



**COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

**CAMPUS MONTECILLO**

**POSTGRADO EN RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD  
GENÉTICA**

**PARÁMETROS GENÉTICOS Y RESPUESTAS A LA  
SELECCIÓN EN LA POBLACIÓN DE MAÍZ ZAC. 58  
ORIGINAL Y EN SU VERSIÓN MEJORADA POR  
SELECCIÓN MASAL**

**JOSÉ LUIS COYAC RODRÍGUEZ**

**T E S I S**

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

**MAESTRO EN CIENCIAS**

**MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO**

**2011**

La presente tesis titulada **PARÁMETROS GENÉTICOS Y RESPUESTAS A LA SELECCIÓN EN LA POBLACIÓN DE MAÍZ ZAC. 58 ORIGINAL Y EN SU VERSIÓN MEJORADA POR SELECCIÓN MASAL** realizada por el alumno **JOSÉ LUIS COYAC RODRÍGUEZ**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS**  
**RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD**  
**GENÉTICA**

**CONSEJO PARTICULAR**

CONSEJERO:



---

**DR. JOSÉ D. MOLINA GALÁN**

ASESOR:



---

**DR. J. JESÚS GARCÍA ZAVALA**

ASESOR:



---

**DR. LUIS M. SERRANO COVARRUBIAS**

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Agosto de 2011

---

**RESUMEN**

Para conocer los parámetros genéticos de una población original de maíz (*Zea mays* L.) y su versión mejorada por selección masal, los cambios producidos en la población por 24 ciclos de selección masal visual estratificada (SMVE), la factibilidad de seguir empleando el mismo método de mejoramiento, y la eficiencia relativa teórica de varios métodos de selección (simples y combinados), se evaluó en cuatro ambientes el rendimiento de grano por planta (RPP) de las variedades de maíz Zac. 58 Original ( $Z_0$ ) y Zac. 58 SM<sub>24</sub> ( $Z_{24}$ ), mediante la combinación de un Diseño de Familias de Medios Hermanos (DFMH) y Familias de Hermanos Completos (FHC). Para formar las familias de este Diseño, cada variedad se sembró en una parcela de 10 surcos de 10 m. Previo a la floración masculina, cada parcela de cada variedad se dividió en dos subparcelas de cinco surcos. En cada subparcela se etiquetaron 100 plantas y se marcaron del 1 al 100; se cubrieron sus jilotes con bolsas de glassine. Se mezcló polen de las 100 plantas de la primera subparcela de  $Z_0$  y se polinizaron las 100 plantas de la segunda subparcela de  $Z_0$ . El polen de cada una de las 100 plantas de la segunda subparcela de  $Z_0$  se llevó al jilote de la planta con el mismo número en la primera subparcela de  $Z_0$ . El mismo procedimiento llevado a cabo en la parcela 1 ( $Z_0$ ) se aplicó en la parcela 2 ( $Z_{24}$ ). La semilla de cada una de las mazorcas cosechadas en la planta 1, 2, 3, ..., 100 de la segunda subparcela de  $Z_0$  constituyó una FMH. La semilla de la mazorca de cada una de las cruza PaP 1x1, 2x2, 3x3, ..., 100x100 constituyó una FHC. Las familias cosechadas en la parcela 1 ( $Z_0$ ) y 2 ( $Z_{24}$ ) se ordenaron de la siguiente forma: 1#, 1x1; 2#, 2x2; 3#, 3x3; ...; 100#, 100x100; donde # significa cruce fraternal. En el total de familias cosechadas fue posible formar 35 parejas de familias (FMH y FHC) en  $Z_0$  y 40 parejas de familias en  $Z_{24}$ . Cada población se consideró como un experimento, los cuales se evaluaron por separado, pero en lotes contiguos, en un diseño de bloques al azar con dos repeticiones en cuatro ambientes. Cada pareja de familia se sorteó dentro de cada experimento, dejando que las dos familias de cada pareja (FMH y FHC) quedaran siempre juntas dentro del bloque, a fin de minimizar la variación ambiental de cada pareja de familias. Se evaluó en dos localidades, Montecillo y Chapingo, Edo. de Méx. En la primera localidad se evaluó en tres años (2007, 2008 y 2009) y en la segunda sólo en uno (2009); se consideró a cada combinación de localidad y año como un ambiente.

Para los análisis combinados se consideró a la combinación de todos los ambientes como el Combinado 1 y a la combinación de tres años en la misma localidad (Montecillo) como el Combinado 2. En todos los ambientes la siembra fue en condiciones de temporal. El rendimiento de mazorca en gramos por planta (RPP) fue la única variable analizada, la cual se obtuvo de dividir el peso seco de las mazorcas de la parcela entre el número de plantas de ésta. Mediante el análisis de varianza por ambiente y combinados, se estimaron los componentes de varianza del diseño estadístico, y a partir de estos se obtuvieron los estimadores de varianza aditiva ( $\sigma_A^2$ ), varianza de dominancia ( $\sigma_D^2$ ), coeficiente de varianza genético-aditiva (C.V.A.), heredabilidad en sentido restringido ( $h^2$ ) y heredabilidad realizada ( $h^2 r$ ), así como la Respuesta esperada a la selección ( $R$ ) de cuatro métodos de selección simple y cuatro de selección combinada. En los análisis de varianza hubo diferencias estadísticas entre Familias, FMH y FHC en ambas poblaciones. La interacción de FMH x Amb y FHC x Amb fue significativa en ambas poblaciones cuando se consideró la combinación de cuatro ambientes, no así cuando sólo se consideraron tres ambientes. El análisis de medias reveló que la variedad Z<sub>24</sub> superó a la original con 56 gramos planta<sup>-1</sup>, lo que representa un 87% con respecto a la original; esto significa un aumento de 2.84 ton ha<sup>-1</sup>. Aparentemente, la varianza aditiva de la población original no disminuyó al avanzar el proceso de selección, como era de esperarse; sin embargo, al considerar su relación con otros parámetros que caracterizan a una población como son la media genotípica y la varianza fenotípica, y comparar el C.V.A. y la heredabilidad restringida de ambas poblaciones, se comprueba que, efectivamente, la varianza genética aditiva del RPP se redujo, como consecuencia de la selección. Con la información de la varianza de dominancia no se hizo inferencia alguna, debido al alto número de estimaciones negativas de este estimador. Para aumentar la precisión de los estimadores en la combinación de FMH y FHC se requiere aumentar el número de familias por evaluar y asegurar apareamiento aleatorio. En todos los casos, las desviaciones estándar fenotípicas de Z<sub>24</sub> fueron mayores que las de Z<sub>0</sub>. La magnitud de las desviaciones estándar *entre* familias tuvo el siguiente orden:  $\hat{\sigma}_p > \hat{\sigma}_{FHC} > \hat{\sigma}_{FMH}$ , en cambio, las desviaciones estándar *dentro* de familias fueron:  $\hat{\sigma}_{X_{D(FHC)}} < \hat{\sigma}_{X_{D(FMH)}}$ . Numéricamente, las respuestas esperadas ( $R$ ) de los ocho métodos de selección en Z<sub>0</sub> fueron menores que las de Z<sub>24</sub>. En términos relativos, respecto de la media correspondiente por ambiente, la respuesta de Z<sub>0</sub> fue superior a la de

$Z_{24}$ . La  $R$ , de acuerdo a los valores de los estimadores obtenidos, tuvo el siguiente orden:  $R_{SPP} > R_{SFHC} > R_{SFMH} > R_{SM_1}$  en las metodologías simples y  $R_{SFCA} > R_{SFPA} > R_{SMMS} > R_{SHCSM_1}$  en los métodos combinados. Al considerar el factor tiempo, la ganancia esperada promedio por ciclo de cultivo ( $\bar{R}/\text{ciclo}$ ) tiene el siguiente orden:  $R_{SM_1} > R_{SPP} > R_{SHC} > R_{SMH}$ . Para métodos simples y combinados, la ganancia relativa promedio por ciclo de cultivo ( $\bar{0}/\text{ciclo}$ ) de  $Z_0$  es sólo ligeramente superior a la de  $Z_{24}$ , lo que indica que en  $Z_{24}$  aún es factible continuar con la SMVE y obtener ganancias considerables. Sin considerar el número de ciclos de cultivo necesarios para completar un ciclo de mejoramiento, todas las metodologías son superiores a la SMVE. La SFHC sólo es 50% superior a la SFMH, y la SPP es el doble de eficiente que la SFMH. La SMMS es superior a todas las metodologías de selección simple evaluadas. SMMS fue 53% y 76% superior a la  $SM_1$  en  $Z_0$  y  $Z_{24}$ , respectivamente. La SFCA fue aproximadamente 3.2 veces superior a la SMMS. De la comparación de las dos metodologías desarrolladas y sugeridas por Molina (1979, 1988) se desprende que la SFCA es 60% más eficiente que la SFPA. Los valores de heredabilidad restringida de  $Z_0$  fueron mayores que los de  $Z_{24}$ . La heredabilidad de  $Z_{24}$  se encuentra en la categoría de baja, pero aún es posible seguir explotando los efectos aditivos por medio de la selección. La heredabilidad realizada fue aún más baja (15.09-18.11%). Esta diferencia indica que la varianza aditiva de  $Z_0$  se sobreestimó. La correlación del C.V.A. con la ganancia esperada  $\text{ciclo}^{-1}$ , fue alta (0.839) y significativa, así como con la heredabilidad restringida (0.853). La correlación de heredabilidad y la ganancia esperada  $\text{ciclo}^{-1}$  fue baja (0.595) y no significativa. La correspondencia entre la ganancia observada y la ganancia esperada (de ambientes, o considerando el Combinado 1 ó el 2), en general, fue muy baja (< 50%)

Palabras clave: *Zea mays* L., familias, mejoramiento genético, selección masal, varianza genética, variedad ZAC. 58.

