

ESTIMACIÓN DE VARIANZAS GENÉTICAS EN MAÍZ A PARTIR DE LÍNEAS S1 Y S2*

Félix V. Navarro**, Wayne C. Youngquis***, William Compton****

RESUMEN

Análisis de líneas S1 y S2 y la regresión de las medidas de las S2 en correspondientes S1, fueron usadas para estimar la variabilidad genética existente en la población de maíz Nebraska Stiff Stalk Synthetic (NSS), en dos localidades; Mead y Lincoln, Nebraska, E.E.U.U. Se encontró variabilidad genética significativa en NSS, para rendimiento de granos, días a la flor, alturas de planta y mazorca, humedad de granos y porcentaje de acame. Las líneas S2 mostraron mas frecuente interacción de genotipos x medio ambiente que sus S1. La heredabilidad en el sentido amplio para rendimiento, calculada a partir del análisis de varianza de las líneas S2, fue mayor que la calculada a partir de la regresión de S2 en S1 (60 y 42% respectivamente). Ocho modelos originados de Cockerham (1983), fueron usados para identificar tipos de variabilidades genéticas existentes. El método de la matriz inversa fue usado para estimar los parámetros de variabilidad genética, cuando las covarianzas usadas daban una matriz cuadrada no singular. Para los modelos que resultaban en una matriz rectangular se utilizó el método de la inversa generalizada de Moore-Penrose. En general, el mejor modelo fue el que estimó la varianza aditiva solamente. Muchas veces no se obtuvo estimados consistentes de la covarianza entre efectos aditivos y homocigóticos dominante (D1). Por esto se pudo inferir cual sería el efecto de la selección, de familias S1, en el comportamiento de los cruces de las líneas generadas a partir de ellas. La ganancia genética esperada por ciclo de selección de familias S2 para rendimiento, fue 11,4%.

ABSTRACT

The analysis of lines S-1 and S-2 and the regression of the measurements of the S-2 on their corresponding S-1 were used to estimate the existing genetic variability in a Nebraska Stiff Stalk Synthetic (NSS) corn population at two localities, Mead and Lincoln, Nebraska-USA. A significant genetic variability was found in NSS for grain yield, days to blooming, ear and plant height, grain humidity and lodging percentage. The S-2 lines showed more frequent interaction of genotypes x environment than their S-1. In the wide sense, the heritability for the yield calculated by the analysis of variance of S-2 lines was larger than the one based on the regression of the S-2 on S-1 (60 and 42%, respectively). Eight models, originated from Cockerham (1983), were used to identify the existing types of genetic variabilities. The inverse matrix method was used to estimate the parameters of genetic variability when the used co-variances gave a non-singular square matrix. The generalized inverse method o Moore-Penrose was used when the models showed a rectangular matrix. Usually, the best model was the one which estimated the additive variance only. Often times, no consistent covariance estimates were obtained among additive and dominant homocytotic (D-1) effects. For it, we could not infer to what the S-1 family selection effect could be on the behavior of the resulting line crosses. The expected genetic gain per selection cycle for yield of S-2 families was 11.4%.

INTRODUCCION

El progreso en la selección, depende del tamaño de la variabilidad genética existente en una población y las magnitudes de sus componentes. Estos, y la interacción genotipos x ambientes proveen al fitomejorador de informaciones en cuanto a si existe suficiente variabilidad genética en el germoplasma a utilizar, cual es el mas adecuado esquema de selección para el mejor aprovechamiento de dicha variabilidad, de cuan extensamente el germoplasma debe ser probado para identificar los mejores progenitores, y si el mismo método

de selección será igualmente apropiado para mejorar caracteres de diferentes importancia, (Dudley y Moll, 1969).

La selección recurrente entre líneas S1 ha probado ser muy efectiva en el mejoramiento poblacional de maíz (West *et al.* 1980, Moll y Smith 1981). Esta utiliza muy bien los efectos aditivos. Este método, además es conocido por reducir la depresión endogámica (Thomas, 1979, West *et al.* 1980, Tanner y Smith, 1987).

* Trabajo presentado en la XXXVII Reunión Anual del PCCMCA, Panamá. 1991.

