



Revista Fitotecnia Mexicana

ISSN: 0187-7380

revfitotecniamex@gmail.com

Sociedad Mexicana de Fitogenética, A.C.

México

Escorcia-Gutiérrez, Nérida; Molina-Galán, José D.; Castillo-González, Fernando; Mejía-Contreras, José A.

RENDIMIENTO, HETEROSIS Y DEPRESIÓN ENDOGÁMICA DE CRUZAS SIMPLES DE MAÍZ

Revista Fitotecnia Mexicana, vol. 33, núm. 3, julio-septiembre, 2010, pp. 271-279

Sociedad Mexicana de Fitogenética, A.C.

Chapingo, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61014249011>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

RENDIMIENTO, HETEROSIS Y DEPRESIÓN ENDOGÁMICA DE CRUZAS SIMPLES DE MAÍZ

YIELD, HETEROSESIS AND INBREEDING DEPRESSION OF SINGLE CROSSES OF MAIZE

**Nérida Escorcia-Gutiérrez, José D. Molina-Galán*, Fernando Castillo-González y
José A. Mejía-Contreras**

Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. 56230, Montecillo, Texcoco, Estado de México.

* Autor para correspondencia (jmolina@colpos.mx)

RESUMEN

Se evaluaron en tres localidades las generaciones F₁, F₂ y F₃ de las 45 cruzas simples posibles entre 10 líneas de maíz (*Zea mays L.*) con nueve o más autofecundaciones. Las líneas fueron derivadas en forma aleatoria del compuesto varietal 'Xolache' de la raza Chalqueño. Se estimaron los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de las líneas y los efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas y con estos estimadores se construyó la estructura genética de las cruzas ($X_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij}$). Con base en la estructura genética fue posible explicar el potencial de rendimiento, la heterosis y la depresión endogámica de cada cruce. En las cruzas con rendimiento alto, la aptitud combinatoria general (ACG) fue alta en al menos una de sus líneas y la aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas también fue alta. En las cruzas con rendimiento bajo, al menos una de sus líneas tuvo ACG baja y los efectos de ACE fueron negativos con alto valor absoluto. En las cruzas con rendimiento alto y heterosis alta participó cuando menos una línea de alta ACG y los efectos de ACE fueron positivos con valor absoluto alto. En las cruzas con rendimiento alto y heterosis baja participó cuando menos una línea de alta ACG y los efectos de ACE fueron cercanos a cero. En las cruzas con depresión endogámica alta, los efectos de ACE fueron positivos con valor absoluto alto, mientras que en las de baja depresión endogámica, las dos líneas tuvieron alta ACG y los efectos de ACE fueron cercanos a cero. Por tanto, los programas de mejoramiento genético de maíz por hibridación, debieran tener una base de líneas de alta ACG y alto rendimiento, en cuyas cruzas simples sería posible identificar las de mayor heterosis.

Palabras clave: *Zea mays*, cruzas dialélicas, efectos genéticos, heterosis, depresión endogámica.

SUMMARY

Information was obtained from evaluating the F₁, F₂ and F₃ of 45 single crosses among ten maize inbred lines with nine or more generations of selfing. Such inbred lines were randomly derived from the maize composite Xolache of the Chalqueño race. General and specific combining effects (GCA and SCA) were estimated for lines and crosses, respectively and the genetic structure ($X_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij}$) of each cross was constructed. Based on the genetic structure, it was possible to explain the potential yield, heterosis and inbreeding depression of each cross. High yielding crosses were those

having at least one high general combining ability inbred line and high positive SCA effects. Reversely, low yielding crosses had at least a low GCA inbred line and high negative SCA effects. High yielding crosses with high heterosis had at least one high GCA inbred line and high positive SCA effects. On the other hand, high yielding crosses with low heterosis were those having at least one high GCA inbred line and low negative SCA effects. High yielding crosses with high inbreeding depression had at least a high GCA inbred line and high positive SCA effects. Reversely, high yielding crosses with low inbreeding depression had both inbred lines with high GCA and low positive or negative SCA effects. The most important inference derived from the genetic interpretation of the components of the genetic structure of single crosses is that any hybrid maize program should have a base of high GCA inbred lines, and that by single crossing should be possible to identify those crosses presenting the highest heterosis.

Index words: *Zea mays*, diallel crosses, genetic effects, heterosis, inbreeding depression.

INTRODUCCIÓN

Un propósito importante del mejoramiento genético de maíz (*Zea mays L.*) por hibridación es generar cruzas que superen en rendimiento de grano a las variedades locales criollas y mejoradas. En la producción comercial de maíz se usan tres tipos de híbridos: cruce simple, cruce trilineal y cruce doble. El rendimiento potencial de los tres tipos de híbridos es: cruce simple > cruce trilineal > cruce doble (Hallauer y Miranda, 1981; Fehr, 1991). En los Estados Unidos de América se usan híbridos de cruce simple en la producción comercial de maíz porque se dispone de líneas autofecundadas con alto potencial de rendimiento; este tipo de líneas aún no está disponible en México, donde se siembran híbridos trilineales.

La heterosis o vigor híbrido es la base del mejoramiento genético por hibridación. Este fenómeno fue observado por primera vez en 1871 por Darwin (Wallace y Brown, 1956) y se define como el exceso de vigor de la F₁ de un híbrido en relación con el promedio de sus progenitores

(Gowen, 1952). Las bases genéticas de heterosis y de la depresión endogámica, así como su aplicación, se analizaron por primera vez en 1950 en la reunión de heterosis en la Universidad estatal de Iowa en Ames Iowa, E.U.A. (Gowen, 1952), y por segunda vez en 1997 en la reunión de heterosis en la Ciudad de México (Coors y Pandey, 1999). Existen dos hipótesis principales que explican el fenómeno de heterosis: la de dominancia y la de sobre-dominancia (Allard, 1960). En términos de acción génica, la heterosis se debe principalmente a efectos de interacción entre alelos o dominancia (Crow, 1999). En forma operativa, la heterosis se calcula como la diferencia entre el valor fenotípico de la F_1 y el valor del progenitor medio o el del progenitor superior y se expresa en porcentaje del progenitor medio o del progenitor superior (Falconer y Mackay, 1996). El valor promedio de heterosis, estimado por investigadores en diferentes híbridos de maíz, es del orden de 15 % o más (Allard, 1960).