---

**ABSTRACT**

The objectives of this study were to know the genetic parameters of the maize (*Zea mays* L.) variety Zac. 58 and its improved version by Visual Stratified Mass Selection (SMVE), the genetic changes in the population after 24 cycles of selection, the feasibility to continue using the same breeding method, and the theoretical relative efficiency of several selection methods (simple and combined). In order to accomplish this, the yield per plant (RPP) was evaluated in four environments. The target maize varieties were Zac. 58 Original ( $Z_0$ ) and Zac. 58 SM<sub>24</sub> ( $Z_{24}$ ), from which a combined design of half-sib (HS) families and a full-sib (FS) families was formed. To generate families by means of this design, each variety was planted in a 10-row plot of 10 meters length each. Before male flowering occurred, the plot for each variety was split into two subplots of five rows each. Thus, 100 plants in each subplot were labeled from 1 to 100; the ear shoots were covered with glassine bags in each subplot. Then a mixture of pollen from the 100 plants from subplot 1 of  $Z_0$  was made to pollinate the shoots of 100 plants in the other subplot. Conversely, the pollen from each of the 100 plants of the second subplot was used to pollinate the ear shoot of the plant with the same number in the first subplot of  $Z_0$ . This pollinating procedure was also carried out the same way in the plot number 2 ( $Z_{24}$ ). The seed harvested from each single plant 1, 2, 3, ..., 100 in the second subplot of  $Z_0$  generated a HS family, whereas the seed from each plant to plant cross 1x1, 2x2, 3x3, ..., 100x100 was considered a FS family. The harvested families from plot 1 ( $Z_0$ ) and from plot 2 ( $Z_{24}$ ) were arranged as follows: 1#, 1x1; 2#, 2x2; 3#, 3x3; ...; 100#, 100x100; where # means fraternal cross. From all the crosses, it was just possible to form 35 couples of families (HS and FS) in  $Z_0$  and 40 couples in  $Z_{24}$ . Each population was evaluated as a single experiment in plots side by side in a randomized block design with two replications at four environments. Each family couple was randomized within each experiment, allowing the two families (HS and FS) to be adjacent within the block in order to minimize environmental variations to each couple of families. The experiments were evaluated at two locations, Montecillo and Chapingo, Mex. In Montecillo, the experiments were evaluated for three years (2007, 2008 and 2009), while in Chapingo the evaluation was done just in 2009. Each combination of location and year was considered as an environment. The

combination of all environments was called the Combinado 1, and the combination of the three years in Montecillo was called the Combinado 2. The experiments were planted under rainfall conditions. Yield per plant (RPP) was the only analyzed trait, which was recorded as the dry weight of the harvested ears divided by the total number of plants in the plot. From the single and combined analyses of variance, it was estimated the variance components of the statistical design. These variance components were used to estimate the additive and dominant variance, the genetic-additive variance coefficient, narrow-sense heritability, and realized heritability. It was also calculated the expected responses to selection ( $\mathbf{R}$ ) of four methodologies of simple selection and of four of combined selection. Results indicated that there were significant statistical differences between Families, HS and FS in both populations. The interaction of HS x Env and FS x Env was significant in both populations when four environments were considered in the combined analysis (Combinado 1), except when they were analyzed in the combination of three environments (years). On average,  $Z_{24}$  yielded  $56 \text{ g plant}^{-1}$  more than  $Z_0$ , which means an increment of 87%. This increment represents approximately  $2.83 \text{ ton ha}^{-1}$ . In absolute values, it seemed that the additive variance of  $Z_0$  did not decrease through the selection cycles, as it is expected; however, when we considered its relationships with other parameters like the genotypic mean and the phenotypic variance, and when the C.V.A. and the narrow-sense heritability in both populations were compared, it was demonstrated that, effectively, the additive variance of the RPP decreased. It was not possible make any inference about dominance variance, because of the high number of negative estimators that were obtained. In order to improve the precision of the estimators in the combination of HS and FS designs, it is necessary to increase the number of families to be evaluated, and ensure random mating in the populations. The phenotypic standard deviations from  $Z_{24}$  were higher than  $Z_0$  in all the cases. The standard deviations *between* families had the next order:  $\hat{\sigma}_p > \hat{\sigma}_{\overline{FS}} > \hat{\sigma}_{\overline{HS}}$ ; and *within* families were:  $\hat{\sigma}_{X_D(FS)} < \hat{\sigma}_{X_D(HS)}$ . Numerically, the expected responses ( $\mathbf{R}$ ) of eight methods of selection in  $Z_0$  were lower than those in  $Z_{24}$ . In relative terms, with respect to the mean by environment, the responses of  $Z_0$  were higher than  $Z_{24}$ . The  $\mathbf{R}$ , according to the values of obtained estimators, had the next order:  $R_{SPP} > R_{SFHC} > R_{SFMH} > R_{SM_1}$  in simple methods and  $R_{SFCA} > R_{SFPA} > R_{SMMS} > R_{SHCSM_1}$  in combined methodologies. The average expected gains per seasonal cycle had

the next order:  $R_{SM_1} > R_{SPP} > R_{SHC} > R_{SMH}$ . For all methods, the average expected gain per cycle of  $Z_0$  was lightly higher than  $Z_{24}$ , which means that it is still feasible to continue the SMVE in  $Z_{24}$  and obtain considerable gains. Without consider the time necessary to complete a full cycle of selection, all methodologies were superior to SMVE. SFHC resulted 50% higher than SFMH, and Progeny Test Selection (SPP) had a double efficiency compared to SFMH. The ear-to-row selection (SMMS) resulted higher than family selection and mass selection. SMMS was 53% and 76% higher than  $SM_1$ , in  $Z_0$  and  $Z_{24}$ , respectively. The SFCA was 3.2 times better than SMMS. From the comparison of Molina's methodologies (1979, 1988), it was revealed that SFCA resulted 60% more efficient than SFPA, and a selection cycle requires the same amount of time in both methodologies. The narrow-sense heritabilities were higher in  $Z_0$  than in  $Z_{24}$ . Even though the heritability resulted low, it is still possible to continue exploiting the additive effects by mass selection. The realized heritability resulted even lower than the narrow sense one (15.09-18.11%). This difference indicates that the additive variance of  $Z_0$  was overestimated. The phenotypic correlation of CVA with the expected gain per cycle and the narrow-sense heritability was high and significant (0.839 and 0.853, respectively). On the other hand, correlations between the expected gain per cycle and the narrow-sense heritability were low (0.595) and no significant. The correspondence between observed and expected gains by mass selection in all cases was very low (<50%).

Keywords: *Zea mays* L., families, plant breeding, mass selection, genetic variances, ZAC. 58 variety.



## *Agradecimientos*

A todo el pueblo de México, quien a través del **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)**, me brindó la beca para mi formación como Maestro en Ciencias en el Colegio de Postgraduados.

Al **Colegio de Postgraduados**, Campus Montecillo, por haberme aceptado como alumno de su programa de Genética y por haberme formado con el enfoque en fitomejoramiento.

A la **Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro** (mi ALMA TERRA MATER), por permitirme, primero, realizarme como profesionista, así como formar parte de su Programa de Formación de Profesores (**FPF**) y por apoyarme con la beca para realizar mis estudios de Maestría, así como la próxima incorporación a su plantilla docente.

Al **Dr. Armando Espinoza Banda**, quien con su gestión y mediante su propuesta de mi candidatura para ingresar al PFP-UAAAN siempre me ha apoyado desde mis estudios de licenciatura.

A mi **Consejo Particular**, Dr. José D. Molina Galán, Dr. J. Jesús García Zavala, y Dr. Luis M. Serrano Covarrubias, por todas sus enseñanzas, por todas las revisiones y sugerencias que hicieron posible este trabajo, así como todos sus consejos.

Un agradecimiento especial merece el **Dr. José D. Molina Galán** por su amistad desinteresada y su gran calidad humana, así como por su paciencia para escucharme y aclarar todas las dudas que le planteaba. Sin duda un gran ejemplo a seguir. Además de lo anterior, no solo por haber aportado mucho en la idea del tema de tesis, sino también por haber cedido el material experimental para la evaluación, fruto de 40 años de su esfuerzo.

Igualmente debo mencionar a los profesores del área de Genética: Dr. Fernando Castillo González, por todas sus enseñanzas y su amplia disposición a resolver las inquietudes de sus alumnos; Dr. Joaquín Ortiz Cereceres (q.e.p.d.), Dr. Takeo Ángel Kato Yamakake, Dra. Carmen Mendoza Castillo, Dr. Armando García Velázquez, Dr. Porfirio Ramírez Vallejo, entre otros.

Al personal administrativo de Genética, en especial a la Sra. Dalila, por haberme apoyado siempre incondicionalmente como estudiante del Programa, y por su apoyo en los trámites de cada cuatrimestre.

Al grupo de trabajo de campo del Dr. Molina que realizó la tarea más importante del presente estudio.

A mis padres, **Sr. Ismael Coyac Alonso** y **Sra. Raquel Rodríguez Flores**, por todo el amor y el apoyo incondicional que me han brindado para mi formación profesional y personal.

A mi gran amiga incondicional, **Ing. Taíde Rodríguez Torres**, por brindarme siempre su apoyo como colegas y amigos, por cada palabra de ánimo que me ayudó a cumplir esta meta.

A toda la familia **Islas Galicia**, por sus atenciones conmigo durante todo el periodo que duraron mis estudios, así como por sus sabios consejos y enseñanzas.

A mis compañeros y amigos de los Programas de Genética y Estadística, Dolores, Ma. de los Ángeles, Martha, J. Esteban, Marco Antonio, María...

Para todas aquellas personas que en este escrito estoy omitiendo, no es por desagrado, sino por falta de memoria y espacio, sinceramente les agradezco todo su apoyo.

## *Dedicatoria*

Para mis padres, quienes con su incansable esfuerzo y apoyo, me enseñaron a dar siempre lo mejor de mí.

Para mis hermanos: Irma, Fabiola, Miguel Ángel, Gabriela, Cristina, Yolanda y Bibiana, a quienes espero darles un buen ejemplo.

A Taíde, una gran amiga, por todas aquellas palabras de ánimo para seguir adelante en mis estudios, así como la motivación para superarme.

Al Departamento de Fitomejoramiento (UL), y en general a la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, por permitirme ésta gran oportunidad en mi superación profesional.

**A TODA LA SOCIEDAD RURAL Y CIENTÍFICA DE MÉXICO**

---

*La Agricultura es:*

*“La profesión del sabio, la más adecuada al sencillo, y la ocupación más digna para todo hombre libre”*

Cicerón



---

## ÍNDICE DE CONTENIDO

<b>RESUMEN</b> .....	<b>ii</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>v</b>
<b>ÍNDICE DE CONTENIDO</b> .....	<b>xii</b>
<b>ÍNDICE DE CUADROS</b> .....	<b>xiv</b>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	<b>xvi</b>
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
1.1. Objetivos.....	7
<b>II. REVISIÓN DE LITERATURA</b> .....	<b>9</b>
2.1. Parámetros genéticos y su utilidad .....	9
2.2. Selección y avance genético .....	17
2.2.1. <i>Cambios en las varianzas genéticas producidos por selección</i> .....	21
2.2.2. <i>Cambios en la variabilidad genética debidos a la endogamia</i> .....	23
2.2.3. <i>La selección masal y los avances obtenidos</i> .....	24
2.3. Coeficientes de variación.....	27
2.4. Heredabilidad.....	28
<b>III. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>29</b>
3.1. Material genético y diseño de apareamiento .....	29
3.2. Ambientes de evaluación y diseño experimental .....	30
3.3. Análisis estadístico .....	31
3.4. Estimación de parámetros genéticos.....	33
3.4.1. <i>Medias fenotípicas</i> .....	33
3.4.2. <i>Varianzas genéticas y su relación (<math>\sigma_A^2/\sigma_D^2</math>)</i> .....	33
3.4.4. <i>Coeficientes de varianza genética</i> .....	36
3.4.5. <i>Relación <math>Z_{2t}/Z_0</math></i> .....	36
3.6. Estimación de la respuesta a la selección ( $R$ ).....	37
3.5. Heredabilidad en sentido restringido y heredabilidad realizada.....	40
<b>IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b> .....	<b>42</b>
4.1. Análisis de varianza.....	42