** Parte de Tesis de Grado de Maestría, University of Nebraska. USA.

*** Fitomejorador, Programa de Maíz, CESDA, Apdo. 24. San Cristóbal, República Dominicana.

****Consejero de Tesis. Agronomy Dept. 279 Plant Sciences. University of Nebraska, Lincoln, NE. 68583. USA.

Cockerham (1983) formuló un modelo para dividir la varianza genética en sus componentes, con información obtenida de familiares derivados a través de autopolinización. Su método incluía la varianza aditiva (σ^2_d), la covarianza entre los efectos aditivos y homocigóticos dominantes (D1), la varianza entre efectos homocigóticos dominantes (D2) y la depresión endogámica (H). Este modelo era más general, que otros formulados anteriormente para el estudio de los componentes de la variabilidad genética puesto que éste no estaba restringido a poblaciones donde la frecuencia de alelos favorables sea igual a 0,5. Además, este modelo era independiente del número de alelos posibles para un locus.

Otros hechos que se asumen para la división de la varianza genética en sus componentes son: herencia diploide y mendeliana, no correlación entre los familiares usados en la estimación, esos familiares son considerados derivados de plantas tomadas al azar de una población dada S0, una situación de equilibrio respecto a los ligamentos y las varianzas epistáticas, no incluidas en un modelo dado se consideran igual a cero o no significativos (Cockerham 1961 y Cockerham, 1963).

Las covarianzas entre familiares (Ctgg), son usadas por Cockerham (1983) para estimar los componentes de la variabilidad genética. Allí t representa la generación donde se encuentra el último ancestro común, en la cadena de autopolinizaciones, g y g' son las generaciones en donde las progenies son medidas. Las fórmulas generales para computar los coeficientes correspondientes a cada uno de los componentes de las varianzas para éste caso son dadas en Cockerham (1983).

La predicción de la ganancia, por ciclo de selección es una de las mejores contribuciones del estudio de los componentes de la varianza genética en una población. Hallauer y Miranda (1988) dan las expresiones usadas para calcular la ganancia genética de selecciones, a través de diferentes estructuras familiares incluyendo selección recurrente entre líneas S1.

La heredabilidad fue definida por Falconer (1981), como la importancia relativa de la herencia en la determinación de los valores fenotípicos de los individuos. En general diferenciamos entre heredabilidad en el sentido amplio o estrecho, dependiendo de si estudiamos el grado de la determinación genética de un carácter, o si estudiamos el grado al cual los fenotipos son determinados por el efecto aditivo de los genes transmitidos de los padres a los descendientes. La

heredabilidad puede ser computada a partir del uso de progenies en do criadas, (Hallauer y Miranda, 1988), o de la regresión de las progenies en los progenitores (Smith y Kinman, 1965).

MATERIALES Y METODOS

La población usada en este estudio fue la Nebraska Stiff Stalk Synthetic (NSS). Las familias utilizadas pertenecían a la tercera repetición y el sexto ciclo de selección recurrente entre líneas S1, llevado a cabo por el Programa de Maíz de la Universidad de Nebraska. Las familias S2 fueron generadas en la Florida, en el invierno de 1988, y los experimentos aquí descritos fueron realizados en el verano de 1989 en Nebraska.

Ochenta líneas S1 fueron probadas en dos localidades, en Mead y en Lincoln. Las 80 líneas fueron arregladas en bloques incompletos de 10 familias cada uno. Fueron usadas dos repeticiones por localidad. Las aleatorizaciones se realizaron como son requeridas para un diseño anidado de bloques en repeticiones.

Para los ensayos de líneas S2, 160 líneas, dos S2 derivadas de cada una de las 80 S1, fueron arregladas en bloques incompletos de 20 líneas cada uno. Los bloques incompletos de S2 contenían progenies que correspondían a un bloque específico de líneas S1. Las aleatorizaciones y diseño experimental fueron iguales que para las pruebas de líneas S1.

Para las pruebas de líneas S1, en Lincoln, cada parcela consistía de dos surcos, separados a 0,76 m, la longitud de las hileras era de 6,08 m. Se sembraron plantas en exceso, en cada parcela, y estas fueron luego eliminadas. Un establecimiento de plantas óptimo consistió de 42 plantas por parcela correspondientes a 45322 plantas/ha.

Para las pruebas de S1, en Mead y las S2 en Lincoln, cada parcela consistió de hileras pareadas, separadas a 0,51 m. La separación entre pares de hileras fue de 1,016 m. Las hileras contenían 5 golpes, con una separación entre golpes de 0,76 m. En un establecimiento perfecto, cada golpe contenía tres plantas después del raleo, esto correspondía una densidad de 51667 plantas/ha.