Los conceptos de aptitud combinatoria general (ACG) y aptitud combinatoria específica (ACE) fueron definidos por Sprague y Tatum (1942). La técnica más usual para estimar los efectos de ACG (g_i) de las líneas y de ACE (s_{ij}) de sus cruzas, es el diseño dialélico de Griffing (1956) mediante alguno de sus cuatro métodos. Estudios de cruzas dialélicas (Reyes *et al.*, 2004) indican que las cruzas simples de alto rendimiento son aquéllas en las que cuando menos una de las líneas presenta alta ACG y entre las dos líneas ocurren efectos altos positivos de ACE. Por el contrario, las cruzas simples con rendimiento bajo son aquéllas cuyas dos líneas son de baja ACG y entre ellas ocurren efectos negativos s_{ij} de alto valor absoluto. Estos estudios señalan la conveniencia de que los programas de hibridación cuenten con una base de líneas de alta ACG para que en un sistema de cruzas dialélicas se estimen los efectos g_i y s_{ij} y se haga la predicción de los mejores híbridos.

El fenómeno de depresión endogámica es opuesto al de heterosis; fue también observado por primera vez en 1871 por Darwin y lo explican las dos hipótesis de heterosis (Allard, 1960). La depresión endogámica de un híbrido se obtiene como la diferencia en rendimiento entre la F_1 y la F_2 y se expresa en porcentaje de la F_1 . La depresión endogámica de la F_1 de cruzas simples también es explicable en términos de la ACG de las líneas y de la ACE de las cruzas.

El presente trabajo tuvo por objeto explicar, con base en los estimadores de los efectos de ACG y de ACE, el rendimiento potencial, la heterosis y la depresión endogámica de las 45 cruzas simples posibles entre 10 líneas de maíz, en las generaciones F_1 , F_2 y F_3 . Las

hipótesis de trabajo planteadas fueron: 1) En un sistema de cruzas dialélicas de n líneas, el rendimiento, la heterosis y la depresión endogámica de la F_1 de una crusa depende de la magnitud y signo de los efectos de ACG (g_i , g_j) de las líneas y del efecto de ACE(s_{ij}) de la crusa. 2) En las cruzas dialélicas se pueden presentar los siguientes casos: $g_i + g_j > s_{ij}$; $g_i + g_j = s_{ij}$; $g_i + g_j < s_{ij}$. Se postula entonces que la depresión endogámica sea muy baja en el primer caso; intermedia en el segundo y muy alta en el tercero.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material genético estuvo constituido por las generaciones F_1 , F_2 y F_3 de las 45 cruzas simples posibles entre 10 líneas autofecundadas de maíz con alta homocigosis, derivadas del compuesto 'Xolache' perteneciente a la raza Chalqueño. Este compuesto fue formado en 1961 por el Dr. E. J. Wellhausen en el Programa Interamericano de Maíz (PIM) con sede en Chapingo, México. Despues de varios ciclos de recombinación del compuesto se derivaron líneas S_1 en forma aleatoria y se llevaron a nueve o más generaciones de autofecundación; de éstas se tomaron las 10 con mayor cantidad de semilla. En los ciclos subsecuentes de cultivo se obtuvieron las 45 cruzas simples posibles entre las 10 líneas, y en cada crusa F_1 se obtuvo la F_2 mediante cruzas fraternales (apareamiento aleatorio entre plantas de una misma variedad donde se excluye la autofecundación); en igual forma, en cada crusa F_2 se obtuvo la F_3 . La genealogía de las líneas se indica en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Genealogía de las 10 líneas autofecundadas progenitoras.

Línea	Genealogía	(S _n)
1	Xolache original -120-1(8)-1	(S ₁₀)
2	Xolache original -131-1(8)-1	(S ₁₀)
3	Xolache original - 70-1(8)-1	(S ₁₀)
4	Xolache original - 49-1(7)-1	(S ₉)
5	Xolache original -100-1(9)-1	(S ₁₁)
6	Xolache original - 77-1(9)-1	(S ₁₁)
7	Xolache original -112-1(9)-1	(S ₁₁)
8	Xolache original -110-1(10)-1	(S ₁₂)
9	Xolache original - 73-1(8)	(S ₉)
10	Xolache original - 30-1(8)	(S ₉)

S_n = línea de n autofecundaciones; 1(8) = 1-1-1-1-1-1-1-1.

Evaluación del material genético

Las 45 cruzas simples en las generaciones F_1 , F_2 y F_3 fueron sembradas en primavera-verano de 2004 en Chapingo, Montecillo y Tecamac en el Estado de México. La siembra fue realizada el 15 de abril en Chapingo, 20 de abril en Montecillo y 19 de mayo en Tecamac. Se usó el diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones en cada localidad.

Las 45 cruzas de cada generación (en total 135 cruzas) fueron sembradas en un mismo lote experimental en cada localidad. El lote se dividió en tres franjas de 135 cruzas, una por cada repetición. Cada franja se dividió en tres bloques, y en ellos se ubicaron en forma aleatoria las 45 cruzas de cada generación. Cada bloque de 45 cruzas se dividió en tres sub-bloques de 15 cruzas, con el fin de compactar el bloque (hacer un rectángulo lo más cercano a un cuadrado) y con ello tener un mejor control del error interparcelar dentro de la repetición. La parcela experimental consistió de un surco de 6 m de longitud con 16 "matas" (puntos de siembra) de dos plantas, con distancia de 80 cm entre surcos y 40 cm entre "matas". Al momento de la siembra se depositaron cuatro semillas por "mata" y 30 d después se hizo un aclareo para dejar dos plantas por "mata"; con esto resultó una parcela útil de 32 plantas con una densidad de 62 500 plantas ha^{-1} . En la fertilización se usó la fórmula 160N-80P-00K; se aplicó la mitad del nitrógeno y todo el fósforo en la siembra y la otra mitad del nitrógeno 40 d después. La fuente de nitrógeno fue urea y la de fósforo superfosfato de calcio triple. El suministro de agua se hizo con riego por gravedad antes del establecimiento del período de lluvia y con riego de auxilio durante este periodo. La maleza se controló con el herbicida Gesaprim Calibre 90 GDA®, aplicado 15 d después de la siembra en una dosis de 3 L ha^{-1} .

El rendimiento de mazorca por planta (RMP) fue la única variable analizada; se calculó mediante el cociente que resultó de dividir el peso de mazorca seca por parcela entre el número de plantas por parcela, y se registró en gramos de mazorca seca por planta.