---

4.2.	Comparación de medias fenotípicas .....	44
4.3.	Estimación de componentes de varianza .....	46
4.3.1.	<i>Componentes de varianza del diseño</i> .....	46
4.3.2.	<i>Componentes de varianza genética y su relación (<math>\sigma_A^2/\sigma_D^2</math>)</i> .....	47
4.3.3.	<i>Coefficientes de variación genética</i> .....	49
4.3.5.	<i>Relación <math>Z_{2d}/Z_0</math></i> .....	51
4.5.	Estimación del <i>avance genético o respuesta a la selección (R)</i> .....	52
4.5.1.	<i>Varianza fenotípica: total, entre y dentro de familias.</i> .....	52
4.5.2.	<i>Respuesta esperada</i> .....	54
4.5.3.	<i>Eficiencia relativa total</i> .....	60
4.5.4.	<i>Heredabilidad en sentido restringido y heredabilidad efectiva o realizada</i> .....	63
4.5.5.	<i>Correlaciones</i> .....	64
<b>V.</b>	<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>66</b>
<b>VI.</b>	<b>LITERATURA CITADA</b> .....	<b>68</b>
<b>VII.</b>	<b>APÉNDICE</b> .....	<b>81</b>

---

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 2.1.</b> Ganancias promedio de rendimiento por planta por efecto de la SMVE en Zac. 58, para diferentes ciclos de selección. ....	25
<b>Cuadro 3.1.</b> Forma del análisis de varianza por ambiente en la población original de maíz ( $Z_0$ ) o su versión mejorada ( $Z_{24}$ ).....	32
<b>Cuadro 3.2.</b> Forma del análisis de varianza combinado para la población original de maíz ( $Z_0$ ) o su versión mejorada ( $Z_{24}$ ).....	32
<b>Cuadro 3.3.</b> Coeficientes de endogamia para 30 generaciones de selección masal. ....	35
<b>Cuadro 4.1.</b> Cuadrados medios del análisis de varianza por ambiente en $Z_0$ y $Z_{24}$ .....	43
<b>Cuadro 4.2.</b> Cuadrados medios de los análisis de varianza combinados en $Z_0$ y $Z_{24}$ .....	44
<b>Cuadro 4.3.</b> Medias fenotípicas (g/planta) y sus diferencias en FMH y FHC de $Z_0$ y $Z_{24}$ , en cuatro ambientes y sus combinaciones.....	45
<b>Cuadro 4.4.</b> Estimadores de algunos componentes de varianza de familias en los análisis por ambiente y combinados para $Z_0$ y $Z_{24}$ . ....	47
<b>Cuadro 4.5.</b> Estimadores de varianza genética aditiva, de dominancia, relación $\sigma^2_A/\sigma^2_D$ , coeficiente de varianza genética aditiva (C.V.A.) y de dominancia (C.V.D.), para RPP en $Z_0$ y $Z_{24}$ por ambiente y combinación de ambientes.....	50
<b>Cuadro 4.6.</b> Relación porcentual $Z_{24}/Z_0$ de $\sigma^2_A$ , $\sigma^2_D$ , C.V.A. y C.V.D., por ambiente y combinación de ambientes. ....	51
<b>Cuadro 4.7.</b> Varianza y desviación estándar fenotípicas total, <i>entre y dentro</i> de FMH y FHC, y relación de varianzas $Z_{24}/Z_0$ (%), del RPP en $Z_0$ y $Z_{24}$ , por ambiente y combinando ambientes.....	53
<b>Cuadro 4.8.</b> Respuestas esperadas a la selección en g planta <sup>-1</sup> y en porcentaje con respecto a la media fenotípica, para diferentes metodologías (simples y combinadas) en $Z_0$ y $Z_{24}$ por ambiente y en los análisis combinados 1 y 2.....	59
<b>Cuadro 4.9.</b> Eficiencia relativa total de varias metodologías de selección en $Z_0$ y $Z_{24}$ , en dos análisis combinados. ....	60
<b>Cuadro 4.10.</b> Eficiencia promedio de diferentes metodologías de selección en $Z_0$ y $Z_{24}$ . ....	62
<b>Cuadro 4.11.</b> Heredabilidad en sentido restringido y heredabilidad efectiva de $Z_0$ y $Z_{24}$ .....	64

---

<b>Cuadro 4.12.</b> Comparación entre el C.V.A. y heredabilidad restringida con la respuesta esperada por ciclo de selección masal para rendimiento en las poblaciones de maíz $Z_0$ y $Z_{24}$ por ambiente y combinando ambientes. ....	65
<b>Cuadro 4.13.</b> Comparación entre la respuesta esperada y observada, después de 24 ciclos de selección masal para rendimiento en la variedad de maíz Zac. 58, por ambientes y combinando ambientes.....	65
<b>Cuadro 7.1.</b> Medias del rendimiento por planta (RPP) en gramos, de FMH y FHC, en las variedades Zac. 58 Original y Zac. 58 $SM_{24}$ , en cuatro ambientes. ....	81



---

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 7.1.</b> Comportamiento del RPP en 35 parejas de familias (FMH y FHC) en la población $Z_0$ , y de 40 parejas en $Z_{24}$ . .....	84
---	----

## I. INTRODUCCIÓN

A nivel mundial, el maíz (*Zea mays* L.) se cultiva en más de 160 millones de hectáreas con una producción anual de más de 822 millones de toneladas métricas (FAO, 2010). Duvick y Cassman (1999) estimaron que la demanda global de maíz va en aumento, al pasar de 526 millones de toneladas en 1993 a 748 millones de toneladas estimadas para el 2020. El rendimiento promedio del maíz en los trópicos es de 1.8 t ha<sup>-1</sup> (Paliwal *et al.*, 2001), con una media mundial de 5.1 t ha<sup>-1</sup> (FAO, 2010), mientras que en las zonas templadas el rendimiento promedio es de 7 t ha<sup>-1</sup> (Paliwal *et al.*, 2001).

En México, el maíz es el alimento básico de sus habitantes con un consumo anual *per cápita* de 209.8 kg (Morris y López, 2000). Ocupa el 70% de las tierras cultivadas, pero aún no se ha alcanzado la autosuficiencia alimentaria, por lo que es necesario importar anualmente en el orden de 10 millones de toneladas de grano para satisfacer la demanda alimenticia y de la industria (Gutiérrez *et al.*, 2002). La producción anual de grano es actualmente del orden de 20 millones de toneladas, sembrándose variedades criollas (85%) y variedades mejoradas (15%) en una área mayormente de temporal (SIAP-SAGARPA, 2007). Existe un alto porcentaje de pequeños productores que año tras año siembran maíz para autoconsumo y comercializan el excedente; la semilla que usan generalmente proviene del ciclo anterior, aunque en ocasiones utilizan híbridos.

La planta del maíz, como todas las plantas, se automejora por selección natural, pero lentamente; con la intervención del hombre la evolución se acelera (Reyes, 1990a), y es así como la selección del maíz efectuada por el hombre a través de varios siglos, y aún milenios, en ambientes diversos, ha dado lugar a una amplia variabilidad genética de esta especie (García *et al.*, 2002).

El mejoramiento genético de poblaciones permite generar variedades mejoradas de polinización libre, las cuales son recomendables para agricultores que no cuentan con los recursos para adquirir semilla híbrida cada año (Hallauer y Miranda, 1981); las plantas de estas poblaciones poseen genes superiores que al recombinarse producen genotipos

altamente productivos. El incremento que se logre en cada ciclo de selección estará en función de la variabilidad genética de la población bajo mejoramiento (Chávez, 1995)

Para que el mejoramiento por selección sea efectivo, se requiere variabilidad genética en la población original y que ésta sea principalmente del tipo aditivo; de lo contrario, el mejoramiento adecuado es por hibridación (Sprague, 1966); aunque después de un periodo de mejoramiento por selección, la variabilidad disminuirá y los avances serán más lentos y por lo tanto más difíciles de detectar (Briggs y Knowles, 1967)

El mejoramiento genético es un proceso continuo en la formación de nuevas variedades e híbridos comerciales; el conocimiento de los diversos tipos de acción génica y la importancia de estos en la determinación de caracteres de interés económico es básico para lograr avances rápidos (Wong *et al.*, 2007), y determinar las metodologías a usar en el mejoramiento de una población (Lindsey *et al.*, 1962).

Ya que los cambios genotípicos producidos en poblaciones heterogéneas por selección natural tienden a ser impredecibles, la selección masal permite al mejorador cambiar las frecuencias génicas y genotípicas en la dirección deseada (Frey, 1983); consecuentemente, las varianzas genéticas sufren cambios que también dependen del tipo de acción génica predominante. Como resultado final, se tiene la disminución de dichas varianzas cuando las frecuencias de los genes que favorecen la expresión del carácter en cuestión, se aproximan a la unidad. Los cambios en las frecuencias génicas son tanto para los caracteres cualitativos como para los cuantitativos (Reyes, 1990a).

Asimismo, hay varios caracteres que son altamente afectados por el ambiente y que tienen baja heredabilidad (longitud, diámetro, número de hileras por mazorca, peso seco del grano, los cuales son componentes importantes del rendimiento). La heredabilidad de estos caracteres varía de 15 a 20%, y los avances por selección en éstos son lentos. Los métodos de mejoramiento tienen por objeto, en el caso de rendimiento de grano, mover la media genotípica de la población, haciendo más frecuentes los valores altos indicados en la escala de mérito, cuando la variedad se siembra en varios ambientes (Reyes, 1990a).

Cuando la varianza aditiva empieza a disminuir, tal vez sea necesario considerar hasta qué punto es práctico continuar con el mismo método de selección, o si debe cambiarse por otro más eficiente, o si por el contrario, ya no resulta económico continuar la selección y debe pensarse en la hibridación.

Con respecto a la variedad de maíz Zac. 58, Vargas (1979) indica que hubo avances del orden del 3% por ciclo después de 10 ciclos de selección masal visual estratificada para rendimiento y señaló la necesidad de conocer el límite de la selección utilizando el mismo método; asimismo, hizo la recomendación de llevar a cabo la selección hasta el punto en que ya no se obtengan ganancias adicionales. Otra forma sería estimar el potencial genético de la población más avanzada, compararla con la población original y hacer una predicción de las respuestas que pueden obtenerse con el mismo método de selección y con otros métodos (Vargas, 1979). A la fecha se dispone del ciclo 24 de SMVE en Zac. 58, por lo que es necesario evaluar los cambios en los parámetros genéticos de la población mejorada y compararlos con los de la variedad original.

Peña *et al.*, (2002) señalan que existen al menos 19 métodos de selección recurrente propuestos para el mejoramiento de especies vegetales, siendo la selección masal y la selección mazorca por surco lo más antiguos y más comunes. Estos métodos se basan en la selección de los mejores individuos, las mejores familias, o de los mejores individuos dentro de las mejores familias de una población. De estos, la selección masal estratificada diseñada por Gardner (1961), la selección masal visual estratificada (Molina, 1983), el método de mazorca por surco (Hopkins, citado por Sprague, 1955), que corresponde a la SFMH, y la selección modificada de mazorca por surco (Lonnquist, 1964), que corresponde a la SCMH, son tal vez los métodos más fáciles, rápidos y económicos en el mejoramiento genético de especies alógamas.

