b>	<b>Particip.</b>
II.3.4.1	Organización de un sistema de producción de semilla de maíz de alta calidad protéica para zonas altas.	Bolivia	Colombia Ecuador Perú
II.3.4.2	Selección para resistencia a la pudrición de mazorca.	Ecuador	Bol., Col. Per., Ven.
II.3.4.3	Control biológico y genético de Spodoptera frugiperda.	Colombia	Bol., Ecu. Per., Ven.
II.3.4.4	Selección para tolerancia a factores adversos de clima	Perú	Bol., Ecu. Col., Ven.
II.3.4.5	Selección para eficiencia en el uso de Nitrógeno	Venezuela	Col. (co-líder) Bol., Ecu. Perú.

población segregante sujeta nuevamente a selección. Si los genotipos seleccionados son líneas endocriadas, el producto del entrecruzamiento de las mejores se denomina sintético. Generalmente, los sintéticos son formados por líneas seleccionadas por habilidad combinatoria general, pero pueden formarse con líneas seleccionadas por otras características. También pueden denominarse sintéticos a las poblaciones formadas por genotipos con niveles de endocria menor, o sea, por ejemplo, con familias de hermanos completos (progenie de cruza entre dos plantas).

La duración de ciclos y generaciones en la selección recurrente depende del método utilizado. La selección masal que es la selección recurrente más simple requiere una sola generación. En general, la selección recurrente se basa en la generación de familias y prueba de las progenies, de manera que se pueden tener 3 fases bien definidas: 1) obtención de las progenies; 2) evaluación de las progenies; y, 3) recombinación de las progenies.

Selección masal: La selección se basa en plantas individuales, las cuales son seleccionadas fenotípicamente, o sea, que el único indicio de la capacidad genética de la planta es el fenotipo. La identidad de la planta se pierde porque la semilla de todas las plantas seleccionadas se junta en una sola población que da origen al siguiente ciclo de selección, o sea, en este caso, un ciclo de selección está compuesto de una sola generación.

En la selección masal, la unidad de selección es la planta, la cual es también la unidad de recombinación, es decir, la semilla de las plantas seleccionadas tienen embriones en donde los genes de las mejores plantas del ciclo anterior se recombinan en el mismo ciclo en que se hace la selección.

Selección familiar: En la selección familiar, la unidad de selección es una familia, el valor genético de la cual se evalúa en su progenie; o sea, en este caso, se tiene una mejor idea del valor genético de la unidad seleccionada porque una buena progenie debe provenir de un buen genotipo, aunque su fenotipo no sea destacado. La relación genética entre los individuos de una misma familia depende de la forma como se ha originado la familia. Las familias pueden ser de: 1) medios hermanos; 2) hermanos completos provenientes de dos padres distintos; 3) hermanos completos provenientes del mismo padre (líneas endocriadas).

La progenie de una mazorca polinizada libremente, constituye una familia de medios hermanos, porque tiene un progenitor común (femenino). La generación de familias de medios hermanos no requiere de polinizaciones controladas.

Para generar familias de hermanos completos es necesario

polinizar las plantas parentales artificialmente. La mazorca de una planta polinizada totalmente con polen de otra planta constituye una familia cuya progenie tiene una relación genética de hermanos completos porque tienen el padre y la madre común.

La progenie de la autofecundación de una planta ( $S_0$ ), es una línea autofecunda ( $S_1$ ); si se vuelve a autofecundar una planta  $S_1$  la progenie es  $S_2$ , y así sucesivamente.

En la selección familiar la progenie se divide en dos partes: una de ellas es la que se usa para la prueba (unidad de selección); y la otra se usa para recombinación (unidad de recombinación), recombinándose solamente las familias seleccionadas. Para disminuir el número de generaciones por ciclo se puede hacer la recombinación en la misma generación de selección, o sea, la semilla para el siguiente ciclo proviene de las plantas seleccionadas y no de la semilla remanente. Eso es posible hacerlo solo en la selección basada en medios hermanos, porque la mazorca seleccionada genera una familia de medios hermanos, cuya progenie se puede probar en el siguiente ciclo.