Análisis estadístico

El análisis estadístico del RMP se hizo mediante un análisis de varianza combinado de las tres localidades. La suma de cuadrados de cruzas se dividió en suma de cuadrados de ACG y suma de cuadrados de ACE. Se estimaron los efectos de aptitud combinatoria general (\hat{g}_i) de las 10 líneas y los efectos de aptitud combinatoria específica (\hat{s}_{ij}) de las 45 cruzas simples.

En el análisis genético se usó el modelo del diseño dialélico método 4 de Griffing (1956):

$$\begin{aligned} X_{ijkm} = & \mu + g_i + g_j + s_{ij} + a_m + (ga)_{im} \\ & + (ga)_{jm} + (sa)_{ijm} + e_{ijkm} \end{aligned}$$

donde: X_{ijkm} = RMP de la crusa de la línea i con la línea j en la repetición k del ambiente m ; μ = media general; g_i , g_j = efecto de ACG de las líneas i y j , respectivamente; s_{ij} = efecto de ACE de la crusa ij ; a_m = efecto del ambiente m ; $(ga)_{im}$, $(ga)_{jm}$ = efecto de interacción de g_i y g_j con el

ambiente m ; $(sa)_{ijm}$ = efecto de interacción del efecto s_{ij} de la crusa ij con el ambiente m ; e_{ijkm} = efecto del error de la crusa ij en la repetición k en el ambiente m .

Estructura genética de las cruzas

La estructura genética de las 45 cruzas de cada generación se construyó mediante el modelo del diseño dialélico de Griffing (1956):

$$\bar{X}_{ij} = \hat{u} + \hat{g}_i + \hat{g}_j + \hat{s}_{ij}$$

donde: \bar{X}_{ij} = RPM de la crusa ij en promedio de repeticiones y ambientes; \hat{u} = media general estimada; \hat{g}_i , \hat{g}_j , \hat{s}_{ij} , estimadores de los efectos g_i , g_j , s_{ij} , respectivamente.

Heterosis de las cruzas

Una vez conocidos los efectos de ACG de las líneas, para cada crusa en las generaciones F_1 y F_2 se calculó la heterosis porcentual con respecto al progenitor medio (H_{PM}) con la fórmula:

$$H_{PM} = (X_{ij} - PM) / PM;$$

donde : PM = Progenitor medio = $(P_i + P_j)/2$; P_i , P_j = RMP de las líneas i , j .

En razón de que el RMP de las líneas no se evaluó, en su lugar se tomó el valor de su ACG¹, de lo cual resultó: $H_{PM} = (X_{ij} - PM) / PM = [X_{ij} - (ACG_i + ACG_j)/2] / [(ACG_i + ACG_j)/2]$

Depresión endogámica de las cruzas

La depresión endogámica (DEP%) de las 45 cruzas se calculó como la diferencia $F_1 - F_2$, expresada en porcentaje de la F_1 .

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza

El análisis de varianza combinado de las tres localidades (Cuadro 2), mostró que entre cruzas dentro de generaciones hubo diferencias ($P \leq 0.01$) y que también las hubo entre la ACG y entre la ACE dentro de generaciones. Estas diferencias justifican la comparación entre medias de cruzas dentro de generaciones, así como entre la ACG de las 10 líneas y entre la ACE de las 45 cruzas simples. El coeficiente de variación (18.4 %)

¹Molina G J D, R Lobato O (1998) Memorias de XVII Congreso de Fitogenética. Acapulco, Gro.

resultó con un valor ubicado dentro de los límites de confiabilidad para un diseño de bloques completos al azar.

Comparación de medias de las cruzas F₁, F₂ y F₃

En la comparación de medias por generación (Cuadro 3) se encontró que hubo diferencias ($P \leq 0.05$) entre las 45 cruzas de cada generación. La F₁ (138.4 g) superó a la F₂ (74.5 g) y la F₃ (80.9 g) también superó a la F₂. El menor rendimiento de F₂ y F₃ respecto a F₁ se atribuye a efectos de depresión endogámica, mientras que la superioridad de F₃ sobre F₂ podría atribuirse a que al eliminar las mazorcas defectuosas en F₂, la selección hacia

mazorcas grandes y sanas, redujo el efecto de endogamia en la F₃.

Aptitud combinatoria general (ACG) de las líneas

La ACG de las 10 líneas en las generaciones F₁, F₂ y F₃, se muestra en el Cuadro 4. Las líneas con ACG alta, intermedia y baja, fueron: 7, 5, 8; 2, 4, 1, 3; 9, 10, 6 en F₁; 7, 5, 2; 4, 1, 8, 3; 9, 10, 6 en F₂; y 7, 5, 8; 1, 4, 2, 10, 9, 6, 3 en F₃. Entre generaciones las líneas 7 y 5 numéricamente tuvieron la más alta ACG en las tres generaciones, y en F₁ y F₃ las líneas superiores fueron 7, 5 y 8.

Cuadro 2. Cuadrados medios (CM) del análisis de varianza combinado de tres localidades para rendimiento de mazorca por planta (RMP) de maíz.

FV	GL	CM
Localidades	2	124036.7 **
Repeticiones (Localidades)	6	364.7 ns
Generaciones	2	499902.1 **
Cruzas / Generaciones	132	2829.1 **
Cruzas F ₁	44	5513.8 **
ACG	9	16236.3 **
ACE	35	2756.7 **
Cruzas F ₂	44	1713.5 **
ACG	9	4695.2 **
ACE	35	946.8 **
Cruzas F ₃	44	1259.9 **
ACG	9	3518.3 **
ACE	35	679.2 **
Localidades x Generaciones	4	9217.3 **
Localidades x Cruzas (Generaciones)	264	567.3 **
Error	804	325.8
Total	1214	
CV (%)		18.4

FV = fuente de variación; GL = grados de libertad; RMP = rendimiento de mazorca (g planta⁻¹); ** = significativo a 0.01 de probabilidad, ns = no significativo, ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; CV = coeficiente de variación.

Cuadro 3. Rendimiento promedio de mazorca (g planta⁻¹) de la F₁, F₂ y F₃ de las 45 cruzas simples posibles de 10 líneas autofecundadas de maíz derivadas del compuesto varietal 'Xolache' original.