En cada experimento se aplicó una dosis de 168 kg/ha de nitrógeno. Todos los experimentos se realizaron

bajo riego y en campos que habían sido sembrados de soya durante 1988.

Los datos fueron tomados con base e:n cada parcela para peso de granos, ajustados a un 15.5% de humedad y para plantas faltantes. El rendimiento de grano fue computado en Mg/ha Se tomaron datos, también, para la altura de plantas y mazorcas, como las distancias desde el suelo hasta el primer nudo por debajo de la inflorescencia masculina y el nudo de la mazorca principal sucesivamente. El porcentaje de plantas paradas fue medido como el número de plantas no acamadas sobre el número de plantas totales. Se evaluaron también los días de la flor y humedad del grano.

Los datos fueron analizados con un diseño de bloques en repeticiones. Los componentes de varianza obtenidos de los cuadrados medios esperados fueron expresados como covarianzas de familiares, siguiendo los criterios de Cockerham (1963) Horner y Weber (1956).

Se hizo la regresión de las medias de las S2 sobre las localidades, en los promedios de las S1 para obtener la covarianza progenie-progenitor.

Así, cuatro covarianzas de familiares fueron obtenidas: C011 de los análisis de líneas S1, C022 y $\delta^2 t$ ($t = C122 - C022$) de los análisis de las S2 y C012 de la regresión de las S2 en las S1.

Las equivalencias de esas covarianzas, en términos de los componentes de variabilidad genética (Cockerham 1983) son:

$$\begin{aligned} C011 &= \delta^2 a + \delta^2 d/8 + 5D1/4 + 3D2/16 \\ C022 &= \delta^2 a + \delta^2 d/16 + 3D1/2 + 9D2/32 \\ \delta^2 t &= \delta^2 a/2 + \delta^2 d/16 + D1 + 9D2/32 + H/16 \\ C012 &= \delta^2 a + \delta^2 d/8 + 5D1/4 + 3D2/16 \end{aligned}$$

Ocho modelos diferentes, todos incluyendo $\delta^2 a$ y de uno a las otras tres variables con respecto a $\delta^2 d$, D1 y $\delta^2 aa$, fueron ajustados usando esas cuatro covarianzas de familiares. Un sistema de ecuaciones de la forma $A*x=c$ resultó en cada caso. "A" representa la matriz de los coeficientes de los componentes genéticos respectivamente, "x" se refiere a cada uno de los componentes estimados en un modelo dado, y "c" es el valor de la covarianza correspondiente, como fue explicado anteriormente.

En el caso del modelo, que estimaba los cuatro parámetros, la solución al sistema $A*x=c$, está definida por la expresión $x=A^{-1}*c$ donde "x" es una matriz n*1 desconocida que consistía de los estimados de los parámetros de variabilidad genética, " A^{-1} " es la inversa de la matriz "A", formada con los coeficientes de los parámetros genéticos correspondientes a las cuatro covarianzas usadas, y "c" los valores calculados de esas covarianzas.

Para todos los otros casos, donde se estimaban menos de cuatro parámetros, " A " estaba definida por una matriz rectangular. Para ese caso general, las soluciones fueron obtenidas con el uso de la matriz inversa generalizada " G " de Moore-Penrose. Una solución única, de los sistemas de ecuaciones $A*x=c$ entonces computando como $x=G*c$. De acuerdo con Rao y Mitra (1971), la inversa generalizada de Moore-Penrose nos da una solución de mínimos cuadrados del sistema de ecuaciones considerado. La solución es única porque al mismo tiempo es una solución de norma mínima.

RESULTADOS

Variabilidad genética y heredabilidad en el sentido amplio en NSS

Los análisis de líneas S1, para la población NSS (Cuadro 1) mostraron diferencias altamente significativas para todos los caracteres evaluados.

La interacción genotipo x medio ambiente fue significativa al 5% para días a la flor y humedad de granos, y altamente significativa (1 %,) para altura de plantas en la NSS.