Debido a que las familias de hermanos completos deben generarse artificialmente, el número de generaciones por ciclo aumenta a 3; uno de prueba, otro de recombinación y otro de obtención de la familia.

**Heredabilidad:** La heredabilidad es una medida de la asociación entre el genotipo y el fenotipo, expresada en porcentajes. Si ambos son iguales, la heredabilidad es de 100%.

Cuando el ambiente afecta la expresión del genotipo, el fenotipo no siempre es evidencia del genotipo. Esa relación es expresada con la siguiente fórmula:

$$H = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_f^2} = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_a^2 + \sigma_{ga}^2}$$

donde:

- $\sigma_g^2$  = variancia genética
- $\sigma_f^2$  = variancia fenotípica
- $\sigma_a^2$  = variancia ambiental
- $\sigma_{ga}^2$  = variancia de la interacción genotipo por ambiente

**La ganancia de selección:** Depende básicamente de la heredabilidad; es máxima cuando la heredabilidad es 1, hay suficiente variación genética aditiva, y es posible seleccionar todos los buenos fenotipos.

Aunque la heredabilidad es propia de la característica, puede ser elevada sustancialmente con algunas técnicas experimentales para controlar el medio ambiente. La subdivisión del campo de selección en sub-parcelas tiene esa finalidad. En cada subparcela, la variancia genética se supone que es igual a la de toda la población, porque la subparcela sería una muestra representativa de la población, pero la variancia fenotípica de la subparcela es menor que la variancia fenotípica de todo el campo, porque en una subparcela el ambiente tiende a ser homogéneo, con lo cual se logra un aumento en la heredabilidad ( $\sigma_g^2/\sigma_f^2$ ).

Otra forma es reducir el error experimental para lo cual es necesario hacer repeticiones. En los experimentos con repeticiones la variancia fenotípica es igual a:  $\sigma_g^2 + \sigma_e^2/r$ , donde  $\sigma_e^2$  es la variancia del error y r es el número de repeticiones. Si el número de repeticiones es alto, se reduce considerablemente la variancia del error y, por ende, la variancia fenotípica, que se hace más parecida a la variancia genética. Experimentos con repeticiones se pueden hacer solo cuando se selecciona en base a familias, porque ellas pueden ser divididas en dos o más partes (repeticiones).

Cuando el efecto del ambiente es muy marcado, las interacciones genético-ambientales, aumentan el valor de la variancia fenotípica total. En ese caso, se puede reducir esos efectos repitiendo el experimento en localidades, niveles de fertilidad, épocas de siembras, etc., si es que las interacciones son causadas por la respuesta diferencial de las variedades en diferentes localidades, niveles de fertilización o épocas de siembra, respectivamente; la variancia fenotípica disminuye en una cantidad proporcional al número de ambientes donde se prueban las familias. Así, si el experimento tiene 4 repeticiones y se prueba en 3 localidades distintas, la variancia fenotípica sería  $\sigma_g^2 + \sigma_{gl}^2/L + \sigma_e^2/Lr$ , donde  $\sigma_{gl}^2$  es la variancia de la interacción genotipo por localidad y L el número de localidades.

Como la ganancia de selección es igual:

$$G_s = k \cdot \sigma_f \times \frac{\sigma_g^2}{\sigma_f^2} = k \cdot \frac{\sigma_g^2}{\sqrt{\sigma_f^2}}$$

donde K es la intensidad de selección. Un experimento de selección como el descrito arriba, aumentaría la heredabilidad en una proporción igual a:

$$\frac{\sigma_g^2}{\sqrt{\sigma_g^2 + \frac{\sigma_{gl}^2}{L} + \frac{\sigma_e^2}{rL}}}$$

El valor K es el diferencial de selección en unidades de desviación standard. Como se supone que los individuos de la



población que se selecciona se distribuyen normalmente con respecto a la característica seleccionada, el 95% de ellos se encuentra entre la media  $\pm 1.96\sigma$ , o sea, si se quiere por ejemplo, seleccionar el 2.5% superior, deben seleccionarse los individuos que superen a la media en  $2\sigma$ , y en ese caso, el valor de K será 1.96.