Cruza	F ₁	F ₂	F ₃	Cruza	F ₁	F ₂	F ₃	Cruza	F ₁	F ₂	F ₃
1 (1x2)	142.8	79.8	84.0	16 (2x9)	116.5	63.9	72.8	31 (5x6)	150.0	75.0	88.6
2 (1x3)	153.2	76.9	76.5	17 (2x10)	140.9	84.3	84.0	32 (5x7)	168.4	113.5	114.3
3 (1x4)	142.1	94.3	97.5	18 (3x4)	117.3	53.8	59.6	33 (5x8)	159.2	69.2	84.7
4 (1x5)	126.7	83.6	87.5	19 (3x5)	156.1	71.5	70.4	34 (5x9)	138.8	66.7	68.8
5 (1x6)	118.9	69.8	69.1	20 (3x6)	114.6	60.8	73.4	35 (5x10)	130.5	70.2	78.7
6 (1x7)	165.9	82.0	92.8	21 (3x7)	169.5	83.9	90.1	36 (6x7)	130.4	83.2	104.6
7 (1x8)	146.3	83.4	85.1	22 (3x8)	123.0	59.3	72.6	37 (6x8)	140.7	58.4	76.8
8 (1x9)	141.6	74.7	75.1	23 (3x9)	137.1	66.4	73.6	38 (6x9)	104.1	56.3	57.6
9 (1x10)	126.4	33.7	66.5	24 (3x10)	117.6	74.6	81.9	39 (6x10)	28.2	53.8	67.4
10 (2x3)	126.6	77.1	70.1	25 (4x5)	175.8	79.7	95.4	40 (7x8)	167.6	88.7	90.2
11 (2x4)	149.8	89.9	72.4	26 (4x6)	116.1	69.5	65.2	41 (7x9)	139.6	87.8	86.9
12 (2x5)	169.9	77.0	85.6	27 (4x7)	164.5	91.9	97.6	42 (7x10)	147.8	94.6	101.4
13 (2x6)	135.6	71.6	76.3	28 (4x8)	141.6	74.5	86.4	43 (8x9)	151.5	77.8	88.5
14 (2x7)	153.9	86.4	79.5	29 (4x9)	123.5	71.9	83.1	44 (8x10)	145.0	70.7	76.4
15 (2x8)	157.5	73.5	81.7	30 (4x10)	146.3	76.7	71.9	45 (9x10)	107.4	51.7	75.8
DMS	F₁ = 27.6			F₂ = 19.1			F₃ = 22.8				
Media	F₁ = 138.4			F₂ = 74.5			F₃ = 80.9				

En el grupo de cuatro líneas con ACG intermedia hubo buena coincidencia; ésto en el sentido de que las líneas 1 y 4 participaron en las tres generaciones, mientras que las líneas 1, 3 y 4 participaron sólo en F₁ y F₂.

En las tres generaciones las líneas 9 y 6 fueron las de más baja ACG; las líneas 9, 10, y 6 también fueron de baja ACG, pero sólo en F₁ y F₂.

Efectos de ACE (s_{ij}) de las cruzas

En la F₁ el efecto s_{ij} promedio fue 14.5, 1.3 y -15.7 para las 15 cruzas con más alto, intermedio y más bajo s_{ij} , respectivamente (Cuadro 5); el RMP promedio de cada grupo de 15 cruzas fue 147.8, 137.9 y 129.4, respectivamente. Estos resultados indican que, en general, el RMP disminuyó conforme el s_{ij} disminuyó; sin embargo, la disminución de RMP promedio no fue tan drástica como lo fue el s_{ij} . La leve disminución en RMP se debió a que en los grupos de alto, intermedio y bajo RMP, participaron tanto cruzas con RMP alto (A) como intermedio (I) y bajo (B); por ejemplo, en el grupo de 15 cruzas con s_{ij} alto (15 C s_{ij} A) participaron 6, 8 y 1 cruzas de alto (A), intermedio (I) y bajo (B) rendimiento, respectivamente; es decir, que en cierto modo el rendimiento de una crusa fue independiente del efecto s_{ij} y éste a su vez lo fue de los efectos g_i y g_j ; esto es así porque el efecto s_{ij} es la interacción entre pares de líneas y no todas ellas interactúan entre sí. En F₂ y F₃ el RMP promedio

disminuyó conforme disminuyó el s_{ij} ; también en los tres grupos de cruzas participaron tanto cruzas de alto, como de intermedio y bajo RMP. En F₂ y F₃ el RMP disminuyó conforme disminuyó el s_{ij} , y también en los tres grupos de cruzas participaron tanto cruzas de alto, como de intermedio y bajo RMP.

Estructura genética de las cruzas F₁ y F₂

El RMP de las 45 cruzas simples F₁ y F₂ al ordenarse en forma decreciente, permitió mostrar tres grupos de cruzas (Cuadro 6): 10 con el rendimiento más alto (Grupo A), 10 con rendimiento intermedio (Grupo I) y 10 con el rendimiento más bajo (Grupo B).

Al analizar la estructura genética de las 10 cruzas F₁ del Grupo A se observa que en todas participó cuando menos una línea de alta ACG. En las cruzas 25, 12 y 21 que mostraron numéricamente el más alto rendimiento, los efectos s_{ij} fueron numéricamente los más altos (17.1, 9.2, 14.6). En las dos siguientes cruzas (32 y 40) los efectos s_{ij} fueron negativos con valor absoluto relativamente bajo (-6.7, -2.0); el alto rendimiento de estas dos cruzas se atribuye a que en ellas participaron las tres líneas con la más alta ACG (líneas 5, 7 y 8). En las cinco cruzas restantes (6, 27, 33, 15 y 19) el efecto s_{ij} fue pequeño y positivo en las primeras cuatro, y negativo en la última; el alto rendimiento de estas cinco cruzas es atribuible a la alta ACG de sus líneas (Cuadros 4 y 6).

Cuadro 4. Efectos de ACG (g_i) de 10 líneas de maíz en las generaciones F₁, F₂ y F₃ de cruzas dialélicas.

Número de línea	F ₁		F ₂		F ₃	
	Efecto	Orden	Efecto	Orden	Efecto	Orden
1	2.00	6	0.89	5	0.78	4
2	6.12	4	4.07	3	-2.65	6
3	-3.73	7	-5.82	7	-7.43	10
4	4.03	5	3.92	4	0.18	5
5	16.33	2	4.43	2	5.78	2
6	-25.75	10	-9.00	10	-6.08	9
7	20.34	1	17.71	1	16.20	1
8	10.97	3	1.92	6	1.84	3
9	-10.97	8	-6.76	8	-5.67	8
10	-19.33	9	-7.57	9	-2.95	7

Cuadro 5. Efecto promedio s_{ij} de las 15 cruzas con s_{ij} más alto, intermedio y más bajo en las generaciones F₁, F₂ y F₃.