Los análisis de las líneas S2 (Cuadro 2) mostraron mayor interacción de genotipos x medio ambiente que lo ocurrido para las S1 (Cuadro 1). La heredabilidad en el sentido amplio fue computada para NSS (Cuadro 3) notándose una buena precisión para sus estimados. En cada caso la heredabilidad se consideraba significativa por exceder dos veces o más sus desviaciones estándares (Hallauer y Miranda 1988). Los estimados de heredabilidad obtenidos de la regresión progenie-progenitor, fueron más bajos que los computados a partir de las líneas S1.

Cuadro 1. Información relevante de los análisis de varianza de líneas s1 (cuadrados medios) para la población NSS.

Fuentes de Variación	G.L.	Rendimiento Grano (Mg/ha)	% plantas No Acamadas (x 100)	Días a Flor.	Altura Planta (cm)	Altura Mazorca (cm)	Humedad Grano (%)
S1 (Bloques)	72	1,795 **	,024 **	14,166 **	536,0 **	318,7 **	3,841 **
Loc x S1	72	,652NS	,099NS	2,357 **	101,25*	75,7NS	1,602 **
Error	144	,805	,0125	1,179	71,67	89,538	,979
C.V. (%)		10,29	13,30	1,46	3,87	8,63	6,17
Error (Mead)	72	,337	,020	,617	73,62	90,434	,606
Error (Linc)	72	,682	,0051	1,742	69,71	88,640	1,352
F		2,02	3,92	2,82	1,06	1,02	2,23
Media (Combinado)		6,935	,842	74,25	218,65	109,65	16,04
Media (Mead)		5,25	,76	74,08	218,33	108,66	16,22
Media (Lincln)		8,614	,92	74,43	218,98	110,63	15,87

*, ** = variabilidad significativa a las probabilidades de 5% y 1%, respectivamente.
NS = variabilidad no significativa al nivel de probabilidades del 5%.

Cuadro 2. Información relevante de los análisis de varianza de las s2 (cuadrados medios) sobre localidades (población NSS.).

Fuentes de Variación	G.L.	Rendimiento Grano (Mg/ha)	% Plantas No Acamadas (x 100)	Días a Flor.	Altura Planta (cm)	Altura Mazorca (cm)	Humedad Grano (%)
S1 (Bloques)	72	4,200 **	,0418 **	27,7 **	1244 **	683 **	14,8 *
S2 (S1 Bloque)	80	2,49 **	,0170 **	7,3 **	475 **	298 **	7,07 *
Loc S1	72	,744NS	,0138 *	4,3 **	203 **	136NS	6,3NS
Loc S2(S1)	80	,666 **	,0098NS	1,9NS	74NS	128NS	4,4 **
Error	304	,334	,0106	1,93	87,57	110,3	2,33
C.V.		10,74	12,04	1,83	4,63	10,54	9,70
Error (Mead)	152	,227	,0165	,59	128,61	109,3	,66
Error (Linc)	152	,441	,0046	3,27	46,53	111,4	3,99
F		1,94	3,59	6,01	2,76	1,02	6,0
Medias (Combinado)		5,38	,855	75,77	202,2	99,7	15,72
Medias (Mead)		4,35	,80	74,80	203,1	99,4	15,76
Medias (Lincoln)		6,39	,911	76,74	201,3	99,96	15,69

*, ** = variabilidad significativa al 5% y al 1% de probabilidades de error respectivamente.
NS = variabilidad no significativa al nivel de probabilidades del 5% de probabilidades error.

Cuadro 3. Estimado de heredabilidad (%) en el sentido amplio a partir de progenies s1, regresión progenie-progenitor y sus coeficientes de regresión. Población NSS.

Heredabilidad Calculada de	Rendimiento Grano	Plantas No Acamadas (x 100)	Días a Flor.	Altura Planta	Altura Mazorca	Humedad Grano
Progenies S1	60 _ 15	55 _ 15	83 _ 16	81 _ 16	73 _ 15	58 _ 17
Regresión p-p	42 _ 7	35 _ 5	53 _ 4	39 _ 7	31 _ 7	58 _ 17
Coef. Regresión	,62 _ ,10	,35 _ ,08	,80 _ ,06	,58 _ ,099	,46 _ ,108	,74 _ ,137

Regresión p-p = regresión progenie-progenitor.

División de la variabilidad genética para la población NSS.

Los estimados de δ^2_a , δ^2_d , D1 y δ^2_{aa} fueron computados para la NSS como fue referido en

“Materiales y Métodos”.