Lógicamente, el valor de K aumentará si se selecciona una fracción más pequeña de la población. La intensidad de selección expresada en términos de desviación standard fenotípica ( $\mu.\sigma_f$ ), puede ser expresado en término de diferencia de valores fenotípicos entre la población original y la población seleccionada, valor denominado "diferencial de selección".

La intensidad de selección no se puede aumentar sin límite por dos razones. Es necesario mantener la población lo suficientemente grande para evitar problemas de endocria y de reducción de la variabilidad genética. Si se desea mantener 500 familias, y la población que se selecciona es de 10.000 plantas, la intensidad de selección debe ser 500/10.000, o sea, 5%. La otra razón es que, generalmente, se selecciona para varias características a la vez; si están negativamente correlacionadas, es necesario reducir la intensidad de selección para una característica de manera de tener en la población seleccionada individuos con valores superiores para las dos características.

Selección en ambos sexos: Como el maíz es una especie alógama, la semilla proveniente de una planta seleccionada es un esporofito donde solo uno de los dos gametos que la formaron fue seleccionado. Por lo tanto, la ganancia de selección debe ser solo la mitad de lo que se espera en base al valor fenotípico de la planta; de manera que la ganancia de selección cuando no hay control del progenitor sería:

$$\frac{\mu.\sigma_f^2}{2\sigma_f}$$

Teóricamente, si todo el polen que fertiliza a las plantas seleccionadas, es proveniente de plantas seleccionadas, se duplican las ganancias de selección.

Eso se puede lograr en dos formas: eliminando las panojas de todas las plantas no seleccionadas, antes de que emitan polen, o polinizando artificialmente, usando solo plantas seleccionadas; este último procedimiento requiere el uso de polinizaciones controladas.

En la práctica, es difícil seleccionar el progenitor masculino para características como rendimiento, porque antes de la floración la planta no expresa la potencialidad de rendimiento, pero sí puede ser útil para seleccionar para características que se expresan antes de la floración, como arquitectura de la planta, precocidad, resistencia a algunas enfermedades que se expresan temprano como las virósicas, resistencia al cogollero, etc.

Si se desea tener un control efectivo, es necesario sacrificar una generación, alargando el ciclo de selección en los métodos de selección que usan familia. Para ello, es necesario guardar semilla remanente y recombinar solo las plantas seleccionadas, o sea, las unidades de selección y recombinación serán distintas plantas, aunque provenientes de la misma familia.

**Variancia genética:** Todas las diferencias fenotípicas que tienen origen genético, o sea, que son heredables, componen la variancia genética total, pero la selección intrapoblacional hace uso solo de una parte de la variancia genética total, la parte que se origina de las diferencias entre los dos homocigotas AA-aa, y el heterocigota Aa; a esa variancia se le denomina variancia genética aditiva.

La ganancia de selección, por lo tanto, depende no de la variancia genética total, sino de la variancia genética aditiva, de manera que el término  $\sigma_g^2$ , debe cambiar a  $\sigma_a^2$  (variancia aditiva), en la fórmula de ganancia de selección.

No todos los métodos de selección usan toda la variancia aditiva disponible; esto depende de la naturaleza de la unidad de selección. Si la unidad de selección es la planta individual, el método hace uso de toda la variancia aditiva y el factor por el cual se debe multiplicar los componentes de la ganancia sería 1. Cuando la selección se basa en el comportamiento de líneas autofecundadas, el factor sería también 1. Cuando la selección se basa en el comportamiento de familias de medios hermanos el factor es 1/4 porque la diferencia entre familias de medios hermanos refleja solo la cuarta parte de toda la variación genética aditiva; así mismo, el factor para hermanos completos es 1/2, porque la diferencia entre familias de hermanos completos representa la mitad de la variancia genética aditiva.