Generación	F ₁			F ₂			F ₃									
	Grupo	s_{ij}	RMP	Cruzadas			s_{ij}	RMP	Cruzadas			s_{ij}	RMP	Cruzadas		
				A	I	B			A	I	B			A	I	B
15 C s_{ij} A		14.5	147.8	6	8	1	9.1	82.0	6	8	1	8.6	88.9	8	5	2
15 C s_{ij} I		1.3	137.9	6	2	7	0.1	74.9	6	4	5	0.0	80.6	4	8	3
15 C s_{ij} B		-15.7	129.4	3	5	7	-9.0	66.7	3	3	9	-8.6	73.2	3	2	10

15 C s_{ij} A, 15 C s_{ij} I, 15 C s_{ij} B = grupo de 15 cruzas con el efecto s_{ij} más alto; intermedio y más bajo, respectivamente. s_{ij} = promedio del efecto s_{ij} de 15 cruzas.

Cuadro 6. Estructura genética de 10 cruzas de maíz con más alto (A), intermedio (I) y más bajo (B) rendimiento de mazorca por planta (RMP) de un total de 45 cruzas F₁ y F₂.

Cruzas F ₁	RMP	μ	g_i	g_j	$g_i + g_j$	s_{ij}	Cruzas F ₂	RMP	μ	g_i	g_j	$g_i + g_j$	s_{ij}
25 (4x5) A	175.9	138.4	4.0	16.3	20.3	17.1	32 (5x7) A	113.5	74.5	4.4	17.7	22.1	16.8
12 (2x5) A	169.9	138.4	6.1	16.3	22.4	9.2	42 (7x10) A	94.6	74.5	17.7	-7.6	10.0	10.0
21 (3x7) A	169.5	138.4	-3.7	20.3	16.6	14.6	3 (1x4) A	94.3	74.5	0.9	3.9	4.8	14.9
32 (5x7) A	168.4	138.4	16.3	20.3	36.6	-6.7	27 (4x7) A	91.9	74.5	3.9	17.7	21.6	-4.3
40 (7x8) A	167.6	138.4	20.3	11.0	31.3	-2.0	11 (2x4) A	89.9	74.5	4.1	3.9	8.0	7.4
6 (1x7) A	165.9	138.4	2.0	20.3	22.3	5.3	40 (7x8) A	88.7	74.5	17.7	-1.9	15.8	-1.8
27 (4x7) A	164.5	138.4	4.0	20.3	24.3	1.8	41 (7x9) A	87.8	74.5	17.7	-6.7	11.0	2.3
33 (5x8) A	159.2	138.4	16.3	11.0	27.3	-6.4	14 (2x7) A	86.4	74.5	4.1	17.7	21.8	10.0
15 (2x8) A	157.5	138.4	6.1	11.0	17.1	2.1	17 (2x10) A	84.3	74.5	4.1	-7.6	-3.5	13.3
19 (3x5) A	156.1	138.4	-3.7	16.3	12.6	5.2	21 (3x7) A	83.9	74.5	-5.8	17.7	11.9	-2.5
44 (8x10) I	145.0	138.4	11.0	-19.3	-8.3	15.0	12 (2X5) I	76.9	74.5	4.1	4.4	8.5	-6.1
1 (1x2) I	142.8	138.4	2.0	6.1	8.1	-3.6	2 (1X3) I	76.8	74.5	0.9	-5.8	-4.9	7.3
3 (1x4) I	142.1	138.4	2.0	4.0	6.0	-2.2	30 (4X10) I	76.7	74.5	3.9	-7.6	-3.7	5.8
28 (4x8) I	141.6	138.4	4.0	11.0	15.0	-11.7	31 (5X6) I	74.9	74.5	4.4	-9.0	-4.6	5.0
17 (2x10) I	141.0	138.4	6.1	19.3	13.2	15.8	8 (1X9) I	74.7	74.5	0.9	-6.7	-5.8	6.0
37 (6x8) I	140.8	138.4	25.7	11.0	14.8	17.2	24 (3X10) I	74.6	74.5	-5.8	-7.6	-13.4	13.5
41 (7x9) I	139.7	138.4	20.3	-11.0	9.3	-8.0	28 (4X8) I	74.5	74.5	3.9	-1.9	2.0	-2.0
34(5x9) I	138.9	138.4	16.3	-11.0	5.3	-4.9	15 (2X8) I	73.4	74.5	4.1	-1.9	2.2	-3.2
8 (1x9) I	138.5	138.4	2.0	-11.0	-9.0	9.1	29 (4X9) I	71.9	74.5	3.9	-6.7	-2.8	0.2
23 (3x9) I	137.1	138.4	-3.7	-11.0	14.7	13.5	13 (2X6) I	71.6	74.5	4.1	-9.0	-4.9	2.0
29 (4X9) B	123.6	138.4	4.0	-11.0	-7.0	-7.9	34 (5x9) B	66.7	74.5	4.4	-6.7	-2.3	-5.6
22 (3X8) B	123.1	138.4	-3.7	11.0	7.3	-22.6	23 (3x9) B	66.4	74.5	-5.8	-6.7	-12.5	4.4
5 (1X6) B	119.0	138.4	2.0	-25.8	23.8	4.4	16 (2x9) B	63.8	74.5	4.1	-6.7	-2.6	-8.0
24 (3X10) B	117.7	138.4	-3.7	-19.3	23.0	2.3	20 (3x6) B	60.8	74.5	-5.8	-9.0	-14.8	1.1
18 (3X4) B	117.4	138.4	-3.7	4.0	0.3	-21.4	22 (3x8) B	59.3	74.5	-5.8	-1.9	-7.7	-7.5
16 (2X9) B	116.7	138.4	6.1	-11.0	-4.9	-16.9	37 (6x8) B	58.4	74.5	-9.0	-1.9	-10.9	-5.2
26 (4X6) B	116.2	138.4	4.0	-25.8	21.88	-0.5	38 (6x9) B	56.3	74.5	-9.0	-6.7	-15.7	-2.5
20 (3X6) B	114.7	138.4	-3.7	-25.8	-29.5	5.8	18 (3x4) B	53.7	74.5	-5.8	3.9	-1.9	-18.9
45 (9X10) B	107.5	138.4	-11.0	-19.3	-30.3	-0.6	39 (6x10) B	53.7	74.5	-9.0	-7.6	-16.6	-4.2
38 (6X9) B	104.1	138.4	-25.7	-11.0	-36.8	2.6	45 (9x10) B	51.7	74.5	-6.7	-7.6	-14.3	-8.6

