

INFORMACION GENETICA DERIVADA UTILIZANDO EL MODELO GARDNER- EBERHART PARA MEDIAS GENERACIONALES*

Charles O. Gardner**

INTRODUCCION

México es rico en recursos naturales y humanos. No existe país que tenga recursos genéticos vegetales más valiosos que México, particularmente en maíz y frijol, y aún en otros cultivos. Mi gran interés en el germoplasma de maíz de este país se originó al principio de los sesentas. De hecho, el trabajo descrito en este artículo fue generado por este interés y dos de mis primeros artículos fueron traducidos al español (1965-1966).

Aunque los genetistas que cultivan la ingeniería genética ("genetic engineering"), están logrando avances substanciales en su habilidad para entender y manipular genes en los vegetales, creo que estas técnicas nuevas, en desarrollo, no resolverán todos los problemas en el mejoramiento de las plantas. Los fitomejoradores son también "ingenieros en genética". Ellos conjugan grupos de genes de tal forma que maximizan la producción de los cultivos. Este trabajo requiere de asegurar la

* Trabajo presentado en el IX Congreso Nacional de la SOMEFI. 1982. UAAAN, Buenavista, Saltillo, Coahuila.

** C.O. Gardner es Foundation Profesor de la Universidad de Nebraska, Lincoln Nebraska, E.E.U.U.A.A.

Traducción: Dr. José Espinoza Velázquez, Maestro Investigador de la UAAAN.

disponibilidad de la materia prima que necesitarán los futuros fitomejoradores, por lo que es de capital importancia que colectemos y preservemos los vastos recursos genéticos vegetales de México antes de que desaparezcan.

Hay cuatro pasos importantes en la colección y uso de estos recursos genéticos: 1) colección, 2) evaluación, 3) preservación, y 4) utilización. Todos son extremadamente importantes en este campo, pero trataré en este artículo los temas de evaluación y utilización. Las colecciones de germoplasmas almacenados en bancos nacionales y mantenidos bajo condiciones ideales son de poca utilidad mientras no son evaluados y utilizados en programas de fitomejoramiento. Cada colección puede ser evaluada por si misma, pero con frecuencia se requiere conocer las interrelaciones entre colecciones. El modelo Gardner Eberhart (1966) fue desarrollado para obtener un mejor entendimiento de cruas dialélicas entre variedades de maíz de polinización libre. Sin embargo, con la inclusión de otra clase de parientes (grados de parentezco entre individuos o grupos de individuos) se ha encontrado que puede obtenerse más información genética con este modelo, lo que aumenta las posibilidades para hacer decisiones correctas con relación a la formación de fuentes germoplásmicas.

Baker (1978) compara diferentes modelos sólo para las cruas dialélicas y muestra las interpretaciones genéticas de otros en términos del análisis conocido como III del Modelo Gardner y Eberhart (1966). La tendencia general es desarrollar

únicamente las cruzas dialélicas y usar uno de los cuatro métodos de Griffing. Cuando los progenitores están incluidos en el dialélico, Griffing asigna un efecto de aptitud combinatoria específica que se refiere a una línea consigo misma, lo cual es genéticamente ilógico. El modelo Gardner-Eberhart evita esta situación y proporciona la estimación de más parámetros lógicos. Aún cuando los análisis de varianza son los mismos.

Ventajas del Modelo Gardner-Eberhart

1. El modelo es completamente general: a) se aplica a cualquier carácter cuantitativo, sea morfológico, agronómico, fisiológico o bioquímico, b) se puede aplicar a cualquier grupo de progenitores y los descendientes derivados de ellos (variedades de polinización libre, líneas endogámicas o variedades de apareamiento mixto), c) el número de progenitores puede variar desde dos hasta los que puedan manejarse convenientemente.

2. Las suposiciones involucradas son pocas. Para las interpretaciones genéticas, se supone que los progenitores poseen el mismo grado de endogamia.

3. La información genética que puede obtenerse es mayor que la de otros modelos genéticos por la inclusión de parientes adicionales a las cruzas dialélicas.

4. Se pueden incluir los progenitores y sus cruzas en cualquier clase de generaciones.

a). Progenitores

y_k

b). Progenitores autofecundados
(cuando no sean homocigóticos)

y_k^s

c). Cruzas A x B	$Y_{kk'}$
d). Cruzas autofecundadas	$Y_{kk'}^S$
e). Apareamiento Aleatorio de Cruzas	$Y_{kk'}^r$
f). Retrocruzas (AxB) x A	$Y_{kk'.k}$
g). Cruzas de tres variedades (AxB) x A	$Y_{kk'.k''}$
h). Cruzas dobles (AxB) x (CxD)	$Y_{kk'.k''k'''}$
i). Retrocruzas Autofecundadas	$Y_{kk''.k}^S$
j). Otros	

5. No es necesario incluir todos los casos (generaciones) enlistados en el punto anterior. Aún los progenitores pueden excluirse, lo cual es muy deseable en el caso de líneas endogámicas de maíz debido a su pobre vigor y la alta magnitud de la interacción genotipo-ambiente. Los parámetros genéticos a estimar se determinan por la clase de generaciones utilizadas.