La selección masal visual estratificada (SMVE) y la selección de familias de medios hermanos (SFMH), en su modalidad de mazorca por surco (SMMS) (Lonnquist, 1964), han sido efectivas para mejorar el rendimiento de grano en maíz. García *et al.*,

(2002) y, Claure y Márquez (1984) indican que la eficiencia relativa por ciclo de selección de la SFMH (combinada) es superior a la selección masal.

Vargas (1979), a partir de datos de dos poblaciones (Zac. 58 Original y Zac. 58 SM<sub>10</sub>) obtuvo las respuestas esperadas de siete métodos de selección simples y combinadas, pero no hace una comparación de la eficiencia relativa entre estos métodos. Sahagún (2001) también obtuvo la respuesta esperada de tres métodos de selección (SFHC, SFMH y Selección combinada de HC dentro de MH), pero tampoco hace una comparación de la eficiencia relativa entre estas tres metodologías.

Aunque existe una gran diversidad de métodos de selección recurrente (Peña y Kannenberg, 2000), no se dispone de información suficiente comparando distintos métodos de selección en las mismas poblaciones base, ni considerando la respuesta esperada aun después de ciertos número de ciclos de selección. La efectividad de cualquier método de mejoramiento depende del balance de dos fuerzas principales que afectan las frecuencias génicas en la población: selección y deriva genética. La respuesta a la selección puede deberse a cambios en efectos aditivos, de dominancia o ambos efectos simultáneamente.

La evidencia indica que los métodos de selección recurrente son efectivos para el mejoramiento de poblaciones de maíz (Weyhrich *et al.*, 1998); sin embargo, no es muy claro cuál es la eficiencia relativa entre los métodos de selección recurrente; esto se debe a que, aunque existen suficientes reportes de la respuesta a la selección en maíz, la comparación de la eficiencia de los métodos de selección ha sido difícil porque, en la mayoría de los casos, se han usado diferentes métodos de selección en diferentes poblaciones para los mismos caracteres; el mismo método se ha usado en diferentes poblaciones para los mismos caracteres, o el mismo método fue usado en la misma población pero para evaluar diferentes características (Weyhrich *et al.*, 1998). La comparación ideal de los métodos de selección debería ser aquella que involucre selección para la (s) misma (s) característica (s) usando diferentes métodos de selección, en una misma población base. En la práctica esto involucra realizar un trabajo demasiado arduo para llevar a cabo todas las tareas de cada método de selección, así como una considerable

inversión económica, de tiempo y de superficie de terreno. Una forma de conocer la eficiencia relativa de una o varias poblaciones, es mediante el cálculo de la Respuesta estimada o esperada a la selección ( $R$ ), para lo cual es necesario estimar ciertos parámetros genéticos, como la media, la varianza aditiva y las varianzas fenotípicas *entre y dentro* de familias, evaluadas preferentemente en varios ambientes.

En México existen pocos trabajos que comparen la respuesta esperada de diferentes metodologías de selección (simples y combinadas) en maíz a partir de resultados reales de poblaciones. Hallauer y Miranda (1981), por ejemplo, mencionan que la respuesta observada promedio para rendimiento en las metodologías de selección masal, SFMH y SMMS es de 3.34, 10.9 y 5.49%, respectivamente. Márquez (1980) indica que la respuesta esperada por ciclo de SFMH es 35% mayor que la de SMVE y ésta es 4% mayor que la SMMS, considerando una población hipotética con grado de dominancia de 1.3, frecuencias génicas de 0.5 y heredabilidad de 20%. El estudio teórico de la eficiencia de diferentes métodos de selección de Galláís (1993) indica que la selección masal es más eficiente que la SFMH en situaciones donde no se cuenta con campo de invierno para la recombinación, y no necesariamente en caracteres de alta heredabilidad. El mismo autor indica que la SM es también mayor a la SFHC en un amplio rango de situaciones reales. Sin embargo, Webel y Lonnquist (1967) indican que la SMMS fue más efectiva que la selección masal en la mejora del rendimiento. Choo y Kannenberg (1979) mencionan que pocos datos empíricos limitados relacionan las eficiencias relativas de los métodos de SM, SMMS y selección de autohermanos ( $S_1$ ).

Las eficiencias relativas de algunos métodos han sido estudiadas por comparación de ganancias esperadas estimadas a partir de modelos matemáticos, y a partir de simulaciones, como la hecha por Choo y Kannenberg (1979) donde se indica que con una alta heredabilidad, la selección masal es más efectiva que la SMMS, pero a la larga ésta es más efectiva bajo condiciones de baja heredabilidad.

En tomate de cascara, Peña *et al.*, (2002) encontraron que en la respuesta estimada a la selección para rendimiento, la SFMH y la SCM<sub>H</sub> fueron 34 y 18% superiores a la

SMVE, respectivamente; mientras que en base a la respuesta observada, la SMVE y la SFMH fueron similares en su eficiencia para incrementar el rendimiento total (2.5 y 2.8%, respectivamente), en tanto que en la SCMH no hubo ganancia en éste carácter (0.2%).

En ocasiones los resultados son contradictorios, lo que puede deberse a los tipos de población analizados en cada caso, la magnitud de la heredabilidad, las relaciones de varianzas fenotípicas, las intensidades de selección, los ambientes de selección y evaluación, la relación de varianza aditiva respecto a la de dominancia, la interacción genotipo-ambiente, la precisión de las estimaciones, el tamaño efectivo de las poblaciones y el equilibrio genético (Nyquist, 1991; Molina, 1992; Sahagún, 1995).

Las comparaciones entre metodologías de selección han sido hasta ahora empíricas y matemáticas, en poblaciones hipotéticas, y en casos donde se toman en cuenta solo los numeradores, pero no los denominadores de las fórmulas de predicción de la respuesta a la selección. Por ello se requiere hacer comparaciones basadas en datos experimentales reales obtenidos en poblaciones de maíz, para conocer la factibilidad de emplear el método de selección más conveniente. Para este propósito se plantea emplear los estimadores de parámetros genéticos de la población base de maíz Zacatecas 58 en sus versiones Original ( $Z_0$ ) y Seleccionada ( $Z_{24}$ ) para estimar la respuesta a diferentes metodologías de selección simple y combinada, y hacer la comparación relativa entre las diferentes metodologías basándose en sus respectivas respuestas experimentales.

## 1.1. Objetivos

El presente trabajo tuvo los siguientes objetivos: a) Estimar las varianzas genéticas aditiva y de dominancia para rendimiento de mazorca por planta de las variedades Zac. 58 Original ( $Z_0$ ), y del compuesto Zac. 58 SM<sub>24</sub> ( $Z_{24}$ ), b) Estimar la respuesta teórica de diferentes metodologías de selección y su eficiencia relativa, y c) Comparar la respuesta esperada o teórica de la SMVE con la observada a través de 24 ciclos de selección.

Para tal fin, se evaluó el rendimiento en cuatro ambientes, de 35 familias de medios hermanos (FMH), y de 35 familias de hermanos completos (FHC), derivadas de  $Z_0$ ; así como de 40 FMH y 40 FHC, derivadas de  $Z_{24}$ . La información obtenida de la evaluación de las FMH y FHC fue la base para estimar las varianzas genéticas de ambas poblaciones y las respuestas teóricas de las diferentes metodologías de selección.

El trabajo se desarrolló considerando las siguientes hipótesis:

- a) El proceso de selección a que ha sido sometida la variedad  $Z_0$  ha producido cambios en sus frecuencias génicas para rendimiento; como consecuencia, se han modificado la media fenotípica y las varianzas genéticas.
- b) La varianza genética aditiva disminuye conforme aumenta el número de ciclos de selección en la variedad de maíz  $Z_0$ ; por tal razón la varianza aditiva de  $Z_0$  debe ser mayor que la de  $Z_{24}$ .
- c) La media fenotípica se incrementa conforme aumenta el número de ciclos de selección en la variedad original.; por ésta razón  $\bar{X}_{Z_{24}}$  debe ser mayor que  $\bar{X}_{Z_0}$ .
- d) El valor de los estimadores de varianza genética aditiva y varianza genética de dominancia indicarán la factibilidad de poder continuar el proceso de selección en ciclos superiores al ciclo 24 de selección masal.



- e) Los valores de la respuesta estimada a la selección de los métodos combinados son mayores a las de las metodologías simples.
  
- f) Las respuestas esperadas a la selección de los métodos familiares son superiores a las de la selección masal, ya que en los primeros, los efectos ambientales son más controlables que en la segunda.
  
- g) La respuesta esperada a la selección masal debe ser consistente en magnitud con la respuesta real observada en los 24 ciclos de SMVE.

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

### 2.1. Parámetros genéticos y su utilidad

En estudios de genética cuantitativa es importante conocer la variación genética de las poblaciones vegetales en relación con caracteres de importancia económica. La aplicación de metodologías de mejoramiento depende de esta variabilidad, la cual se puede analizar por medio de sus parámetros genéticos (Sprague, 1966). Gardner (1963) y, Robinson y Cockerham (1965) señalan que los parámetros genéticos de mayor interés para genetistas y mejoradores son: varianza aditiva, variancia de dominancia, varianza epistática y la varianza de interacción entre efectos genéticos y ambientales, así como diversas correlaciones, entre las que se hallan las correlaciones genéticas entre caracteres cuantitativos, correlaciones ambientales y correlaciones entre ambientes y genotipos.

La media genotípica de una población depende directamente de las frecuencias génicas, el grado promedio de dominancia de los genes y los valores genotípicos, mientras que la varianza genotípica es una medida de la dispersión o agrupamiento de los valores individuales respecto a la media (Falconer y Mackay, 1996).

La estimación de los parámetros genéticos es indispensable cuando una población se ha sometido a un proceso continuo de selección y se desea saber qué tan efectiva ha sido ésta en producir cambios favorables (Allard, 1975; Vargas *et al.*, 1982).

Dos son los propósitos que se persiguen al estimar los parámetros genéticos (Robinson y Cockerham, 1965):

- a) Suministrar información sobre la naturaleza de la acción de los genes y,
- b) Suministrar la información básica que se utilizará en los programas de mejoramiento genético de una población, o posiblemente, la información necesaria para el desarrollo de nuevos enfoques del mejoramiento genético de plantas y animales

Fisher (1918) y Wright (1935) fueron los primeros en dividir la varianza genotípica en tres fracciones: la primera se debe a la suma de los efectos aditivos de los genes; la segunda resulta de la suma de los efectos de interacción alélica intralocus; y la tercera se debe a la suma de los efectos de interacción interloci, los cuales pueden ser del tipo aditivo x aditivo, aditivo x dominante, dominante x aditivo y dominante x dominante, para el caso de dos loci con dos alelos cada uno (Cockerham, 1954; Kempthorne, 1954; Molina, 1992).

La interacción de los efectos intralocus e interloci con el ambiente genera la fracción de varianza de interacción genotipo-ambiente, al considerar la varianza fenotípica o total.

Cockerham (1959) propuso que el valor fenotípico (P) se puede expresar como una función del genotipo (G) y el ambiente (E), de lo cual se generan dos modelos:

$$P = G \times E$$

$$P = G + E + (G \times E)$$

El modelo aditivo tiene la ventaja de ser más sencillo que el multiplicativo, por lo que es el más usado.