Con base en la estructura genética de las cruzas (Cuadro 6) se puede inferir que una crusa es de alto rendimiento cuando en ella participa cuando menos una línea de alta ACG y sus efectos s_{ij} son positivos y relativamente altos. Se postula por lo tanto, que la crusa simple con el mayor rendimiento será aquella cuyas dos líneas sean las de más alta ACG, y el efecto s_{ij} es también el más alto. Estos resultados confirman los obtenidos por Reyes *et al.* (2004), quienes en su estudio usaron líneas S₁ de variedades de la raza Tuxpeño, mientras que aquí se usaron líneas S₉, S₁₀ y aun S₁₁ de variedades de la raza Chalqueño; es decir, hubo grandes diferencias en origen genético y grado de homocigosis entre las líneas progenitoras de las cruzas de los dos estudios.

En las 10 cruzas F₁ con rendimiento intermedio hubo un efecto compensatorio entre los efectos positivos g_i , g_j de las líneas y el efecto s_{ij} de las cruzas. Por ejemplo, en las cruzas 1 x 4 y 4 x 8, los efectos g_4 y g_8 positivos (4.03 y 10.97) de las líneas 4 y 8 resultaron disminuidos por los efectos negativos s_{ij} de las cruzas (-2.2, -11.7). En las cruzas 2 x 10 y 6 x 8 participaron las líneas 10 y 6 que fueron las de más baja ACG, sus efectos g_{10} y g_6

negativos (-25.7 y -19.3) fueron compensados por los efectos s_{ij} altos y positivos de las cruzas (15.8 y 17.2). En la crusa 7 x 9 el alto efecto positivo g_7 de la línea 7 (20.34), resultó disminuido por los efectos negativos de la línea 9 (-11.0) y el s_{ij} (-8.0) de la crusa.

En las 10 cruzas F₁ con más bajo rendimiento participaron las líneas con la más baja ACG, y todas ellas tuvieron efectos s_{ij} negativos, lo que explica que hayan tenido el más bajo rendimiento. Por tanto, es de esperarse que la crusa simple con más bajo rendimiento sea aquella cuyas dos líneas sean las de más baja ACG y s_{ij} el más bajo. A esta conclusión llegaron también Reyes *et al.*, (2004).

El análisis de estos resultados permite aceptar la primera hipótesis, en el sentido de que el rendimiento de una crusa simple depende de la magnitud y signo de los efectos g_i y g_j de sus líneas y de su efecto s_{ij} . Resulta igualmente importante señalar que la prueba de ACG, mediante cualquier tipo de probador, es necesaria para eliminar las líneas de baja ACG antes de iniciar un programa de hibridación.

Faltaría probar entre las 10 cruzas A, que corresponden a uno de los tres siguientes casos:

$$1) g_i + g_j > s_{ij}; \quad 2) g_i + g_j = s_{ij}; \quad 3) g_i + g_j < s_{ij}$$

En el caso 1 están las cruzas 32, 40, 27, 33 y 15; en ellas s_{ij} es muy bajo (Cuadro 6). Se esperaría que estas cruzas tuvieran rendimiento alto en la F₂, sólo las cruzas 32, 40, y 27 se ajustaron a lo esperado. La crusa 33 se ubicó entre las 15 cruzas F₂ con rendimiento bajo (dato no mostrado) y la 15 entre las diez cruzas F₂ con rendimiento intermedio (Cuadro 6). El comportamiento de las cruzas 33 y 15 podría atribuirse al comportamiento irregular de la línea 8 (progenitora de ambas cruzas), cuyo valor de ACG ocupó el tercer lugar en F₁ y F₃, y el sexto en F₂ (Cuadro 4); por tal razón la F₂ de la crusa 33 se ubicó en el Grupo B (dato no mostrado) y la F₂ de la crusa 15 en el Grupo I (rendimiento intermedio).

Entre las diez cruzas F₁ de alto rendimiento cercanas a la situación $g_i + g_j = s_{ij}$ sólo calificaron así las cruzas 25 y 21. Como era de esperarse, estas cruzas, al tener valores s_{ij} altos, redujeron su rendimiento en F₂; así, la crusa 25 que fue la de mayor rendimiento en F₁, ocupó el primer lugar entre las 15 cruzas con rendimiento intermedio (dato no mostrado), y la crusa 21, que fue la tercera entre las diez de alto rendimiento en F₁ (Cuadro 6), ocupó el lugar 10 entre las diez cruzas F₂ con rendimiento alto. De las diez cruzas con rendimiento alto en F₁, ninguna estuvo en la situación 3 ($g_i + g_j < s_{ij}$).

Heterosis

En los valores de heterosis porcentual con respecto al progenitor medio de la F₁ (H_{PM1}) y de la F₂ (H_{PM2}) de las 10 cruzas del grupo con rendimiento alto e intermedio (Cuadro 7), se observó que, con una sola excepción, la heterosis de la F₁ es superior a la heterosis de su respectiva F₂ (H_{PM2}). Estos resultados se reflejan en la superioridad de la heterosis promedio de las cruzas F₁

(10.3) sobre la heterosis promedio de la F₂ (3.5). En particular las cruzas 25, 12 y 21 del Grupo A mostraron la H_{PM1} más alta y también el rendimiento más alto, y en las restantes siete cruzas la H_{PM1} tuvo valores de 4.7 a 10.9 %, inferiores a los de las primeras tres cruzas. El alto rendimiento de las diez cruzas del Grupo A se atribuye a que en todas ellas la suma ($g_i + g_j$) resultó alta; así, las cruzas 25, 12 y 21 tuvieron el rendimiento más alto y la H_{PM1} más alta porque en ellas se juntaron valores altos de la suma ($g_i + g_j$) y también valores altos de s_{ij} (Cuadro 6). Las restantes siete cruzas también tuvieron rendimiento alto, pero inferior al de las tres primeras, porque si bien, su efecto s_{ij} fue positivo, su valor fue bajo; esto confirma que el alto rendimiento de estas cruzas se debió a valores altos de ($g_i + g_j$).