6. Los efectos genéticos que pueden ser estimados para cada progenitor y craza son:

a) Efectos acumulativos aditivos	a_k
b) Efectos acumulativos de dominancia intra-varietal	d_k
c) Efectos acumulativos de heterosis inter-varietal	$h_{kk'}$
d) Efectos acumulativos de epistasis aditiva x aditiva inter-varietal	$aa_{kk'}$

7. Si se desea, la heterosis puede subdividirse en heterosis promedio ($\bar{h}$), heterosis de línea o variedad (h_k), y hete-

rosis específica ($s_{kk'}$). Sin embargo, para esto se requiere usar cuando menos cuatro progenitores.

8. Se pueden estimar los efectos maternos y recíprocos no maternos, y Carbonell, et al. (1982) indican cómo estimar efectos ligados al sexo.

9. Se puede calcular la proporción de la varianza genética total entre medias por generación, debida a los efectos mencionados arriba. Además, la proporción debida a las desviaciones del modelo pueden atribuirse a tipos de epistasis dominante o a efectos de ligamiento.

10. Los efectos genéticos (parámetros) estimados pueden utilizarse para predecir el comportamiento de:

- a. Cruzas simples
- b. Cruzas de tres variedades
- c. Cruzas dobles
- d. Sintéticos de progenitores múltiples

11. Los efectos de heterosis sirven como indicadores de la diversidad genética y proporcionan las bases para la formación de fuentes germoplasmicas. Para formar una sola fuente germoplásmica, se pueden escoger aquellos progenitores que proporcionen una media de expresión alta, gran variabilidad genética, y altas ganancias esperadas al practicar selección recurrente. Para formar dos fuentes germoplásmicas con el propósito de programas de selección recíproca recurrente es importante escoger los progenitores para cada fuente con los que pudieran proporcionar medias altas, máxima heterosis interpoblacional,

y altas ganancias en la selección recíproca recurrente.

12. El modelo puede usarse para evaluar el progreso en programas de selección recurrente. Se pueden usar como progenitores compuestos de diferentes ciclos de selección. Modificaciones de Hammond y Gardner (1974) y de Smith (1979), toman en cuenta cambios en las frecuencias génicas y en la endogamia que pudieran haber ocurrido durante el proceso de selección.

13. Utilizando computadoras electrónicas modernas, es relativamente fácil estimar los parámetros genéticos y la subdivisión de la varianza genética entre las medias generacionales. Puede usarse cualquier programa de regresión múltiple o un programa de cuadrados mínimos generales. No son necesarios programas especiales, aunque nosotros hemos desarrollado uno que calcula las esperanzas de los parámetros por cada generación poblacional consideradas en el experimento. Debido a su complejidad este programa sería de utilidad a los usuarios expertos en computación.

Análisis de Varianza y Estimación de Parámetros Genéticos

Cada media generacional (Y) es una función de los parámetros genéticos definidos arriba:

$$Y = f(a_k, d_k, h_{kk'}, aa_{kk'}).$$

Los coeficientes de los parámetros varían dependiendo del tipo de parientes utilizados. Por ejemplo, la cruce entre el progenitor y el progenitor k' se escribe como:

$$Y_{kk'} = \mu + \frac{1}{2} (a_k + a_{k'}) + \frac{1}{2} (d_k + d_{k'}) + h_{kk'} + aa_{kk'}.$$

Si los progenitores son homocigóticos, los términos d_k y $d_{k'}$ se eliminan del modelo. La ecuación anterior se puede expresar en términos de regresión múltiple, como sigue:

$$Y_{kk'} = \beta_0 X_0 + \beta_1 X_1 + \frac{1}{2} \beta_2 X_2 + \frac{1}{2} \beta_3 X_3 + \frac{1}{2} \beta_4 X_4 +$$

$$\beta_5 X_5 + \beta_6 X_6 = \sum_{i=0}^6 \beta_i X_i$$

donde las B's son los parámetros genéticos (coeficientes de regresión) y las X's son los coeficientes apropiados para cada parámetro genético en cada media.

Es relativamente fácil obtener las esperanzas para cada media utilizando fórmulas de Gardner-Eberhart (1966). La única restricción es $\sum_k a_k = 0$, y a menos que el término ($h_{kk'}$) sea subdividido como $h_{kk'} = \bar{h} + h_k + h_{k'} + s_{kk'}$,

se requerirán las restricciones siguientes:

$$\sum_k h_k = 0 \text{ y } \sum_k s_{kk'} = \sum_{k'<k} s_{k'kk'} = \sum_{k'<k} s_{kk'k'} = 0$$

El experimento más simple involucra a dos progenitores y sus respectivos parientes. Sus esperanzas se obtienen como sigue:

G E N E R A C I O N	Sim.	$\bar{X}$	μ	Coeficientes de los parámetros genéticos				
				a_1	d_1	d_2	h_{12}	aa_{12}
Progenitor 1	P_1	Y_1	1	1	1	0	0	0
Progenitor 2	P_2	Y_2	1	-1	0	1	0	0
Cruza 1 x 2	C_{12}	Y_{12}	1	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	1	1
Progenitor 1 autofecundado	PS_1	Y_1^S	1	1	$\frac{1}{2}$		0	0
Progenitor 2 autofecundado	PS_2	Y_2^S	1	-1		$\frac{1}{2}$	0	0
Cruza 1 x 2 autofecundado	CS_{12}	Y_{12}^S	1	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	1
Cruza 1 x 2 apareamiento aleatorio	Cr_{12}	Y_{12}^r	1	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	1
Retrocruza al Progenitor 1	B_1	$Y_{12.1}$	1	$\frac{1}{2}$	3/4	1/4	$\frac{1}{2}$	3/4
Retrocruza al Progenitor 2	B_2	$Y_{12.2}$	1	$-\frac{1}{2}$	1/4	3/4	$\frac{1}{2}$	3/4
Retrocruza ($F_1 \times P_1$) autofecundado	BS_1	$Y_{12.1}^S$	1	$\frac{1}{2}$	3/8	1/8	1/4	3/4
Retrocruza ($F_1 \times P_2$) autofecundado	BS_2	$Y_{12.2}^S$	1	$-\frac{1}{2}$	1/8	3/8	1/4	3/4

Sim = símbolo
 $\bar{X}$ = media

Las esperanzas para un dialélico con 4 progenitores se presentan en la Tabla 1. En la columna de la izquierda aparece el vector de medias. La hilera superior presenta el vector de parámetros genéticos (coeficientes de regresión). La matriz de coeficientes (valores de X) se ofrecen en el cuerpo de la tabla en la intersección entre valores de Y y los parámetros genéticos.

En notación matricial:

Sea Y la columna vector de medias generacionales (valores de Y), X sea la matriz de coeficientes (valores de X), y B' la hilera vector de parámetros genéticos.

Tabla 1. Coeficientes esperados de los parámetros genéticos para 4 progenitores y sus progenies derivados.

Generación poblacional	μ	Parámetros Genéticos																		
		a_k			d_k				$h_{kk'}$						$aa_{kk'}$					
		1	2	3	1	2	3	4	12	13	14	23	24	34	12	13	14	23	24	34
Padres																				
Y_1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Y_2	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Y_3	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Y_4	1	-1	-1	-1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cruzas																				
Y_{12}	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$		$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Y_{13}	1	$\frac{1}{2}$		$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Y_{14}	1	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Y_{23}	1		$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Y_{24}	1	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Y_{34}	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Progenitores autofecundados																				
Y_1^S	1	1	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Y_2^S	1	0	1	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Y_3^S	1	0	0	1	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Y_4^S	1	-1	-1	-1	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cruzas autofecundadas																				
Y_{12}^S	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Y_{13}^S	1	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Y_{14}^S	1	0	$-\frac{1}{2}$	$-\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	0	0	$\frac{1}{4}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Y_{23}^S	1	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	1	0
Y_{24}^S	1	$-\frac{1}{2}$	0	$-\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	1
Y_{34}^S	1	$-\frac{1}{2}$	$-\frac{1}{2}$	0	0	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	0	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	1
Cruzas, apareamiento aleatorio																				
Y_{12}^r	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Y_{13}^r	1	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Y_{14}^r	1	0	$-\frac{1}{2}$	$-\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Y_{23}^r	1	0	$-\frac{1}{2}$	$-\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	1	0
Y_{24}^r	1	$-\frac{1}{2}$	0	$-\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	1
Y_{34}^r	1	$-\frac{1}{2}$	$-\frac{1}{2}$	0	0	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	1

Continúa...

Tabla 1. Continuación.....

Generación poblacional	Parámetros Genéticos																			
	μ	a_k			d_k				$h_{kk'}$						$aa_{kk'}$					
		1	2	3	1	2	3	4	12	13	14	23	24	34	12	13	14	23	24	34
Retrocruzas																				
$Y_{12 \cdot 1}$	1	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$	0	0	0	0	0
$Y_{12 \cdot 2}$	1	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$	0	0	0	0	0
$Y_{13 \cdot 1}$	1	$\frac{3}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$	0	0	0	0
$Y_{13 \cdot 3}$	1	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{3}{4}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$	0	0	0	0
$Y_{14 \cdot 1}$	1	$\frac{1}{2}$	$-\frac{1}{4}$	$-\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$	0	0	$\frac{1}{4}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$	0	0
$Y_{14 \cdot 4}$	1	$-\frac{1}{2}$	$-\frac{3}{4}$	$-\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	0	$\frac{3}{4}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$	0	0
$Y_{23 \cdot 2}$	1	0	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$	0	0
$Y_{23 \cdot 3}$	1	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$	0	0
$Y_{24 \cdot 2}$	1	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$-\frac{1}{4}$	0	$\frac{3}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$	0
$Y_{24 \cdot 4}$	1	$-\frac{3}{4}$	$-\frac{1}{2}$	$-\frac{3}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{3}{4}$	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$	0
$Y_{34 \cdot 3}$	1	$-\frac{1}{4}$	$-\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$
$Y_{34 \cdot 4}$	1	$-\frac{3}{4}$	$-\frac{3}{4}$	$-\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$	0	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	$\frac{3}{4}$
Cruzas de tres variedades (ejemplo)																				
$Y_{12 \cdot 3}$	1	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{4}$	0	0
Cruzas dobles (ejemplo)																				
$Y_{12 \cdot 34}$	1	0	0	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$

Para resolver para los valores de B (parámetros genéticos), utilizamos:

$$B = [X'X]^{-1} [X'Y].$$

$X'X$ es la suma de cuadrados y productos cruzados de los valores de X.