Los estimados de δ^2_a para el rendimiento de grano obtenidos a partir de los modelos que estimaban δ^2_a , $\delta^2_a + \delta^2_d$ y $\delta^2_a + D1$ fueron comparables entre si. Los

estimados de D1 obtenidos a partir de los diferentes modelos que los incluían, no fueron muy comparables entre ellos. Los estimados de δ^2_{aa} mostraron bastante concordancia entre ellos, todos eran relativamente altos y negativos, muy probablemente no iguales a cero.

Para plantas no acamadas (Cuadro 4) los estimados de δ^2_a en la NSS estuvieron en el rango de 0,002-0,005 para seis de los ocho modelos probados. Los estimados de δ^2_d resultaron muy similares en tres de los cuatro modelos en los que este fue incluido. No se obtuvieron estimados consistentes para D1 y δ^2_{aa} .

Para la altura de plantas, el modelo que incluyó δ^2_a solamente y $\delta^2_a + \delta^2_d$, dieron resultados parecidos para la NSS. De nuevo, una buena concordancia para δ^2_d se encontró en los modelos que incluían $\delta^2_a + \delta^2_d + \delta^2_{aa}$. La humedad de grano siguió el mismo patrón visto para la altura de plantas en la NSS (Cuadro 4).

En el caso de Días a la Flor (Cuadro 4), seis de los ocho modelos probados dieron resultados muy comparables con los estimados de la varianza aditiva.

Progreso de la selección recurrente entre S1 para NSS

El progreso esperado por ciclo de selección de familias S1, para una presión de selección de 10% fue de 11,4%. Este valor fue calculado como Ganancia = $k\delta^2_a / \sqrt{[\delta^2/e + (\delta^2_{ae} + \delta^2_{de}/4)/e + \delta^2_d/4]}$ dada por Hallauer y Miranda (1988). El valor de δ^2_a fue obtenido del modelo que incluía una sola variable. δ^2 , $\delta^2_{ae} + \delta^2_{de}/4$ y $\delta^2_a + \delta^2_d/4$ fueron igualados a δ^2_e , $\delta^2_{sl.l}$, y δ^2_{s1} . El estimado de progreso por selección se aplica en los próximos ciclos, si las familias son probadas en condiciones ambientales similares a las muestreadas aquí, hasta que la selección, u otra fuerza, afecten la frecuencia de alelos favorables en esta población.

DISCUSION

La detección de variación significativa entre las familias S1 para la población NSS, para todas las características estudiadas sugiere que se puede esperar progreso en la población, seleccionando S1 con base en su rendimiento en grano. También se podrán modificar los otros caracteres si se hace selección para ellos.

Valores de heredabilidad en el sentido amplio para NSS son presentados en el Cuadro 3 ($H^2 = 60 = 15$ y

$42=7$), calculados a partir de los análisis de varianza de S1 y la regresión progenie-progenitor, respectivamente.

En el caso del rendimiento de granos la heredabilidad obtenida e informada por West (1978) fue de 35,1=21,6%.

La estimación de los componentes de la variabilidad genética fue hecho para NSS como fue explicado anteriormente para los seis caracteres estudiados (Cuadro 4). El tener los datos de rendimiento expresados en Mg/ha y no en gramos/planta, nos impidió el comparar nuestros resultados con los resultados de la literatura. El estimado de δ^2_a usado para hacer inferencias en cuanto a rendimiento y progreso de selección fue el obtenido a partir del modelo que estimaba un parámetro (Cuadro 4).

Estimados muy razonables para δ^2_a y δ^2_d fueron obtenidos a partir de los modelos que estimaban $\delta^2_a + \delta^2_d$ para rendimiento. El estimado de varianza aditiva de este modelo y de aquel que estimaba un solo parámetro fueron casi iguales.

Es notable que aún en el caso de días a la flor, donde se obtuvieron estimados consistentes de δ^2_a y δ^2_d para seis de los ocho modelos usados, los estimados para O1 a partir de cuatro modelos en donde se le incluyó dió resultados que eran inconsistentes entre si para esta variable.