Parece una contradicción el hecho de que los esquemas más eficientes de selección usan una menor proporción de la variación genética que la selección masal. Además, si la ganancia se expresa por año o por campaña (en los casos en que se puede hacer dos siembras por año), la selección masal parece estar en mayor ventaja que los otros métodos. Si llamamos "v" al factor de uso de la variancia genética aditiva, p el factor de control de polen o selección del padre, y "c" el número de años para completar el ciclo de selección, la ganancia para los diferentes métodos de selección se presenta en el Cuadro 1.

La verdadera eficiencia del método está dada por el valor de la heredabilidad:  $\sigma_a^2 / \sigma_f^2$  (que al multiplicarse por  $\sigma_f$ , se convierte en  $\sigma_a / \sigma_f$ ). La heredabilidad es mínima en la selección masal, porque la variancia fenotípica es muy grande porque representa toda la variación entre plantas individuales, variación que tiene un componente ambiental muy importante. En los métodos que usan selección familiar, las diferencias genéticas se hacen más evidentes, aumentando considerablemente la

CUADRO 1: GANANCIA ESPERADA PARA LOS DIFERENTES METODOS DE SELECCION.

Fórmula general:  $G_s = p \times c \times k \times v \times \frac{\sigma_a^2}{\sigma_f}$

1) Masal  $G_s = \frac{1}{2} \times 1 \times k \times 1 \times \frac{\sigma_a^2}{\sigma_f}$

2) Medios hermanos con selección del padre; ensayo con repeticiones  $G_s = 1 \times \frac{1}{2} \times k \times \frac{1}{4} \times \frac{\sigma_a^2}{\sqrt{\sigma_g^2 + \frac{\sigma_e^2}{r}}}$

3) Medios hermanos sin selección del padre; ensayo sin repeticiones  $G_s = \frac{1}{2} \times 1 \times k \times \frac{1}{4} \times \frac{\sigma_a^2}{\sigma_f}$

4) Hermanos completos  $G_s = 1 \times \frac{1}{3} \times k \times \frac{1}{2} \times \frac{\sigma_a^2}{\sqrt{\sigma_g^2 + \frac{\sigma_e^2}{r}}}$

5) Líneas personales  $G_s = 1 \times \frac{1}{5} \times k \times 1 \times \frac{\sigma_a^2}{\sqrt{\sigma_g^2 + \frac{\sigma_e^2}{r}}}$

heredabilidad. Además, los métodos que usan selección familiar pueden usar también selección masal dentro de la familia, con lo que se obtiene una ganancia adicional.

**Endogamia y tamaño efectivo:** Se denomina endogamia al apareamiento de individuos que están relacionados genéticamente. El efecto de la endogamia es mayor, cuanto más relacionados son los individuos que se aparean. La endogamia es máxima en la autofecundación porque un mismo individuo aporta los gametos masculinos y femeninos; la endogamia es menor en hermanos completos que en progenies autofecundadas y menor aún en medios hermanos.

La endogamia puede tener dos efectos negativos en el proceso de selección. En primer lugar, en las especies alógamas, la endogamia tiene un efecto detrimento denominado depresión de endocria, que se cancela cuando se recombinan los individuos seleccionados. Cuando el número de individuos seleccionados es muy pequeño, puede haber problemas de depresión de endocria. En segundo lugar, la variancia genética puede disminuir hasta tal punto que la selección se vuelve ineficiente.

Una medida del grado de parentesco es el coeficiente de endocria que expresa la posibilidad de que dos alelos de cualquier locus sean idénticos por descendencia. Si N es el número de individuos que se aparean al azar, y si no existe ningún grado de parentesco entre ellos, el coeficiente de endocria sería  $1/2 N$ .