$X'Y$ es la suma de productos cruzados de las X con las Y.

La suma de cuadrados para cualquier grupo de parámetros se obtiene por:

$$B' [X'Y] = B'G$$

como se estableció en los artículos publicados en la revista Biometrics, 1966.

Este no es un procedimiento complicado, sin embargo para dialélicos más grandes se requiere de programas de cómputo para regresión múltiple o mínimos cuadrados generalizados. Un dialélico con 4 progenitores requiere invertir una matriz 20 x 20 cuando los padres son heterocigóticos y una de 16 x 16 cuando los padres son homocigóticos. Si se omitiera la epistasis del tipo aditivo por aditivo y con padres homocigóticos, la matriz se reduce a una 10 x 10, la cual es todavía muy grande para manejar en una computadora de bolsillo.

El ajuste a modelos sucesivamente más complejos, proporciona las bases para calcular las sumas de cuadrados atribuibles a cada clase de parámetros, como sigue:

<u>Grupo de parámetros</u>	<u>Suma de cuadrados</u>
μ, a	$(B'G)_1$
μ, a, d	$(B'G)_2$
μ, a, d, h	$(B'G)_3$
μ, a, d, h, aa	$(B'G)_4$
<u>Suma de cuadrados debida a</u>	<u>Cálculo</u>
a	$(B'G)_1$ - Factor de corrección
d/a	$(B'G)_2 - (B'G)_1$
$h/a, d$	$(B'G)_3 - (B'G)_2$
$aa/a, d, h$	$(B'G)_4 - (B'G)_3$

Es posible subdividir los efectos de la heterosis como

$$h_{kk'} = \bar{h} + h_k + h_{k'} + s_{kk'}$$

donde $h_{kk'}$ es el valor estimado de la heterosis cuando se cruzan los padres k y k' ; $\bar{h}$ es la heterosis promedio de todas las cruzas; h_k y $h_{k'}$ son los efectos de la heterosis de la variedad progenitor o de la línea; y $s_{kk'}$ es el efecto de la heterosis específica de la craza entre el progenitor k x progenitor k' .

Las esperanzas para la subdivisión de la heterosis en un dialélico de 4 progenitores aparece en la Tabla 2. Estos simplemente pueden substituir a $h_{kk'}$ en la Tabla 1 para estimar los efectos $\bar{h}$, h_k y $s_{kk'}$. Para separar la suma de cuadrados de heterosis, se requieren los dos modelos adicionales siguientes:

Tabla 2. Matriz de coeficientes de parámetros genéticos esperados para cada término de la heterosis en una cruz dialélica con 4 progenitores.

Heterosis (términos)	Parámetros genéticos*					
$h_{kk'}$	$\bar{h}$	h_1	h_2	h_3	s_{12}	s_{13}
h_{12}	1	1	1	0	1	0
h_{13}	1	1	0	1	0	1
h_{14}	1	-0	-1	-1	-1	-1
h_{23}	1	0	1	1	-1	-1
h_{24}	1	-1	0	-1	0	1
h_{34}	1	-1	-1	0	1	0

*Nótese que: $h_4 = -h_1 - h_2 - h_3$, entonces $h_k = 0$

$$y \quad s_{14} = -s_{12} - s_{13}, \quad s_{23} = -s_{12} - s_{13}, \quad s_{24} = s_{13} \quad y$$

$$s_{34} = s_{12}$$

para hacer que: $k s_{kk'} = k s_{kk'} = k k', s_{kk'} = 0$

Obviamente las restricciones sugieren que la subdivisión de $h_{kk'}$ deberá hacerse con dialélicos grandes.

Tabla 3. Forma general para el análisis de varianza de g poblaciones-generaciones probadas en r repeticiones en cada e ambientes.

Fuente	g.l.	Suma Cuadrados	Cuadrados Medios
Ambientes (E)	(1)	s_e	M_e
Repeticiones en ambientes (R/E)	$e(r-1)$	$s_{r/e}$	M_r
Generaciones (G)	$(g-1)$	s_g	M_g
G x E	$(g-1)(e-1)$	s_{ge}	M_{ge}
Error experimental	$e(r-1)(g-1)$	s_{ee}	M_{ee}

<u>Grupo de parámetros</u>	<u>Suma de cuadrados</u>
$\mu, a, d, \bar{h}$	$(B'G)_5$
$\mu, a, d, \bar{h}, h_k$	$(B'G)_6$
<u>Suma de cuadrados debida a</u>	<u>Cálculo</u>
$\bar{h}/a, d$	$(B'G)_5 - (B'G)_2$
$h_k/a, d, \bar{h}$	$(B'G)_6 - (B'G)_5$
$s_{kk'}/a, d, \bar{h}, h_k$	$(B'G)_3 - (B'G)_6$

La forma anterior del análisis de varianza para g generaciones probadas en r repeticiones en cada uno de e ambientes se presenta en la Tabla 3. La forma del ANVA para subdividir la suma de cuadrados total en medias de generaciones y en las proporciones atribuibles a cada uno de las diferentes clases de efectos genicos, se ofrece en la Tabla 4. Se puede calcular la contribución porcentual de cada clase de efectos genicos, así como realizar pruebas de significancia. Si los progenitores son líneas homocigóticas, los términos d_k intra-variedad se omiten del modelo y del ANVA. Dado que las sumas de cuadrados en la Tabla 4 son calculadas de medias con $r \times e$ observaciones, las sumas de cuadrados tomadas de la Tabla 3 y utilizadas en la Tabla 4 deberán ser divididas por la cantidad que resulte de $r \times e$. Una alternativa pudiera ser la de multiplicar por $r \times e$ las sumas de cuadrados subdivididas para efectos de los genes en la Tabla 4 y luego utilizarlas en la Tabla 3.