Salvo una excepción, en las cruzas de alto rendimiento la H_{PM2} se redujo mucho más que la H_{PM1}. La excepción fue la crusa 32 cuya H_{PM2} fue muy alta (32.6 %) debido a que su rendimiento fue el mayor (113.5 g) en las cruzas F₂ (Cuadro 7).

En el grupo de rendimiento intermedio, las cruzas 44, 17, 37, 8 y 23 tuvieron un valor de H_{PM1} relativamente bajo (8.0, 6.9, 7.4, 5.7, 4.6, respectivamente), y en las cruzas restantes la heterosis fue negativa. Estos resultados se explican en el balance que se establece entre la magnitud y signo de los componentes de la estructura genética de las cruzas (Cuadro 6). En efecto, en las primeras cinco cruzas participó una de las tres líneas de baja ACG (6, 9, 10); el efecto negativo g_i o g_j con valor absoluto alto resultó compensado por el alto valor de s_{ij} . De las cinco cruzas restantes, en las dos primeras hubo compensación entre el efecto positivo g_i o g_j y el efecto negativo s_{ij} , aunque ambos tipos de efectos fueron relativamente bajos. En las tres cruzas restantes participó una de las líneas de alta ACG cuyo efecto positivo alto resultó aumentado por efectos altos s_{ij} .

Cuadro 7. Heterosis porcentual con respecto al progenitor medio de 10 cruzas F₁ y F₂ con rendimiento de mazorca por planta (RMP) alto (A) e intermedio (I).

Cruza	F ₁	H _{PM1}	F ₂	H _{PM2}	Cruza	F ₁	H _{PM1}	F ₂	H _{PM2}
25 (4x5)A	175.8	18.3	79.7	1.3	44 (8x10)I	145.0	8.0	70.7	1.4
12 (2x5)A	169.9	13.6	77.0	-2.2	1 (1x2)I	142.8	0.2	79.8	3.7
21 (3x7)A	169.5	15.5	83.9	4.3	3 (1x4)I	142.1	0.5	94.3	22.6
32 (5x7)A	168.4	7.4	113.5	32.6	28 (4x8)I	141.6	-2.9	74.5	-1.3
40 (7x8)A	167.6	8.8	88.7	7.7	17 (2x10)I	140.9	6.9	84.3	15.9
6 (1x7)A	165.9	10.9	82.0	-2.1	37 (6x8)I	140.7	7.4	58.4	-15.4
27 (4x7)A	164.5	9.2	91.9	7.7	41 (7x9)I	139.6	-2.4	87.8	9.8
33 (5x8)A	159.2	4.7	69.2	-8.7	34 (5x9)I	138.8	-1.6	66.7	-9.1
15 (2x8)A	157.5	7.2	73.5	-2.7	8 (1x9)I	141.6	5.7	74.7	4.3
19 (3x5)A	156.1	7.9	71.5	-3.1	23 (3x9)I	137.1	4.6	66.4	-2.7
Promedio	165.4	10.3	83.1	3.5	Promedio	141.0	2.6	75.8	2.6

H_{PM1}, H_{PM2} = heterosis con respecto al progenitor medio de cruzas F₁ y F₂, respectivamente.

Se infiere entonces que los valores de heterosis dependen del valor y signo del efecto de ACE (s_{ij}); es decir, valores positivos altos de heterosis corresponden a efectos s_{ij} positivos altos y viceversa, los valores bajos de heterosis corresponden a efectos s_{ij} positivos o negativos bajos. Algunas cruzas con rendimiento intermedio presentaron valores de H_{PMI} parecidos a los de algunas cruzas con rendimiento alto (Cuadro 7). Esta comparación indica que el valor de heterosis no siempre es un indicador del potencial de rendimiento de una crusa; es decir, que valores altos de heterosis no siempre corresponden a valores altos de rendimiento. Como se indicó antes, los valores de heterosis dependen de la magnitud de los efectos s_{ij} , pero éstos son independientes de la magnitud y signo de los efectos de ACG.

Depresión endogámica

En las 10 cruzas con rendimiento alto (A), intermedio (I) y bajo (B), la DEP % promedio fue 49.8 %, 45.3 % y 45.6 %, respectivamente (Cuadro 8); es decir, las cruzas con rendimiento alto tuvieron mayor depresión endogámica que las cruzas con rendimiento intermedio, y éstas fueron iguales a las cruzas con rendimiento bajo.

Al relacionar la DEP % de las cruzas de los tres grupos de cruzas con su estructura genética (Cuadro 6), se encontró que en siete de las cruzas del Grupo A (cruzadas 25, 12, 21, 6, 33, 15 y 19) la DEP % fue ligeramente superior a 50 %, mientras que en las restantes tres (cruzadas 32, 40 y 27), la DEP % fue inferior a 50 %. Con excepción de la crusa 33, en las cruzas con alta depresión endogámica sus efectos s_{ij} resultaron altos (Cuadro 6), y en consecuencia también fue alta la H_{PMI} (Cuadro 7). Al respecto, Soomro y Kalhoro (2000), y Soomro *et al.* (2000), señalaron para rendimiento de semilla y otros caracteres en algodón (*Gossypium hirsutum*), que la alta

heterosis de la F₁ de algunos híbridos estuvo asociada con alta depresión endogámica en la F₂ este mismo señalamiento lo hizo Miranda Filho (1999). Como antes se indicó, valores altos de heterosis en la F₁ corresponden a efectos altos s_{ij} en la F₁; pero estos efectos al ser el producto de la interacción entre alelos de la F₁ no se esperan sean altos en la F₂ por no ser heredables.

En las cruzas con baja depresión endogámica los efectos s_{ij} fueron negativos o positivos con valor absoluto bajo; en estas cruzas su rendimiento alto se debió a valores altos de $g_i + g_j$. Si bien, las cruzas 32 y 33 tuvieron rendimiento alto, la primera tuvo la más baja depresión endogámica (32.6 %) y la segunda la más alta (56.5 %). El alto rendimiento de la crusa 32 se atribuye a que el valor de $(g_i + g_j)$ fue el más alto de todas las cruzas A y el efecto s_{ij} fue bajo y negativo (Cuadro 6); como consecuencia el RMP de la F₂ fue el más alto. La crusa 33 tuvo el tercer valor más alto de $g_i + g_j$ (27.3) y un valor s_{ij} negativo; se esperaba que el RMP de su F₂ fuera alto.