La consistencia de los estimados para la mayoría de los parámetros de variabilidad genética para días a la flor sugiere que cuando las covarianzas de los familiares usadas en los modelos dan valores consistentes entre si, el resultado de las matrices usadas para hacer las estimaciones de dichos parámetros, dan resultados que son más consistentes entre si. Sin embargo, los valores para δ^2_d estimados para días a la flor del modelo que estimaba $\delta^2_a + \delta^2_d$ fue alto, 1,23 veces mayor que el estimado de δ^2_a que el parámetro de varianza aditiva obtenido a partir del modelo que estimaba un solo parámetro. Los resultados resumidos en Hallauer y Miranda (1988), muestran que δ^2_d fue, en promedio, tres veces más bajo que el valor de δ^2_a para días a la flor en la población BSSS. El estimado de δ^2_a obtenido en el presente trabajo para esta variable era más pequeño que el valor a más bajo de ese informe (2,68 contra 4,2).

Cuadro 4. Estimados de varianzas genéticas a partir de ocho modelos para seis caracteres estudiados.

Parámetros Incluidos	-----Rend. Grano----- (Mg/ha)				--% Plantas No Acamadas-- (x 102)				-----Altura Plantas----- (cm)			
	a2A	a2D	D1	a2AA	a2A	a2D	D1	a2AA	a2A	a2D	D1	a2AA
a2A+a2D+D1+a2AA	3,681	-1,476	,711	-2,311	,020	-,008	-,006	-,009	165,90	264,00	41,99	-165,20
a2A + a2D + D1	-1,217	2,614	,880		,002	,007	,0003		-184,28	556,44	156,05	
a2A + a2D + a2AA	1,521	,364		-1,314	,0032	,006		-,00078	292,67	155,99		-233,73
a2A + D1 + a2AA	2,005		-,162	-1,542	,011		-,0025	-,0043	465,66		-57,00	-302,73
a2A + a2AA	1,559			-1,299	,004			-,0005	308,92			-217,23
a2A + D1	-,162		,362		,005		-,0010		40,13			45,81
a2A + a2D	,283	,192			,0025	,006			81,78	126,65		
a2A	,310				,003				100,04			
Parámetros Incluidos	-----Altura Mazorca----- (cm)				-----Días a Flor-----				-----Humedad Grano----- (%)			
	a2A	a2D	D1	a2AA	a2A	a2D	D1	a2AA	a2A	a2D	D1	a2AA
a2A+a2D+D1+a2AA	-407,5	532,0	172,0	163,0	14,843	-7,311	-4,138	-5,925	4,487	-3,123	-,820	-2,426
a2A + a2D + D1	-61,96	243,39	59,69		2,286	3,175	-,048		-,555	1,170	,854	
a2A + a2D + a2AA	112,25	89,08		-76,8	2,355	3,329		-,161	2,112	-1,014		-1,284
a2A + D1 + a2AA	196,48		-27,25	-114,0	6,542		-1,396	-2,117	1,040		,351	-,799
a2A + a2AA	121,53			-73,14	2,702			-,022	2,006			-1,326
a2A + D1	36,20		11,47		3,566		-,677		-,083		,622	
a2A + a2D	39,81	80,00			2,203	3,310			,902	-1,183		
a2A	51,20				2,680				,731			

El estimado de δ^2a encontrado en este trabajo para altura de plantas a partir del modelo que estimaba solo un parámetro (Cuadro 4) fue más bajo que el obtenido en los cuatro experimentos resumidos en Hallauer y Miranda (1988) para BSSS. Aún así, ese estimado es comparable con la media de los estimados citados en Hallauer and Miranda (100,4 contra 189,4). La misma situación se encontró para altura de plantas. Nuestro estimado era de 51,20 contra 110,10 y 84,3 para la BSSS (Hallauer y Miranda 1988).

El progreso por ciclo de selección de familias S1 se estimó para NSS. El valor esperado de progreso resultó ser igual a 11,4% de la media de las S1. El progreso alcanzado para los ciclos uno y dos del mismo material fue informado por West (1978). Sus estimados fueron 26,9 y 23,4% respectivamente. Odhiambo y Compton (1989) encontraron que el progreso alcanzado después de cinco ciclos de selección fue 6,7% para cada uno.

Sobre los parámetros de variabilidad genética, en general, los mejores resultados se esperan cuando tenemos valores de covarianzas de familiares que son consistentes con los valores de varianza genética esperados. La consistencia de las covarianzas de familiares entre si, y con los valores de varianza genética

esperados pueden ser afectados por causas genéticas y ambientales. La reducción, de al menos, parte, de ambos efectos en las mencionadas covarianzas puede ser alcanzado por el diseño del experimento.