RESULTADOS

El modelo descrito ha sido utilizado para analizar varios grupos de datos los cuales han variado en cuanto al número de progenitores (de 2 a 13), clase de generaciones y parámetros

Tabla 4. Forma general de la subdivisión de la suma de cuadrados total entre las medias generaciones en las porciones atribuibles a los diferentes tipos de efectos génicos.

Fuente	Suma de cuadrados	Cálculo
Medias generacionales	s_g^*	$(s_g/re)=TSS-CF$
Aditiva (a_k)	s_a	$(B'G)_1-CF$
Dominancia (intra-varietal d_k)	s_d	$(B'G)_2-(B'G)_1$
Heterosis (entre-variedades $h_{kk'}$)	s_h	$(B'G)_3-(B'G)_2$
Heterosis promedio ($\bar{h}$)	$s_{\bar{h}}$	$(E'G)_5-(B'G)_2$
Heterosis varietal (h_k)	s_{hk}	$(B'G)_6-(B'G)_5$
Heterosis específica ($s_{kk'}$)	$s_{s_{kk'}}$	$(B'G)_3-(B'G)_6$
Epistasia aditiva x aditiva (inter-varietal $aa_{kk'}$)	s_{aa}	$(B'G)_4-(B'G)_3$
Desviaciones del modelo (add, dd, li-gamiento)	s_{dev}	La diferencia
Generaciones x ambientes	s_{ge}^*	S_{ge}/re
Error experimental	s_{ee}^*	s_{ee}/re

* El factor de correlación (CF) y la suma de cuadrados total (TSS) son calculados utilizando las medias de generaciones.

s_g , s_{ge} y s_{ee} en la Tabla 3 debe dividirse por el valor re (número de observaciones por media) para hacerlos comparables con valores calculados utilizando medias.

genéticos que pueden ser estimados. Se han utilizado como progenitores tanto líneas homocigóticas como poblaciones de polinización abierta (variedades, variedades sintéticas, compuestos, etc.). En algunos casos solo se tuvieron disponibles las cruzas dialélicas (sin las recíprocas) y los progenitores. En algunos otros se han desarrollado muchas clases diferentes de parientes e incluidos en el experimento. La población original así como diferentes ciclos de selección se han utilizado para evaluar el progreso de los programas de selección recurrente (Smith, 1979). A continuación se presentan algunos ejemplos para ilustrar las clases de información obtenidas.

Gardner (1965) examinó información de seis variedades de maíz y sus cruzas dialélicas y presentó un método simplificado para estimar los parámetros genéticos a partir de las medias. El análisis de varianza es el mismo que el Método 2 de Griffing (1956); sin embargo los parámetros estimados son diferentes. La aptitud combinatoria específica de una línea consigo misma. (un concepto genéticamente ilógico) es eliminado en el Modelo Gardner-Eberhart y los términos de heterosis son subdivididos en los efectos de heterosis promedio ($\bar{h}$), heterosis de la variedad (h_k), y heterosis específica (s_{kk}), todos los cuales pueden ser calculados a mano. Baker (1978) muestra la relación entre el método 2 de Griffing y el análisis III de Gardner-Eberhart.

Gardner y Paterniani (1967) publicaron los resultados de un dialélico de 6 progenitores (variedades de polinización libre), sin cruzas recíprocas pero con la inclusión de generacio-

nes F_2 (plantas F_1 apareadas al azar), y las retrocruzas de cada F_1 hacia sus dos progenitores. Los resultados se muestran en la Tabla 5. Los efectos de homocigotes (a_k) y los de heterocigotes (d_k) dentro de variedades no pudieron ser separados debido a la carencia de progenitores o cruzas autofecundadas; todos estos juntos representaron el 69.4% de la variación total entre medias. La heterosis intervarietal, debida a frecuencias génicas diferentes entre progenitores y la dominancia de los genes que controlan el rendimiento reclamaron el 17.4% de la variación, aunque en la subdivisión, la heterosis promedio ($\bar{h}$) fue la única estadísticamente significativa. La epistasis aditiva x aditiva representó el 4.5%, y las desviaciones debidas a los tipos de epistasis de dominancia y/o ligamiento, explicaron el 8.8%.