En los grupos de 10 cruzas con rendimiento intermedio (I) y rendimiento bajo (B) se encontraron valores de DEP % altos y bajos como en el de las cruzas con rendimiento alto (A). Con excepción de las diferencias en rendimiento entre los tres grupos de cruzas, en los Grupos I y B, las cruzas siguieron el mismo patrón de comportamiento de las cruzas del Grupo A. Es decir, en estos casos, también el valor de DEP % (Cuadro 8) dependió del valor de $g_i + g_j$ y del valor de s_{ij} (Cuadro 6).

Los análisis del rendimiento, la heterosis y la depresión endogámica de las 10 cruzas con alto (A), intermedio (I) y bajo (B) rendimiento, muestran que se cumplen las dos hipótesis planteadas.

Cuadro 8. Depresión endogámica porcentual de 10 cruzas simples de maíz de alto (A), intermedio (I) y bajo (B) rendimiento de mazorca por planta (RMP)*, derivadas de 10 líneas autofecundadas altamente homocigóticas.

Cruzadas	F ₁	F ₂	DEP%	Cruzadas	F ₁	F ₂	DEP%	Cruza	F ₁	F ₂	DEP%
25 A	175.8	79.7	54.7	44 I	145.0	70.7	51.2	29B	123.5	71.9	41.8
712 A	169.9	77.0	54.7	1 I	142.8	79.8	44.1	22B	123.0	59.3	51.8
21 A	169.5	83.9	50.5	3 I	142.1	94.3	33.6	5B	118.9	69.8	41.3
32 A	168.4	113.5	32.6	28 I	141.6	74.5	32.6	24B	117.6	74.6	36.6
40 A	167.6	88.7	47.1	17 I	140.9	84.3	40.2	18B	117.3	53.8	54.1
6 A	165.9	82.0	50.6	37 I	140.7	58.4	58.5	16B	116.5	63.9	45.2
27 A	164.5	91.9	44.1	41 I	139.6	87.8	37.1	26B	116.1	69.5	40.5
33 A	159.2	69.2	56.5	34 I	138.8	66.7	51.9	20B	114.6	60.8	46.9
15 A	157.5	73.5	53.3	8 I	141.6	74.7	47.2	45B	107.4	51.7	51.9
19 A	156.1	71.5	54.2	23 I	137.1	66.4	51.6	38B	104.1	56.3	45.9
Promedio			49.8						44.8		45.1

Ordenadas de mayor a menor rendimiento (g/planta) de la F₁; DEP % = depresión endogámica porcentual.

CONCLUSIONES

En las cruzas simples de alto rendimiento, al menos una de sus líneas es de alta ACG y los efectos de ACE son positivos y altos. En las cruzas simples con bajo rendimiento, cuando menos una de sus líneas es de baja ACE y entre las dos líneas hay efectos de ACE negativos y de alto valor absoluto. En las cruzas simples con alta heterosis los efectos de ACE son positivos y altos; por el contrario, en las cruzas simples con baja heterosis los efectos de ACE son negativos y de alto valor absoluto. Los efectos de ACE de una cruce son independientes de los efectos de ACG de sus líneas porque estos efectos pueden o no interaccionar en la cruce en forma positiva o negativa y en mayor o menor grado. En las cruzas simples de alto rendimiento con mayor depresión endogámica para rendimiento, los efectos de ACE son positivos y altos y sus líneas tienen alta ACG. Por el contrario, en las cruzas simples de alto rendimiento con baja depresión endogámica las dos líneas son de alta ACG y no ocurre interacción entre sus efectos de ACG, o si ocurre el efecto de ACE es de bajo valor absoluto.

BIBLIOGRAFÍA

- Allard R W (1960)** Principles of Plant Breeding. John Wiley and Sons, Inc. New York. London 485 p.
- Coors J G, S Pandey (eds) (1999)** Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. American Society of Agronomy, Inc. Crop Science Society of America, Inc. Soil Science Society of America, Inc. Madison, Wisconsin, USA. 524 p.
- Crow J F (1999)** Dominance and overdominance. In: J G Coors, S Pandey, (eds). Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. American Society of Agronomy, Inc. Crop Science Society of America, Inc. Soil Science Society of America, Inc. Madison, Wisconsin, USA. pp:49-54.
- Falconer D S, T F C Mackay (1996)** Introduction to Quantitative Genetics. Fourth Edition Longman. Essex, England. pp:254-256.
- Gowen J W (ed) (1952)** Heterosis. Iowa State College Press, Ames. 552 p.
- Fehr W R (1991)** Types of cultivars. Principles of cultivar development. Macmillan Publishing Company. pp:377-380.
- Griffing B (1956)** Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. Biol. Sci. 9:463-493.
- Hallauer A R, J B Miranda Fo (1981)** Quantitative Genetics in Maize Breeding. The Iowa State University Press. Ames, Iowa. pp:323-326.
- Miranda Filho J B (1999)** Inbreeding and heterosis. In: J G Coors, S Pandey (eds) Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. American Society of Agronomy, Inc. Crop Science Society of America, Inc. Soil Science Society of America, Inc. Madison, Wisconsin, USA p:77.
- Reyes L D, J D Molina G, M A Oropesa R, E C Moreno P (2004)** Cruzas dialéticas entre líneas autofecundadas de maíz de la raza Tuxpeño. Rev. Fitotec. Mex. 27:49-56.
- Soomro A R, A D Kalhoro (2000)** Hibrid vigor (F_1) and inbreeding depression (F_2) for some economic traits in crosses between glandless and glanded cotton. Pakistan J. Biol. Sci. 3:2013-2015.
- Soomro A R, A W Soomro, A H Soomro, Kaneez Soomro, A M Memon (2000)** Assesment of heterosis (F_1) and inbreeding depression (F_2) for some economic characters in Upland cotton. Pakistan J. Biol. Sci. 3:1385-1388.
- Sprague G F, L A Tatum (1942)** General vs specific combining ability in single-crosses of corn. J. Amer. Soc. Agron. 43:923-932.
- Wallace H A, W L Brown (1956)** The great grandfather of hybrid corn: In: Charles Darwin. Corn and its Early Fathers. The Michigan State University Pres. 134 p.