Un mejoramiento a la metodología usada aquí podría ser la evaluación de solo una familia correspondiente a cada S0 probada. Esto, junto con el uso de tantas familias y generaciones como sea posible manejar, puede dar mejores resultados que muestrear la variación entre familias S1, como se hizo en este trabajo. La ventaja del esquema propuesto es que se le aplica igual peso a las varianzas observadas de las diferentes generaciones.

En general, los experimentos deben ser manejados uniformemente, para evitar efectos confundidos de genotipos con variables ambientales, cuyo efecto no estamos evaluando.

Las soluciones de mínimos cuadrados obtenidas por el uso de la matriz inversa generalizada de Moore-Penrose, era igual a las soluciones dada por el método de los mínimos cuadrados no ponderados de Mather y Jinks, para cinco de siete modelos en los que aplicaron esos métodos. Para los otros dos casos el método de Mather and Jinks no podía hacer las estimaciones.

CONCLUSIONES

Se detectaron buenas posibilidades de mejorar la población NSS en su rendimiento, con valor esperado de progreso por ciclo de selección de familias S1 de 11,4.

Suficiente variabilidad fue encontrada en todos los caracteres estudiados para NSS.

En general, en la población NSS no encontramos estimados confiables de D1. Por lo tanto no pudimos inferir cual sería el efecto de seleccionar líneas S1 con base en su comportamiento, para una característica en el comportamiento de los cruces de las líneas generadas a partir de esta población.

El uso de la matriz inversa generalizada de Moore-Penrose puede representar un método adecuado para la estimación de los parámetros de variabilidad genética, al menos de las varianzas aditivas y de dominancia, cuando se dispone de un juego de covarianzas de valores consistentes entre ellos mismos.

LITERATURA CITADA

COCKERHAM, C.C. 1961. Implications of genetic variances in a hybrid breeding program. *Crop. Sci.* 1:47-52.

COCKERHAM, C.C. 1963. Estimation of genetic variances. *In* Statistical Genetics and Plant Breeding. Ed. by W.D. Hanson, H.F. Robinson. NAS-NRC. No. 982, pp. 53-94.

COCKERHAM, C.C. 1983. Covariance of relatives from self-fertilization. *Crop. Sci.* 23:1177-1180.

COORS, J.G. 1988. Response to four cycles of combined half-sib and S1 family selection in maize. *Crop Sci* 28:891-896.

DUDLEY, J.W.; MOLL, R.H. 1969. Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variances in plant breeding. *Crop. Sci.* 9:257-262.

FALCONER, D.S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. 2nd Ed. Longman: New York.

HALLAUER, AR.; MIRANDA, J.B. 1988. Quantitative Genetics in Maize Breeding. 2nd Ed. ISU Press: Ames.

HORNER, T. W.; WEBER, C.W. 1956. Theoretical and experimental study of self-fertilized populations, *Biometrics* 12:404-414.

MOLL, R.H.; SMITH, O.S. 1971. Genetic variances and selection responses in an advanced generation of a hybrid of widely divergent populations of maize. *Crop. Sci.* 21:387-391.

ODHIAMBO, M.D.; COMPTON, W.A. 1989. Five cycles of replicated S1 vs. reciprocal full-sib index selection in maize. *Crop. Sci.* 29:314-319.

RAO, C.R.; MITRA, S.K. 1971. Generalized Inverse of Matrices and its Applications. John Wiley & Sons: New York.

SMITH, J.D.; KINMAN, M.L 1965. The use of parent-offspring regression as a estimator of heritability. *Crop. Sci.* 4:595-596.

TANNER, AH.; SMITH, O.S. 1987. Comparison of half-sib and S1 recurrent selection in the Krug yellow Dent maize populations. *Crop. Sci.* 27:509-513.

WEST, D.R. 1978. Indirect Response of S1 per se and Reciprocal Full-Sib Selection to Plant Populations Density in Corn. PhD Thesis, Univ. of Nebraska-Lincoln.

WEST, D.R.; COMTON, W.A.; THOMAS, M.A. 1980. A comparison of replicated S1 per se vs. reciprocal full-sib index selection in corn *Crop. Sci.* 20:35-42.