Castro et al. (1968) usaron cinco progenitores (variedades de polinización libre, cada una representante de un grupo racial diferente), sus cruzas dialélicas sin recíprocas, cruzas autofecundadas y los progenitores, así como las progenies producidas por apareamiento aleatorio dentro de las cruzas. Los resultados se muestran en la Tabla 6. Estos datos no permitieron la separación de los efectos de epistasis aditiva x aditiva de aquellos de epistasis de tipos de dominancia, ni de los efectos de ligamiento; sin embargo, éstos fueron muy pequeños en comparación con los efectos de a_k y d_k , los cuales representaron el 90% de la variación total entre medias. La heterosis representó sólo un 6.5%. Estos resultados sugieren una vasta variabilidad dentro de variedades pero pequeñas diferencias relativas

Tabla 5. Análisis de varianza para producción de grano de 6 variedades de maíz (progenitores) y diferentes generaciones de sus cruzas (Gardner y Paterniani, 1965).

Fuente	g.l.	% del total de la variación entre medias
Poblaciones-generaciones	65	100
Efectos varietales (v_k) ⁺	5	69.4**
Heterosis ($h_{kk'}$)	15	17.4**
$\bar{h}$	1	10.8**
h_k	5	2.9
$s_{kk'}$	9	3.7
Epistasis aa	15	4.5
Desviaciones	30	8.8

⁺ $v_k = a_k + (d_k - \bar{d})$. La falta de autofecundación no permitió separar a_k de d_k .

Tabla 6. Análisis de varianza para producción de mazorca de 5 variedades de maíz (progenitores), y diferentes generaciones de sus cruzas (Castro, et al., 1968).

Fuente	g.l.	% de la variación entre medias
Poblaciones-generaciones	38	100
a_k	4	39.2**
d_k	5	52.4**
$h_{kk'}$	10	6.5**
$\bar{h}$	1	5.1**
h_k	4	1.1
$s_{kk'}$	5	0.3
Desviaciones	19	1.8

entre variedades con relación a las frecuencias génicas que controlan el rendimiento.

Johnson y Gardner (1974, sin publicar) utilizaron 13 líneas endogámicas de maíz como progenitores, sus 78 cruzas simples directas (no recíprocas), la progenie de autofecundación de cruzas simples, y un grupo balanceado de híbridos de tres líneas y dobles. Los resultados se presentan en la Tabla 7. Cuando se incluyeron progenitores endogámicos, se obtuvo heterosis considerable, representando casi un 90% de la variación total entre medias. La heterosis promedio representó el 83.5%; la heterosis de líneas un 2.3% y la heterosis específica un 4.0%. Con excepción de los de desviaciones, todos los efectos resultaron significativos; también se observó que los efectos aditivos, la heterosis específica y la epistasis aditiva x aditiva tuvieron aproximadamente la misma magnitud de variación.

Martín y Gardner (1976, sin publicar) utilizaron grupos aleatorios de líneas derivadas de la variedad Hays Golden y de dos poblaciones mejoradas por el método de selección masal para estudiar la estructura genética de las poblaciones antes y después de la selección. Grupos de 4 líneas se utilizaron para generar todas las cruzas simples, de tres líneas y dobles. Se evaluaron varios de los grupos de cada una de las tres poblaciones y los resultados agrupados se muestran en la Tabla 8. Se observaron pequeñas diferencias entre las tres poblaciones con respecto a la contribución a la varianza total entre medias; sin embargo, la variación total fue menor en las poblaciones seleccionadas. La contribución de los efectos a la varianza

Tabla 7. Análisis de varianza para producción de grano de 13 líneas de maíz (progenitores), e híbridos desarrollados a partir de ellas (Johnson y Gardner, sin publicar).

Fuente	g.l.	% del total de la variación incluyendo padres	entre medias omitiendo $\bar{h}$
población-generación	283	100	100
a_k	12	4.4**	26.7**
$h_{kk'}$	78	89.9**	
$\bar{h}$	1	83.5**	
h_k	62	2.3**	14.1**
$s_{kk'}$	65	4.0**	24.6**
$aa_{kk'}$	78	3.3**	19.8**
Desviaciones	115	2.4	14.8

Tabla 8. Análisis de varianza para producción de grano de híbridos de maíz, originados por la combinación de líneas derivadas al azar de poblaciones originales y mejoradas (Martin y Gardner, sin publicar).

Fuente	% de la variación total Hays Golden	entre medias C-9	I-9
Híbridos	100	100	100
a_k	41	41	43
$h_{kk'}$	8	8	13
$aa_{kk'}$	21	19	20
	30	32	24

Hays-Golden = población original, C-9 = nueve ciclos de selección masal para alto rendimiento de grano, I-9 = nueve ciclos de selección masal como en C-9 pero las semillas fueron irradiadas en el ciclo 0 y ciclo 2 con neutrones termales.

total entre medias de híbridos fue como sigue: genes aditivos de 41 a 43%, dominancia (heterosis) de 8 a 13%, epistasis aditiva x aditiva de 19 a 21%, y epistasis de tipos de dominancia y/o ligamiento (desviaciones) fue de 24 a 32%. Si se eliminara la heterosis promedio del análisis de Johnson y Gardner, el porcentaje para los efectos aditivos sería de 26.7, 38.7 para efectos de dominancia, 19.8 para epistasis aditiva x aditiva y 14.8 para epistasis de tipos de dominancia y/o ligamiento.