En vez de valores también pueden emplearse los respectivos efectos o desviaciones de la media de los cuales resulta un modelo fenotípico de efectos. Tales efectos son los responsables de las diversas fracciones en que puede descomponerse la varianza fenotípica (Falconer, 1970; Molina, 1992); éste modelo es:

$$P_{ij} = \mu + g_i + e_j + (ge)_{ij}$$

Reyes (1985) y Márquez (1971) mencionan que en el caso de la selección masal estratificada (Gardner, 1961), se elimina el componente ambiental o ecológico del modelo aditivo; en adición, quizá también se anule el efecto de la Interacción Genotipo x Ambiente

(G x E); de esta manera, el fenotipo representa al genotipo, si la varianza genética aditiva es alta, quedando la expresión:

$$F = G$$

Para que la selección sea más eficiente, Molina (1961) citado por Márquez (1971), propone la siguiente formula de ajuste:

$$\hat{Y}_{ij} = (Y_{ij} - \bar{Y}_{i.}) + \bar{Y}_{..}$$

Donde  $\hat{Y}_{ij}$  es el rendimiento ajustado de la planta  $j$  del sublote  $i$ ;  $Y_{ij}$  es el rendimiento real de la misma planta;  $\bar{Y}_{i.}$  es la media de todas las plantas del sublote  $i$ ; y  $\bar{Y}_{..}$  es la media general o media de todas las plantas de todo el lote.

Márquez (1971) hizo la interpretación genética de la Fórmula de Molina, según la siguiente identidad:

$$Y_{ij} = \bar{Y}_{..} + (\bar{Y}_{i.} - \bar{Y}_{..}) + (Y_{ij} - \bar{Y}_{i.})$$

Donde  $Y_{ij}$  es el rendimiento sin ajustar de la planta  $j$  del sublote  $i$ ;  $\bar{Y}_{..}$  es la media general de rendimiento del lote de selección;  $(\bar{Y}_{i.} - \bar{Y}_{..})$  es el efecto del sublote  $i$ , es decir, un efecto ambiental;  $(Y_{ij} - \bar{Y}_{i.})$  es el efecto genotípico de la planta  $j$  del sublote  $i$ , cuando se considera nula la variación dentro del sublote, o sea

$$Y_{ij} = \bar{Y}_{..} + e_j + g_i = \bar{Y}_{..} + g_i + e_j = \mu + g_i + e_j$$

La fórmula de ajuste se obtendrá como sigue

$$Y_{ij} - (\bar{Y}_{i.} - \bar{Y}_{..}) = \bar{Y}_{..} + (Y_{ij} - \bar{Y}_{i.}) = \hat{y}_{ij}$$

$$\hat{y}_{ij} = \mu + g_i$$

Donde el valor ajustado  $\hat{y}_{ij}$  corresponde al valor genotípico de la planta  $j$  del sublote  $i$ , o sea, la diferencia entre el valor fenotípico  $Y_{ij}$  y el efecto ambiental  $(\bar{Y}_{i.} - \bar{Y}_{..})$ .

En poblaciones de especies alógamas como el maíz, están presentes todos los tipos de acción génica: intralocus (aditividad y dominancia), interloci o epístasis de todos los tipos (Molina, 1992). Hasta ahora, los modelos matemáticos para estimar parámetros genéticos de poblaciones ignoran epístasis y suponen equilibrio de ligamiento; los más comunes son: Diseños I, II y III de Comstock y Robinson (1948, 1952) y diseños dialélicos de Griffing (1956). Con base en estos modelos ha sido posible estimar las varianzas genéticas aditiva y de dominancia de diferentes tipos de poblaciones de maíz de polinización libre.

El proceso de selección incide directamente sobre las frecuencias génicas; por lo tanto, las varianzas genéticas sufren cambios que dependen del tipo de acción génica predominante. Como resultado, esas varianzas se aproximan a cero cuando las frecuencias de los genes favorables para la expresión de un carácter se aproximan a la unidad (Vargas *et al.*, 1982).

En el caso del maíz, para que la selección sea efectiva, se requiere que la variabilidad genética en la población sea del tipo aditivo, de lo contrario, el método de mejoramiento adecuado es la hibridación (Sprague, 1966). Después de un periodo de mejoramiento por selección, la varianza aditiva decrecerá y los avances serán más lentos y por lo tanto más difíciles de detectar (Briggs y Knowles, 1967). En poblaciones de maíz no mejoradas la proporción de varianza genética aditiva es mayor que la varianza genética de dominancia, pero la proporción disminuye conforme aumentan los ciclos de selección recurrente (Hallauer y Miranda, 1981; Márquez, 1987; Molina, 1992), pues este tipo de selección explota principalmente la varianza genética aditiva. En contraste, ambas varianzas, aditiva y de dominancia pueden explotarse combinando metodologías de selección e hibridación.

La varianza aditiva es el componente más importante, ya que es la causa principal del parecido entre parientes y, por lo tanto, el principal determinante de las propiedades genéticas observables de la población y de la respuesta de ésta a la selección. Más aún, es el único componente que puede estimarse directamente a partir de las observaciones hechas

en la población. En la práctica la partición importante se refiere a la varianza aditiva *versus* todo el resto; éste comprende a la varianza genética no aditiva y a la varianza ambiental. Esta partición se expresa más convenientemente como (Falconer, 1970; Molina, 1992):

$$h^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

Donde  $h^2$  es la heredabilidad en sentido restringido o porcentaje de la  $V_P$  que representa la  $V_A$ .

Para el caso de selección, los estimadores de los parámetros genéticos son usados en la determinación de la heredabilidad de los caracteres (dada por la relación entre la varianza aditiva y la varianza total), y para la predicción del avance genético o respuesta esperada (Falconer, 1970) se emplean componentes extra como el diferencial de selección y la desviación estándar fenotípica del carácter que se trata de mejorar, comúnmente el rendimiento de grano o mazorca por planta.

Con base en los trabajos de Fisher (1918) y Wright (1935), Comstock y Robinson (1948, 1952) propusieron los diseños de apareamiento I, II y III (conocidos como Diseños de Carolina del Norte), para estimar las varianzas genéticas aditiva y de dominancia de poblaciones, suponiendo herencia diploide, ausencia de epístasis y equilibrio de ligamiento en la población por estudiar. La suposición de ausencia de epístasis fue estudiada por Stuber *et al.*, (1966), quienes encontraron que la fracción de varianza epistática era prácticamente insignificante, comparada con las otras fracciones de varianza genotípica.

Asimismo, a partir de los conceptos de aptitud combinatoria general y específica de Sprague y Tatum (1942) surgieron los diseños dialélicos, cuya formalización fue efectuada por Griffing (1956) para estimar la varianza genética aditiva y la de dominancia. Rawlings y Cockerham (1962a, 1962b) hicieron una extensión al concepto de estos diseños hacia los diseños de apareamiento trialélicos (cruzas trilíneales posibles de  $n$  líneas) y cuadrialélicos (cruzas dobles posibles de  $n$  líneas).

La estimación de varianzas genéticas en poblaciones de maíz generalmente se ha hecho mediante los Diseños I y II de Comstock y Robinson (Sahagún, 2001).

En algunos casos se han utilizado familias de medios hermanos maternos (FMHM) para estimar la varianza genética aditiva (Vanegas *et al.*, 1984; Jobet y Barriga, 1988; Márquez *et al.*, 1994; Ramírez y Herrera, 1994; Peña, 1998) y la combinación de FMHM con familias independientes de hermanos completos (FIHC) (Jan-Orn *et al.*, 1976; Dhillon *et al.*, 1984) para estimar la varianza genética aditiva y la de dominancia.

El diseño de FMHM se puede generar a partir de mazorcas de polinización libre de una población de maíz en equilibrio de Hardy-Weinberg y de ligamiento (cuyos individuos, semilla y luego plantas constituyen una familia de medios hermanos). Otra forma de obtener las familias es por cruza fraternales masivas en la población en estudio (Márquez y Sahagún, 1994). El diseño de FIHC consiste en hacer cruza planta a planta y la cruza directa o la mezcla de las cruza directa y recíproca constituyen una FIHC (Sahagún, 2001).

Márquez y Sahagún (1994) y Márquez *et al.*, (1994) indican que teóricamente se pueden obtener estimadores más precisos de varianza genética aditiva con FMHM que con el Diseño I (de Comstock y Robinson, 1948), y señalan que la metodología puede hacerse extensiva a FIHC. El uso de estos diseños se justifica debido a que el Diseño I es laborioso, y es difícil cruzar una sola planta macho con varias plantas hembra por la dificultad de que las floraciones coincidan (Márquez *et al.*, 1994).

Márquez *et al.*, (1994) y Márquez y Sahagún (2000) indican que la varianza genética total ( $\sigma_G^2$ ) se puede expresar también como las varianzas entre (B) y dentro (W) de familias:

$$\sigma_G^2 = \sigma_{BG}^2 + \sigma_{WG}^2$$

Así, para FMHM:  $\sigma_A^2 = 4\sigma_h^2$ , y  $\sigma_D^2 = \sigma_{WG}^2 - 3\sigma_h^2$

y para FIHC:  $\sigma_A^2 = 3\sigma_{BG}^2 - \sigma_{WG}^2$ , y  $\sigma_D^2 = 2(\sigma_{WG}^2 - \sigma_{BG}^2)$

Para estimar las varianzas genéticas (B) y (W) se requiere la estimación de  $\sigma_{WG}^2$  y  $\sigma_{WE}^2$ , que están confundidas en  $\sigma_W^2$ . Al tomar  $\sigma_W^2$  como estimador de  $\sigma_{WG}^2$ ,  $\sigma_A^2$  estará subestimada en FHC y  $\sigma_D^2$  estará sobreestimada en FMHM y subestimada en FIHC. Márquez *et al.*, (1994) y Márquez y Sahagún (2000) sugieren el empleo de un experimento donde se siembre una población genéticamente homogénea (como cruza simple de líneas homocigóticas) para estimar  $\sigma_{WE}^2$ .

Márquez y Sahagún (2000) plantean que desde el punto de vista genético cuantitativo, los estimadores de los componentes de varianza genética no son los mismos para el Diseño de Familias de Medios Hermanos Maternos (DFMHM) que para el Diseño de Familias Independientes de Hermanos Completos (DFIHC). Sin embargo, no se puede establecer una aseveración general sobre la magnitudes relativas de los estimadores de  $\sigma_A^2$ , ya que estos dependen de los valores relativos de  $\sigma_A^2$ ,  $\sigma_D^2$ ,  $\sigma_e^2$  y  $\sigma_{WE}^2$ . Para una serie de valores particulares de  $\sigma_A^2$ ,  $\sigma_D^2$ ,  $\sigma_e^2$  y  $\sigma_{WE}^2$ , asignados por Márquez y Sahagún (2000), pretendiendo aproximarse a condiciones reales, estos autores encontraron que la  $\sigma_A^2$  de FIHC fue mayor a la  $\sigma_A^2$  de FMHM. Sin embargo, las diferencias empíricas reportadas fueron muy pequeñas. Asimismo, en la  $\sigma_D^2$ , las diferencias fueron muy pequeñas. Así, para la  $\sigma_A^2$  el estimador del DFMHM fue más preciso que el Diseño I, y para la  $\sigma_D^2$  el estimador del DFIHC es más preciso que el del Diseño I (Márquez y Sahagún, 2000).