En los diferentes métodos de selección, el mejorador maneja la población y permite solo la reproducción de una fracción de la población, por lo tanto, el valor utilizado para calcular el coeficiente de endocria es el valor del tamaño efectivo ( $N_e$ ). Si el tamaño efectivo permanece alto, no se esperarían problemas causados por endocria.

La fórmula de  $N_e$  para el caso de selección de familias de medios hermanos ha sido derivada por Paterniani y Vencovsky (1977);

$$N_e = \frac{16 S}{4 + \frac{3}{M} - \frac{1}{F}}$$

donde S es el número de familias seleccionadas, M es el número de semillas remanentes que se toman de cada una de las semillas seleccionadas para hacer la población macho (caso de selección de medios hermanos), y F es el número de plantas despanojadas (hembras) por familia seleccionada. Si se prueba un número igual de familias en cada generación, la proporción seleccionada (p) es  $= 1/F$ .

**Adaptabilidad:** La posibilidad de adaptarse bien, o sea, desarrollar normalmente, producir gametos suficientes y sin restricción, producir grano y lograr un rendimiento aceptable, es una característica varietal. Hay notables diferencias entre variedades, en su capacidad de adaptación. Se dice que una variedad tiene una buena adaptabilidad general cuando se adapta bien a un rango muy amplio de ambientes.

La adaptabilidad está en relación con la heterogeneidad de las variedades, en el sentido de que las poblaciones más heterogéneas tienen mayor disposición para adaptarse a un rango más amplio de ambientes, aunque esto no significa que va a rendir más en todas las condiciones.

La adaptación de una variedad a buenas condiciones ambientales o a condiciones ambientales limitantes puede ser mejorada con selección; más fácil es hacer selección en buenas condiciones ambientales porque aumenta la variencia fenotípica total y también la variancia genética ya que se permite una mayor expresión del genotipo, lo cual da lugar a mayores diferencias entre los individuos. A menos que existan factores limitantes muy específicos, las evidencias experimentales indican que genotipos seleccionados en buenas condiciones ambientales, pueden superar a los no seleccionados, aún en condiciones ambientales limitantes.

Cuando el ambiente no está definido por un solo factor, sino que es complejo, como el que puede existir si se define a una localidad como un ambiente determinado, la selección practicada en esa localidad será eficiente solo en esa localidad o localidades similares.

La selección para amplia adaptación se hace seleccionando los genotipos en promedio de los ambientes en donde se desea que se adapte la variedad. Cuando se selecciona en base a familias, cada una de ellas está compuesta de relativamente pocos individuos (semillas), y, por lo tanto, no pueden sembrarse en muchos ambientes. En ese caso, bastarían solo 2 localidades siempre que sean lo suficientemente contrastantes para que se exprese la interacción genotipo x localidad.

Teóricamente, si se hace selección en promedio de "A" años y "L" localidades, la heredabilidad aumenta en una proporción igual a:

$$h = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \frac{\sigma_{g1}^2}{L} + \frac{\sigma_{g2}^2}{A} + \frac{\sigma_{g21}^2}{AL} + \frac{\sigma_{error}}{ALR}}$$

donde  $\sigma_g^2$ ,  $\sigma_{g1}^2$ ,  $\sigma_{g2}^2$  y  $\sigma_{g21}^2$  son la variancia genética y las variancias de las interacciones con localidades, años y años por

localidades, respectivamente, y ALR son números de años, localidades y repeticiones en promedio, de los cuales se hace la selección.