Los datos proporcionados por los estudios en maíz indican evidencias claras de efectos epistáticos involucrados en el rendimiento de maíces híbridos, productos de líneas endocriadas. Estos efectos son menos evidentes cuando los progenitores de los híbridos son variedades.

Hooks et al. (1971) analizaron un dialélico de 7 líneas que incluyó las cruzas recíprocas y los progenitores en Ricinus communis L. En este caso se incluyeron en el Modelo, los efectos maternos y los recíprocos no-maternos. Los resultados se presentan en la Tabla 9. En el experimento se apreció una alta heterosis, mucha de la cual fue heterosis promedio (diferencia entre padres e híbridos). También se detectaron grandes efectos maternos, aunque fueron estadísticamente no significativos. Los efectos epistáticos no pudieron ser estimados.

Además de determinar el porcentaje de contribución a la variación entre medias generacionales de las diferentes clases de efectos de los genes, el análisis de cuadrados mínimos o de regresión, también proporciona estimadores de los parámetros

Tabla 9. Análisis de varianza para producción de semilla de 7 líneas endogámicas de Ricinus communis, L. (progenitores), y sus cruas directas y recíprocas (Hooks, et al., 1971).

Fuente	g.l.	% de la variación entre medias
poblaciones-generaciones	48	100
a_k	6	25.7
$h_{kk'}$	21	47.2**
$\bar{h}$	1	30.7**
h_k	6	2.2
$s_{kk'}$	14	14.3
Efectos recíprocos	21	27.1
maternal	6	17.8
no maternal	15	9.3

genéticos. Estos son útiles para predecir el comportamiento de cruzas simples, cruzas de tres líneas y cruzas dobles, y aún más importante que esto aquellos pueden usarse para predecir el comportamiento de sintéticos de 2, 3, 4 ó n-líneas (compuestos o fuentes germoplásmicas) formados a partir de los progenitores probados. Además, los parámetros de heterosis son útiles cuando se tiene el propósito de escoger 2 poblaciones o compuestos para utilizarlos en programas de selección recíproca recurrente. Las ecuaciones de predicción son como sigue:

a) Cruzas simples:

$$Y_{kk'} = \mu + \frac{1}{2} (a_k + a_{k'} + d_k + d_{k'}) + h_{kk'} + aa_{kk'}$$

b) Cruzas de tres líneas:

$$\begin{aligned} Y_{kk'.k''} &= \mu + \frac{1}{4} (a_k + a_{k'} + d_k + d_{k'}) + \frac{1}{2} (a_{k''} + d_{k''}) \\ &\quad + \frac{1}{2} (h_{kk''} + h_{k'k''}) + \frac{1}{4} aa_{kk'} \\ &\quad + \frac{1}{2} (aa_{kk''} + aa_{k'k''}) \end{aligned}$$

c) Cruzas dobles:

$$\begin{aligned} Y_{kk'.k''k'''} &= \mu + \frac{1}{4} (a_k + a_{k'} + a_{k''} + a_{k'''} + d_k + d_{k'} \\ &\quad + d_{k''} + d_{k'''}) \\ &\quad + \frac{1}{4} (h_{kk''} + h_{kk'''} + h_{k'k''} + h_{k'k'''}) \\ &\quad + \frac{1}{4} (aa_{kk'} + aa_{kk''} + aa_{kk'''} + aa_{k'k''} + \\ &\quad aa_{k'k'''} + aa_{k''k'''}) \end{aligned}$$

d) Variedad sintética de n-padres (compuesto o fuente germoplásmica) (según Mochizuki, 1970).

$$Y_{123\dots n} = \mu + (1/n) \left(\sum_{k=1}^n a_k + \sum_{k=1}^n d_k \right) + (2/n^2) \left(\sum_{k < k'} h_{kk'} \right)$$

$$k = 1, 2, 3, \dots, n$$

La epistasis se omite de esta ecuación porque las combinaciones de genes no pueden mantenerse bajo apareamiento aleatorio, además de que las evidencias de epistasis en estas fuentes génicas se ha encontrado que no son importantes.

Cuando los progenitores son líneas homocigóticas, los parámetros d se eliminan de estas ecuaciones.

Escogiendo progenitores con el propósito de formar compuestos o fuentes germoplásmicas para usarse en programas de selección recurrente, de utilidad en el mejoramiento de poblaciones como fuentes de nuevas variedades o líneas para híbridos, uno debe pretender una alta media de comportamiento y alta variabilidad genética. Esta última puede conducir a ganancias rápidas por selección y a límites altos de selección. Algunas veces es aconsejable sacrificar algo sobre la media de comportamiento, a cambio de ganancias rápidas y más altos límites de selección. Predecir la media de comportamiento es fácil utilizando los parámetros estimados. La diversidad genética entre dos progenitores la indica una alta heterosis ($h_{kk'}$) y una alta epistasis aditiva x aditiva ($aa_{kk'}$). La diversidad dentro de una población progenitor segregante es indicada por un valor alto de d_k . De esta manera los parámetros $h_{kk'}$, $aa_{kk'}$ y d_k proporcionan indicios de qué tanta variabilidad genética se espera en cual-

quier compuesto formado.