Márquez y Sahagún (2000) indican que por insuficiente muestreo de hembras dentro de machos, frecuentemente se tienen estimaciones negativas de la varianza de dominancia (Márquez, 1968). Márquez y Hallauer (1970) explican que para evitar estimadores negativos de varianza de dominancia, el número de hembras por macho tendría que ser de un mínimo de ocho, lo que implica que con el polen de una sola planta se tienen que fecundar los jilotes de ocho plantas hembra cuando menos.

Asimismo, Sahagún (1997) menciona que dado que la planta de maíz tiene una sola inflorescencia femenina, para el Diseño II se requiere autofecundar plantas al azar y hacer los cruzamientos entre líneas  $S_1$ ; por lo tanto un Diseño II modificado de machos  $S_0$  y



hembras  $S_1$  genera estimaciones más precisas de varianzas genéticas que el Diseño II original.

Los estimadores de las varianzas pueden sesgarse por efectos de la interacción genético-ambiental, cuyas varianzas pueden superar a las mismas varianzas genéticas, por lo cual es necesario que las estimaciones se hagan en varios ambientes (Vargas *et al.*, 1982), ya que los sesgos dependen de la magnitud de dicha interacción (Gardner, 1963; Comstock y Robinson, 1951; Cockerham, 1963). Asimismo, la falta de equilibrio de ligamiento puede provocar sesgos ya que, según Robinson *et al.*, (1960), la varianza de dominancia aumenta y la varianza aditiva puede aumentar o disminuir, dependiendo de la preponderancia de ligamientos iniciales en la fase de repulsión o de acoplamiento.

Comstock y Robinson (1951) señalan que se espera que los estimadores obtenidos en una sola localidad, sean buenos para ser aplicados en trabajos en esa misma localidad y población, aunque no es correcto hacer extrapolaciones a otras localidades, y menos aún a otras poblaciones, ya que, según Cockerham (1963), solo en muy raras ocasiones es posible interpolar datos entre poblaciones.

Moll y Stuber (1974) indican que en los diversos trabajos efectuados en maíz, es muy común encontrar significancia en los componentes de variancia debida a interacción genotipo-ambiente, y que tanto las fracciones de interacción del tipo aditivo x ambiente como no aditivo x ambiente, son comúnmente mayores que los mismos estimadores de varianza aditiva y no aditiva, respectivamente.

Dickerson (1963) dice que por definición, la varianza aditiva (debida al efecto promedio de los genes) contribuye totalmente al avance genético de selección, dependiendo del método que se aplique, pero la dificultad es conocer qué proporción de la varianza genotípica en una generación dada, es debida a efectos génicos no susceptibles de alteración por los cambios ambientales que pueda haber en la próxima generación. Por lo tanto la fracción real de la varianza aditiva se dilata o contrae, dependiendo de la magnitud de la interacción genético-ambiental entre una y otra generación.

Robinson *et al.*, (1954) estudiaron en maíz las varianzas aditivas, de dominancia y el grado de dominancia para rendimiento de grano y otros siete caracteres mediante el Diseño I; tanto la varianza aditiva como la de dominancia resultaron sobreestimadas, pero sin causar problema cuando la sobreestimación es proporcional; indicaron que ésta sobreestimación puede deberse a la interacción genotipo x ambiente, herencia no diploide, epístasis y desequilibrio de ligamiento, siendo este último una de las causas más frecuentes.

También, Robinson *et al.*, (1954) indican que cuando la varianza aditiva está sobreestimada, puede estarlo también la respuesta teórica a la selección; pero si en la población existe una buena cantidad de varianza aditiva y aun así no se encuentra en la práctica una respuesta alta en el carácter de interés y en esa población, el carácter puede estar ligado a una baja en el poder reproductivo del individuo, pudiendo encontrarse que en pocos ciclos de mejoramiento se agota la respuesta a la selección y al hacer el cálculo de la respuesta teórica, ésta resulta todavía alta.

## **2.2. Selección y avance genético**

Allard (1975) menciona que la selección puede actuar mediante diversos mecanismos en las poblaciones: variando las frecuencias génicas, las combinaciones de genes o el conjunto de combinaciones de genes preexistentes en la población; así mismo el resultado de la selección puede generar tres respuestas perceptibles fenotípicamente: cambio en las proporciones de genotipos preexistentes, acompañado de una desviación de la media poblacional; también puede ocasionar aparición de nuevos genotipos y, por último, cambios en la variabilidad de la población.

El efecto esperado de la selección es el cambio en la dirección correcta de las frecuencias génicas de la población original; sin embargo, los cambios de las frecuencias génicas son imposibles de estimar cuando se trata de caracteres cuantitativos. Los efectos de la selección pueden medirse en términos de parámetros estimables, como medias, varianzas y covarianzas, puesto que en ellas se reflejan los cambios de las frecuencias génicas (Falconer, 1970). El cambio producido por la selección que más atención ha recibido es el de la media de la población, denominado avance genético o respuesta a la

selección ( $R$ ) (Molina, 1992). Esta respuesta se define como la diferencia entre el valor fenotípico medio de la progenie y el de la generación progenitora antes de la selección. La medida de la selección aplicada, es la diferencia entre la media de los progenitores seleccionados y la media de la población ( $S = \bar{X}_i - \bar{X}_0$ ), la cual es denominada diferencial de selección ( $S$ ) (Falconer, 1986; Molina, 1992).

El tipo de acción génica incide directamente sobre la magnitud y secuencia que siguen las varianzas genéticas, a medida que se producen cambios acumulativos en las frecuencias génicas involucradas en el carácter a seleccionar. Así, cuando hay aditividad pura, la varianza aditiva, que es la única varianza genética existente en tal caso, se incrementa hasta el punto en que las frecuencias génicas son iguales a 0.5; a partir de este punto la varianza empieza a disminuir. Cuando hay sobredominancia pura la variancia genotípica permanece prácticamente constante en frecuencias entre 0.2 y 0.8, observándose además un máximo en la varianza de dominancia en frecuencias de 0.5, mientras que en este mismo punto la varianza aditiva es nula y máxima en frecuencias iguales a 0.15 y 0.85; por último, cuando hay dominancia completa, las varianzas aumentan hasta alcanzar un máximo, a partir del cual comienzan a declinar: el de la varianza de dominancia se halla cuando  $q = 0.5$ ; el de la varianza genotípica cuando  $q = 0.7$  y el de la varianza aditiva cuando  $q = 0.75$  (Falconer, 1970).

Con base en lo anterior, puede considerarse que la selección, con la que se espera producir un cambio de frecuencias más o menos lento, trae como consecuencia en la mayor parte de los casos (si se considera que la dominancia parcial o completa es el tipo de acción génica más común) un aumento inicial en las varianzas genéticas, y sólo con frecuencias génicas de los alelos favorables muy altas, un rápido declive de la varianza aditiva.

Allard (1975), al considerar los resultados de 50 ciclos de selección para contenido de aceite y proteína en maíz en Illinois, dice que en los caracteres que son gobernados por un gran número de genes de efectos pequeños, hay un cambio de frecuencias tan ínfimo que la fijación de genes es muy lenta, en cuyo caso las manifestaciones fenotípicas que se obtienen son las que se observaron en el ejemplo citado: cambio gradual de la media

poblacional, aparición de fenotipos superiores a los encontrados en la población original y nula o pequeña disminución en la variabilidad genética. Estos resultados, no obstante, no son típicos en el caso de selección para rendimiento, según el mismo Allard.

El ligamiento, dice Allard (1975), explicando una hipótesis expuesta por Mather (1943) y Mather y Harrison (1949), también es una causa del cambio de varianzas a través de la selección. Las poblaciones que han estado en equilibrio, comienzan a liberar variabilidad potencial cada vez que, mediante el entrecruzamiento cromosómico, se van formando nuevos genotipos extremos, que probablemente no existían en poblaciones con equilibrio de ligamiento, adaptadas a un tipo más o menos constante de condiciones ecológicas.

Cuando no es posible probar la ausencia de epístasis, tiene que suponerse su existencia, de otra forma fenómenos genéticos como la heterosis serían aún más difíciles de ser explicados. Sobre el papel del ligamiento, Márquez (1985) indica que este tiende a reducir la variabilidad genética aunque estrictamente lo que se reduce es el número de genotipos. Considerando que en especies alógamas no siempre se parte de poblaciones naturales de apareamiento aleatorio, con frecuencia se usan poblaciones sintéticas y compuestos que se forman con mezclas de líneas y variedades, respectivamente, y que un carácter cuantitativo está determinado por un número de genes mucho mayor que el número de cromosomas, es de esperarse que muchos de los loci estén ligados. Por tales motivos, si los resultados reales no coinciden con los teóricos, el ligamiento sería una posibilidad para explicar la falta de consistencia entre la teoría y la práctica.

La magnitud de la respuesta a la selección está dada por el tipo de selección en sí, por la intensidad o presión de selección y, en cuanto se refiere a la población, por las frecuencias génicas, el tipo de acción génica y la heredabilidad ( $h^2$ ) del carácter a seleccionar, siendo esta una función de la varianza aditiva y de la variabilidad fenotípica total (Falconer, 1970).

Empig *et al.*, (1972) y Falconer (1970) expresan la respuesta a la selección, en función de las varianzas aditiva y fenotípica, para los métodos de selección más conocidos

en alógamas. Dichos métodos han sido divididos en simples y combinados. Los métodos simples más usados en alógamas son: selección masal, selección individual (también llamada selección masal con control de los dos progenitores) y selección familiar; entre estos se cuentan la selección de familias de medios hermanos, familias de hermanos completos y familias de líneas autofecundadas ( $S_1$ ) o de autohermanos (denominadas así por Márquez, 1980).

Falconer (1970) indica que la estimación de la respuesta a la selección es válida para un solo ciclo y depende de la heredabilidad del carácter en la población progenitora, de modo que al cambiar las frecuencias génicas por la selección, las propiedades genéticas de la siguiente generación no son las mismas que las de la generación progenitora. Sin embargo, la experiencia muestra que la respuesta se mantiene con cambios pequeños a través de diez o más generaciones (Gardner, 1961; Vargas *et al.*, 1982; De Jesús *et al.*, 1990; Villanueva *et al.*, 1990; Sahagún *et al.*, 1991).