#### BIBLIOGRAFIA

1. BRAUER, O. 1969. Fitogenética aplicada. E. Limusa - Willey S.A.
2. FISCHER, K.S., JOHNSON, E. and EDMENDES, G. 1983. Breeding and Selection for Drought Resistance in Tropical Maize. CIMMYT, El Batán, México.
3. LEVITT, J. 1980. Responses of Plant to environmental stress. Vol. I. Chilling, freezing and High Temperature stress. Ac. Press.
4. MILLONES, J. 1985. Comparación entre cultivares de maíz con diferentes grados de adaptación en tres cultivares de fertilidad. Tesis M.S. UNALM, Lima, Perú.
5. MUSSELL, H. and STAPLES, R. 1979. Stress physiology in Crop Plants. Willey Interscience.
6. PATERNIANI, E., VENCOVSKY, R. 1977. Reciprocal Recurrent Selection in Maize based on testcrosses of half-sib families. Maydica XXII: 141-152.
7. SEVILLA, R. 1979. Documentación de herencia de caracteres de maíz. CIPIA - UNALM, Lima, Perú.
8. SEVILLA, R. y SOTOMAYOR, J. 1974. Selección de variedades de maíz para zonas de alto riesgo en presencia y ausencia de fertilización. Fit. Lat. 10: 11-17.
9. SUTCLIFFE, J. 1979. Las plantas y la temperatura. Ediciones Omega. Barcelona, España.
10. TURNER, N. and KRAMER, P. 1980. Adaptation of Plants to water and high temperature stress. Willey Interscience.
11. VILLEGAS, P. 1978. Evaluación de cultivares de maíz con y sin fertilización en la Sierra del Perú. Tesis M.S. UNALM, Lima, Perú.

## LISTA DE PARTICIPANTES

<u>Pais/nombre</u>	<u>Institución/dirección</u>
<b>BOLIVIA</b>	
Jaime Argote Cossio	Centro de Investigaciones Fitogenéticas de Pairumani, Cochabamba, Bolivia, Casilla 128.
René Maita Torres	IBTA, Proyecto Oleaginosas Gran Chaco, Casilla 49, Yacuiba, Bolivia.
<b>COLOMBIA</b>	
Eduardo Barragán Quijano	ICA, CRI Natuima Espinal, Apart. 040, Tolima, Colombia.
José Vargas Martínez	ICA, Tibaitatá, Apart. 151123 El Dorado, Bogotá, Colombia.
<b>ECUADOR</b>	
Marco Burbano Sánchez	INIAP, E.E. Pichilingue, Apart. 24, Quevedo, Ecuador.
Juan Moreno Albán	INIAP, E.E. Santa Catalina, Casilla 340, Quito, Ecuador.
<b>PERU</b>	
Alipio Briones Vásquez	INIAA, E.E. Yanayacu, km 24 carretera Chamaya San Ignacio Jaén, Perú.
Manuel Cancino Lizarbe	INIAA, E.E. El Porvenir, Apart. 9, Tarapotó, Perú.
Alexander Chávez Cabrera	INIAA, E.E. Baños del Inca, Apart. 280, Cajamarca, Perú.
Walter Delgado Fuentes	INIAA, E.E. Andenes, Av. Huáscar 226, Cusco, Perú.
Juan Morán Mendoza	INIAA, E.E. El Chira, Av. Cayetano Heredia 402, Piura, Perú.

Pais/nombre

Institución/dirección

Jorge Vásquez Rengifo

INIAA, E.E. Nueva Cajamarca, Apart. 70, Rioja, Perú.

**VENEZUELA**

Sol Medina Montilla

FONAIAP, Subestación E. Valle de la Pascua, Calle Ricaurte (detrás del MAC), Estado Guárico, Venezuela.

Asela Rodríguez Haynes

FONAIAP, Carretera El Tigre, ciudad Bolívar, km 6, El Tigre, Estado Anzoátegui, Venezuela.

FECHA DE DEVOLUCION

15 MAR. 1997

IICA/PROCIAND  
F30-159

Autor

Título XIII Curso corto mejoramiento genético del maíz

Fecha Devolución

Nombre del solicitante

15 MAR. 1997 C. Enriquez





22



**INSTITUTO INTERAMERICANO DE COOPERACION PARA LA AGRICULTURA**