Escogiendo progenitores para dos fuentes germoplásmicas que se van a usar en un programa de selección recíproca recurrente, deberán tomarse aquellas que exhiban alta heterosis y epistasis aditiva x aditiva, con el propósito de maximizar las cruzas interpoblacionales a los híbridos formados utilizando líneas endogámicas de las dos poblaciones.

CONCLUSIONES

El modelo desarrollado inicialmente por Gardner (1965), ampliado por Gardner y Eberhart (1966), y Eberhart y Gardner (1966), y posteriormente por Hammond y Gardner (1974), Smith (1979) y Carbonell et al. (1982), no es tan complicado en su uso como muchos creen. Este puede aplicarse tanto a progenitores homocigóticos como a progenitores de polinización libre omitiendo simplemente los parámetros d_k . Puede aplicarse en cruzas dialélicas, pero puede obtenerse mucha más información genética si se incluyen otras generaciones. Cualquier programa de computo electrónico de regresión múltiple o cuadrados mínimos generalizados proporcionará los análisis requeridos y la estimación de los parámetros, los cuales pueden utilizarse en la toma de decisiones en el mejoramiento de plantas. El modelo es particularmente útil en la evaluación de relaciones inter-poblacionales y para escoger fuentes germoplásmicas que vayan a usarse en programas de mejoramiento poblacional, donde se practicará alguna forma de selección recurrente. El modelo propuesto es en mucho el más general y versátil actualmente disponible, y es aplicable a una amplia gama de casos que involucra una gran variedad de progenitores y sus progenies.

Algumas referencias sobre el modelo Gardner-Eberhart

1965. Statistical genetic theory of means of varieties, variety crosses and related populations. C.O. Gardner. Fitotecnia Latinoamericana 2:11-22 (In Spanish).
1966. Statistical genetic theory and procedures useful in studying varieties and intervarietal crosses in maize. C.O. Gardner and J.H. Lonnquist. In Research Bulletin No. 2. Heterosis in Intervarietal Crosses in Maize, edited by E.J. Wellhausen. CIMMYT. pp. 7-34. (English and Spanish versions).
- Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. C.O. Gardner and S.A. Eberhart. Biometrics 22:439-452.
- A general model for genetic effects. S.A. Eberhart and C.O. Gardner. Biometrics 22:864-881.
1967. A genetic model used to evaluate the breeding potential of open-pollinated varieties of corn. C.O. Gardner and E. Paterniani. Ciencia e Cultura 19:95-101.
- Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis C.O. Gardner. Fitotecnia Latinoamericana 4:1-12
1968. Cumulative gene effects and the nature of heterosis in maize crosses involving genetically diverse races. M. Castro G., C.O. Gardner, and J.H. Lennquist. Crop Science 8:97-101.
- Use of a general model for fixed effects to evaluate breeding potential of populations, strains or lines and to predict performance in advanced generations of hybrid populations. C.O. Gardner. Proc. National Poultry Breeders Roundtable 17:39-64.
1969. Analise de cruzamentos dialelicos entre variedades pelo metodo de Gardner e Eberhart. R. Vencovsky. Rel. Cient. Inst. Genet. (ESALQ-USP) 3:99-111.

1970. Alguns aspectos teoricos e aplicados relativos a cruzamentos dialelicos de variedades. R. Vencovsky. Tese de Liore-Docencia, ESALQ-USP, Piracicaba, Brazil.
1970. Theoretical approach for the choice of parents and their number to develop a highly productive synthetic variety of maize. Noboru Mochizuki. Japanese Journal of Breeding 20:105-109.
1971. Estimates of heterosis from a diallel cross of inbred lines of castors, Ricinus communis L. J.A. Hooks, J. H. Williams and C.O. Gardner. Crop Science 11:652-655.
1972. Determinacao do numero de pos siveis compostos e pares de compostos. R. Vencovsky and J.B. Miranda, Fo. Rel. Cient. Inst. Genet. (ESALQ-USP) 6:120-123.
1973. Predicao da Media de un carater quantitativos em compostos de variedades e cruzamentos de compostos. R. Vencovsky, J.R. Zinsky, N.A. Vello, and C.R.M. Godoi. Fitotechnia Latinoamericana 8:25-28.
1973. Synthesis of composite populations (abstr). R. Vencovsky Genetics 74-284.
1974. Modification of the variety cross diallel model for evaluating eyes of selecction. J.J. Ilammond and C.O. Gardner. Crop Science 14:6-8.

Estimation of genetic parameters from generation means and their use in prediction of hybrid performance in Zea mays L. Carl W. Johnson. Ph.D. Thesis, University of Nebraska (C.O. Gardner, advisor).
1976. Comparison of original and improved maize populations through the use of hybrids derived from sets of random lines. P.R. Martin. Ph.D. thesis, University of Nebraska (C.O. Gardner, advisor).
1978. Issues in diallel analysis. R.J. Baker. Crop Science 18:533-536.

1979. A model for evaluating progress from recurrent selection. O.S. Smith Crop Science 19:223-226.

Application of a modified diallel analysis to evaluate recurrent selection for grain yield of maize. O.S. Smith. Crop Science 19:819-822.

1982. Sex-linked and maternal effects in the Eberhart-Gardner general genetics model. E.A. Carbonell, W.E. Nyquist and A.E. Bell. Biometrics 38: (In press).