Márquez (1980) describe nueve métodos de selección combinada para maíz, al considerar tres tipos de familias: (1) Medios Hermanos (MH), (2) Hermanos Completos (HC) y (3) líneas  $S_1$  o Autohermanos (AH) y tres tipos de polinización: libre, cruza planta a planta y autofecundación; además calcula la respuesta a la selección para los métodos en que no se había hecho. Entre otros métodos incluye el de la selección individual de Taboada (Muñoz y Santacruz, 1996), el de selección modificada de mazorca por surco de Lonquist-Paterniani (Lonquist, 1964), el de progenies autofecundadas (Molina, 1979) y la selección familiar de hermanos completos con polinización por cruza planta a planta de Villena y Johnson (1972). El método propuesto y usado por Molina (1977) y Molina (1979) denominado selección familiar de progenies autofecundadas, constituye una combinación de selección de familias de medios hermanos y selección individual dentro de éstas, mediante autopolinización de plantas preseleccionadas dentro de cada familia (es decir, selección masal con control de ambos progenitores, o selección individual como también es denominada por Márquez, 1980) es el doble de eficiente que el de Lonquist-Paterniani, pero requiere un ciclo de cultivo más para recombinación, por lo que el avance por ciclo de selección es igual al de selección modificada de mazorca por surco (SMMS). Sin embargo,

Molina, (1988) propuso una metodología que llamó selección familiar combinada alternante (SFCA); en ésta metodología se hace un ciclo de selección familiar de progenies autofecundadas en el primer ciclo agrícola y un ciclo de selección de familias de autohermanos y selección masal, en el segundo ciclo agrícola; un ciclo de SFCA requiere de dos ciclos agrícolas y es equivalente a cuatro ciclos de SMMS que requieren de cuatro ciclos agrícolas.

Molina (1992) a su vez, describe dos métodos de selección masal: con control sólo del progenitor femenino ( $SM_1$ ) y con control de los dos progenitores ( $SM_2$ ), y cuatro métodos de selección familiar: selección de familiar de medios hermanos (SFMH), selección por prueba de progenie (SPP), selección familiar de hermanos completos (SFHC), y selección de familias de autohermanos o líneas  $S_1$  (SAH); de la combinación de las anteriores, Molina (1992) menciona seis metodologías de selección combinada de las nueve descritas por Márquez (1980). Estas seis metodologías resultan de combinar la selección interfamiliar de MH, HC y AH con las dos de selección masal ( $SM_1$  y  $SM_2$ ) (intrafamiliar), y equivale a la combinación de selección de familias de MH, HC y AH con las dos formas de polinización: libre y autofecundación.

### **2.2.1. Cambios en las varianzas genéticas producidos por selección**

Cuando en la población la acción génica es solo aditiva ( $d = 0$ ), la varianza genética aditiva aumenta cuando en la selección se parte de poblaciones con frecuencias génicas inferiores a 0.5 para el carácter de interés. Dichas frecuencias génicas se incrementan por efecto de la selección, la varianza genética aditiva alcanza un valor máximo cuando las frecuencias génicas en cuestión son de 0.5 y tiende a disminuir conforme las frecuencias génicas del carácter de interés son altas (Falconer, 1970; Molina, 1992).

Uno de los primeros resultados sobre cambios en la variabilidad genética es el de Winter (1929, 1974) con la selección para mayor contenido de aceite y proteína en la variedad de maíz *Burr's White* durante el periodo de 1896 a 1924. La variabilidad se midió con la fórmula de Weinberg, la desviación estándar y el coeficiente extramodal. Este autor

encontró que las líneas con alto contenido de aceite y alto contenido de proteína mostraron incrementos en su variabilidad y hubo una disminución en las de bajo contenido de aceite y bajo contenido de proteínas.

En estimación de varianzas genéticas en varias poblaciones híbridas y variedades de maíz de polinización libre en diferentes ciclos de selección, Robinson y Comstock (1955) encontraron que con la selección se redujo la varianza genética aditiva en las poblaciones de la variedad *Jarvis*, y en las cruzas *NC34xNC45* y *CI21xNC7*, pero en la variedad *Weekley* hubo un incremento.

Moll y Robinson (1966) estimaron las varianzas genéticas aditiva y de dominancia en las poblaciones de maíz (*CI21xNC7*) $F_2$ , *Jarvis* e *Indian Chief* sometidas a selección de familias de hermanos completos. En la población (*CI21xNC7*) $F_2$  después de seis ciclos, la  $\sigma_A^2$  ( $\sigma_A^2 \times 10^3$ ) pasó de  $24 + 3$  a  $16 \pm 4$ ; en la variedad *Jarvis* paso de  $30 \pm 4$  a  $53 \pm 22$  y en la variedad *Indian Chief* el cambio fue de  $17 \pm 4$  a  $44 \pm 22$  en cuatro ciclos; es decir en la  $F_2$  de la crusa (*CI21xNC7*), la  $\sigma_A^2$  disminuyó, mientras que en las otras dos variedades aumentó.

Lonnquist *et al.*, (1966) encontraron que la relación  $\sigma_A^2/\sigma_D^2$  del rendimiento en la variedad de maíz *Hays Golden*, pasó de 0.83 a 2.27, estimadas con el Diseño I. Gardner (1969), en *Hays Golden* y su compuesto del décimo ciclo de selección masal, encontró que la relación  $\sigma_A^2/\sigma_D^2$  cambio de negativa a 0.32.

Vargas *et al.*, (1982), también con el Diseño I en la variedad de maíz Zac. 58, encontraron que después de diez ciclos de SMVE rotativa que la relación  $\sigma_A^2/\sigma_D^2$  paso de 1.02 a 0.10 en rendimiento. Celis *et al.*, (1986), quienes trabajaron con los mismos materiales y metodología que Vargas *et al.*, (1982), encontraron estimadores de  $\sigma_A^2$  mayores para la población mejorada que para la población original; además encontraron estimaciones negativas de  $\sigma_A^2$  y de  $\sigma_D^2$ ; atribuyeron los cambios a que el número de machos y de hembras por macho fue inferior a lo recomendado por Márquez y Hallauer (1970).

Moll y Smith (1981), en un compuesto formado por dos variedades de maíz que llamaron *IC – DC*, encontraron que, después de cinco ciclos de selección familiar de hermanos completos, la relación  $\sigma_A^2/\sigma_D^2$  para rendimiento pasó de 1.78 a 4.76, lo que atribuyeron a que en los primeros ciclos de selección, quizá en el segundo, se redujo la frecuencia de genotipos segregantes pobremente adaptados, y con ello se redujo la varianza de dominancia respecto a la aditiva.

Sahagún *et al.*, (1991), encontraron en la variedad de maíz *Zac. 58*, con el Diseño I, que la relación  $\sigma_A^2/\sigma_D^2$  pasó de 2.44 a 1.02 y a 1.12 en los compuestos de selección masal *in situ* ciclo 12 y selección masal *rotativa* ciclo 18, respectivamente. Esto indica que la selección masal *in situ* ciclo 12 explotó más eficientemente la varianza aditiva que el compuesto de selección masal *rotativa*. Asimismo, el C.V.A. disminuyó de 21.55 a 16.12 y 13.95, respectivamente en los compuestos antes citados (Sahagún y Molina, 1994), lo cual refuerza la aseveración anterior.

Con el Diseño II, Hallauer (1970) encontró que después de cuatro ciclos de selección recíproca recurrente, la relación  $\sigma_A^2/\sigma_D^2$  para rendimiento de grano disminuyó de 0.78 a 0.54 en la población *Stiff Stalk Synthetic*; y de 2.50 a 1.30 en la variedad *Corn Borer*.

### 2.2.2. Cambios en la variabilidad genética debidos a la endogamia

En el mejoramiento genético la endogamia de una población es importante porque reduce la variabilidad genética y genera depresión endogámica, reduciendo con ello la ganancia genética esperada por efecto de la selección (Sahagún y García, 2009). En cultivos donde se practica la selección masal, como es el caso del maíz, cada generación puede considerarse como resultado del apareamiento aleatorio de los  $mn$  individuos provenientes de  $n$  familias de  $m$  medios hermanos cada una. El tamaño finito de estas poblaciones es la fuente de endogamia que, como ya se mencionó, puede producir depresión endogámica y pérdida de variabilidad, ambas causantes de una reducción en la ganancia genética que se esperarían en un programa de mejoramiento genético por selección.



En las poblaciones de plantas alógamas se producen apareamientos entre parientes, aun cuando la reproducción sea por apareamiento aleatorio (Sahagún y García, 2009).

En el caso de la población ideal (Falconer y Mackay, 1996), la formula general para la endogamia de un conjunto infinito de individuos no emparentados y con un coeficiente de endogamia igual a cero en la generación 1 ( $F_1$ ) es igual a  $1/2N$ , y contribuyen a él sólo las autofecundaciones. En las generaciones subsecuentes, al coeficiente de endogamia contribuyen, además de las autofecundaciones, también las cruza entre individuos emparentados (Sahagún, 2006), pudiendo expresarse el coeficiente de endogamia de la generación  $t$  ( $t = 2, 3, \dots$ ) como (Falconer y Mackay, 1996):

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

Esta fórmula es la del coeficiente de endogamia de la población ideal básica (Falconer y Mackay, 1996) en la que el paso de la generación  $t-1$  a la generación  $t$  ( $t = 1, 2, 3, \dots$ ) se hace mediante el apareamiento aleatorio de los individuos de una muestra al azar de tamaño  $n$  de la generación  $t-1$ . Esta fórmula, sin embargo, no refleja los cambios en la endogamia de una población bajo selección masal, en la cual influye la presión de selección y el número de familias o mazorcas y los individuos de cada una de ésta que conformaran la población de bajo selección.

Ante este panorama, Sahagún y García (2009) dan una fórmula general para el cálculo del coeficiente de endogamia de una población bajo selección masal, la cual es:

$$F'_t = \frac{1+F'_{t-1}}{2N_{e(v)}} + \frac{[(N_{e(v)}/Q)^{0.5}-1][1+F'_{t-2}+6F'_{t-1}]}{8N_{e(v)}} + \left[1 - (N_{e(v)} - Q)^{-0.5}\right] F'_{t-1}$$

### **2.2.3. La selección masal y los avances obtenidos**

Sprague (1955) y, Moll y Stuber (1974), señalan que desde principios del siglo pasado, la selección masal era considerada un método relativamente ineficiente para

mejorar caracteres de baja heredabilidad, como rendimiento de grano en maíz, y su uso quedó restringido a caracteres menos complejos y de alta heredabilidad.

La selección masal es un procedimiento de selección recurrente, en el que de un grupo de individuos se escogen los mejores, los cuales se aparean libremente dentro de la población, y de la descendencia se escogen nuevamente los mejores individuos; el proceso se repite el número de veces que se desee (Ángeles, 1961). Esta metodología mostró buenos avances desde que Gardner (1961) propuso la estratificación del lote de selección, la siembra equidistante entre plantas y la cosecha sólo de plantas con competencia; sin embargo, la aplicación de dicha técnica es muy laboriosa en la práctica. Por tal motivo. Molina (1983) propuso una modificación que consiste en hacer la selección de manera visual manteniendo los dos principios básicos: (1) la estratificación del lote de selección y (2) la cosecha de plantas con competencia completa, a la cual denomino selección masal visual estratificada (SMVE).

La eficiencia de la SMVE en maíz quedó demostrada por Molina (1983), Vargas *et al.* (1982), Celis *et al.* (1986), Villanueva *et al.* (1990), Sahagún *et al.* (1991) y Sahagún (2001) con la información que a continuación se indica:

**Cuadro 2.1.** Ganancias promedio de rendimiento por planta por efecto de la SMVE en Zac. 58, para diferentes ciclos de selección.

SMVE rotativa				SMVE in situ			
Autor	Ciclo	Av. (%) <sup>+</sup>	Evaluación	Autor	Ciclo	Av. (%)	Evaluación
Vargas <i>et al.</i> (1982)	10	3.25		Molina (1983)	4	4.6	r(1973-80)
Molina (1983)	9	3.5	r(1976-80)		9	4.9	r(1978-80)
	11	3.6	r(1978-80)		10	4.8	r(1979-80)
	13	2.9	r(1980)		3	8.7	t(1972-80)
	9	2.6	t(1976-80)		9	10.2	t(1978-80)
	10	2.9	t(1978-80)		10	8.6	t(1980)
	13	2.8	t(1980)	Villanueva <i>et al.</i> (1990)	11	6.14	r
Celis <i>et al.</i> (1986)	10	4.14	r	Sahagún <i>et al.</i> (1991)	12	4.55	r
Villanueva <i>et al.</i> (1990)	17	2.59	r				
Sahagún <i>et al.</i> (1991)	18	2.15	r				
Sahagún (2001)	24	3.19	r				

<sup>+</sup>Avance por ciclo de selección; r = riego; t = temporal.

Hallauer y Wright (1967) usaron el Diseño I con el fin de estimar los parámetros genéticos de la variedad de maíz Iowa Ideal, y posteriormente calcular la respuesta esperada a la selección masal y compararla con la ganancia obtenida en tres ciclos de selección, bajo una presión de 7.5%. En sus resultados encontraron que hubo una ganancia real promedio de 1.5% por ciclo de selección, mientras que los valores predichos excedieron en mucho a las ganancias obtenidas (3.8% por ciclo en promedio). Para la explicación de este fenómeno estos investigadores supusieron que la varianza aditiva pudo haber resultado sobreestimada, o que las técnicas empleadas en la selección no fueron muy eficientes. Mediante un estudio de correlaciones aditivas, genotípicas y fenotípicas se determinó que el componente del rendimiento más importante fue la longitud de mazorca.

Brauer (1969) menciona que en variedades como Chalqueño, Carmen, V520C y *Hays Golden* con 4, 3, 3 y 10 ciclos de selección masal respectivamente, tuvieron una respuesta promedio porcentual por ciclo de selección de 4.88, 2.67, 11.00 y 2.85, respectivamente; en tanto, Molina (1978) citado por Márquez (1985) obtuvo una respuesta promedio por ciclo de 2.7% en la variedad Zac. 58 durante 11 ciclos de SMVE.

Márquez *et al.*, (1976) determinaron una heredabilidad (individual) para rendimiento de 13%, en la variedad de maíz Criollo de Tlacolula, y una respuesta esperada por planta de 8.4% por ciclo, usando una presión de selección de 10%; la respuesta obtenida promedio de cuatro ciclos de selección masal estratificada, fue de 9.83% por ciclo.

Márquez (1985) señala que Gardner en 1977 obtuvo en 19 ciclos de selección masal en la variedad de maíz *Hays Golden* una respuesta lineal en los primeros 15 ciclos de 3.8%; a partir del ciclo 17 la respuesta comenzó a declinar, de manera que en los ciclos 18 y 19, la respuesta había disminuido en un 15% del máximo real logrado. El mismo Gardner atribuyó estos resultados a varias causas: a). cambio del lote de selección hacia terrenos heterogéneos, b). años malos de evaluación debido al calor y sequía, que causaron un mal comportamiento de los ciclos avanzados de selección en relación a la variedad original; es decir, los compuestos avanzados de selección interactuaron desfavorablemente con los ambientes malos.

Estrada (1977) empleando el Diseño I, determinó los principales parámetros genéticos en dos variedades de la raza Zapalote Chico. Aunque se estimó una heredabilidad general relativamente alta para rendimiento (62.7% para la variedad 1 y 38.1% para la variedad 2), no se encontraron ganancias significativas por ciclo, después de tres ciclos de selección masal estratificada en la variedad 1 y tres ciclos de selección combinada mediante el método de Lonnquist en la variedad 2 (en ambos casos la presión de selección fue variable, fluctuando entre un 5% y 10% sobre el total de las plantas); sin embargo, se detectó una tendencia hacia mayor efectividad del método combinado sobre la selección masal. Estrada dedujo que la baja variabilidad genética ( $\hat{\sigma}_{A_1}^2 = 78.215$ ,  $\hat{\sigma}_{A_2}^2 = 43.323$ ,  $\hat{\sigma}_{D_1}^2 = 4.803$ ,  $\hat{\sigma}_{D_2}^2 = 9.555$ ) fue la causa para que la selección resultara poco efectiva. En efecto, si en los datos de Estrada se calculan los coeficientes de variación aditiva ( $C.V.A. = 100 \sqrt{\sigma_A^2} / \bar{x}$ ) se encuentra que estos son relativamente bajos: 11.7 y 8.84.

### 2.3. Coeficientes de variación

La afirmación de Ostle (1965) de que es evidente que “cosas con valores grandes tienden a variar ampliamente, mientras que cosas con valores pequeños manifiestan poca variación” es tan cierta, tanto que es necesaria una medida para comparar la variación entre valores de diferente magnitud.

El coeficiente de variación se define en estadística como una relación, expresada en porcentaje, entre la desviación típica del error y la media observada; al ser una medida que queda expresada en las mismas unidades de la media, el C.V. es una medida relativa de la variación. Asimismo, su utilidad es tan amplia debido a que es independiente de las unidades en que se tomen las mediciones (Steel y Torrie, 1960; Padrón, 1996).

Reyes (1990b) indica que el C.V. es un buen indicador de la confianza que se puede tener en los datos para un buen manejo de las unidades experimentales. Un alto valor en porcentaje sugiere escasa confiabilidad de los datos; un valor bajo indica un buen manejo de las unidades experimentales.

El coeficiente de variación genética (C.V.G.) fue presentado por Burton y DeVane (1953), y Johnson *et al.*, (1955), como una relación entre la raíz cuadrada de la varianza genética de una población y su promedio, expresado en porcentaje; la utilidad del coeficiente es que puede ser usado como una base para la comparación de la variabilidad genética entre poblaciones, y que además provee información sobre la máxima respuesta a la selección cuando la heredabilidad es la unidad. Lonnquist (1967) usó dicho coeficiente en la comparación de familias de medios hermanos provenientes de diversas variedades.

Los coeficientes de variación genética permiten hacer comparaciones entre dos o más poblaciones, o aun de una misma población estimada en diferentes ambientes, y como la varianza genotípica está constituida por varianza aditiva, de dominancia y epistática, a cada una de estas fracciones corresponde un coeficiente de variabilidad genética. La sola comparación de los valores absolutos de las varianzas genéticas de diferentes poblaciones puede conducir a conclusiones erróneas respecto a su magnitud relativa, la cual puede determinarse mediante la comparación de sus C.V.G. (Molina, 1992).

## 2.4. Heredabilidad

La heredabilidad, cuando es aplicada a la selección masal en especies autóгамas o alógamas y cuando la selección es practicada antes de la antesis, se calcula de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_g^2 + \sigma_{gE}^2 + \sigma_e^2}$$

Donde  $\sigma_a^2$ ,  $\sigma_g^2$ ,  $\sigma_{gE}^2$  y  $\sigma_e^2$  son varianzas de efectos aditivos, genotípicos, interacción genotipo x ambiente, y error, respectivamente. Esta fórmula representa el progreso real que se hará con la selección masal. En la práctica, en la fórmula de predicción a menudo se emplea  $\sigma_g^2 + \sigma_{gE}^2$  como sustituto de  $\sigma_a^2$ . Por lo tanto, la similaridad de las ganancias reales y predichas de la selección masal dependerán de la similaridad entre  $\sigma_a^2$  y  $\sigma_g^2$  y de la magnitud de  $\sigma_{gE}^2$  (Frey, 1983).

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. Material genético y diseño de apareamiento

El material genético de partida fue la variedad de maíz Zacatecas 58, de la raza Cónico Norteño, la cual corresponde a la colección número 58 del Edo. de Zacatecas. Es de amplia adaptación, ya que se desarrolla en las llanuras de Zacatecas y Durango durante el temporal, y también en el invierno de Tepalcingo, Morelos (Molina, 1983). En Chapingo se adapta regularmente, llegando a floración masculina y madurez fisiológica medias en 65 y 120 días, respectivamente, por lo que es una variedad precoz.

La variedad Zacatecas 58 fue sometida a un proceso de selección masal visual estratificada (SMVE) rotativa, iniciando ese proceso en el verano (temporal) de 1969 en Chapingo (ciclo 1) continuando en el invierno 1969-70 (riego) en Tepalcingo, Mor. (ciclo 2); primavera 1970 (riego) en Chapingo (ciclo 3); invierno 1970-71 (riego) en Tepalcingo, Mor. (ciclo 4); primavera 1971 (riego) en Chapingo (ciclo 5). La selección continuó en Chapingo hasta el ciclo 18, y del ciclo 19 al 24 en Tecámac, Edo. de México, durante la primavera de cada año, bajo condiciones de riego (Molina, 1977, 1983; Villanueva *et al.*, 1990; Sahagún *et al.*, 1991; Sahagún, 2001).

En la variedad original Zacatecas 58 ( $Z_0$ ) y en el compuesto del ciclo 24 de SMVE ( $Z_{24}$ ) se formaron familias de medios hermanos (FMH) y familias de hermanos completos (FHC). Para tal fin, cada variedad se sembró en una parcela de 10 surcos de 10 m. Previamente a la floración masculina, la parcela de cada variedad se dividió en dos subparcelas de 5 surcos. En cada subparcela se etiquetaron 100 plantas y se marcaron del 1 al 100; se cubrieron sus jilotes con bolsas de glassine. Con una mezcla de polen de las 100 plantas de la primera subparcela de  $Z_0$  se polinizaron las 100 plantas de la segunda subparcela de  $Z_0$ . El polen de cada una de las 100 plantas de la segunda subparcela de ( $Z_0$ ) se llevó al jilote de la planta con el mismo número en la primera subparcela de ( $Z_0$ ). El mismo procedimiento llevado a cabo en la parcela 1 ( $Z_0$ ) se aplicó en la parcela 2 ( $Z_{24}$ ).

La semilla de cada una de las mazorcas cosechadas en la planta 1, 2, 3, ..., 100 de la segunda subparcela de ( $Z_0$ ) constituyó una FMH. Por su parte, la semilla de la mazorca de cada una de las cruza planta a planta 1x1, 2x2, 3x3, ..., 100x100, constituyó una FHC.

Las familias cosechadas en la parcela 1 ( $Z_0$ ) y 2 ( $Z_{24}$ ) se ordenaron de la siguiente forma: 1#, 1x1; 2#, 2x2; 3#, 3x3; ...; 100#, 100x100; donde # significa cruza fraternal.

En cada pareja de familias, el progenitor femenino de la FMH es también el progenitor masculino de la FHC; por ejemplo, en la pareja (1#, 1x1), 1 es el progenitor femenino de la FMH 1#, y al mismo tiempo, es el progenitor masculino de la FHC, 1x1; con esto se trató de que las dos familias estuviesen emparentadas entre sí, a fin de justificar la sustitución de la varianza aditiva ( $\sigma_A^2$ ) en la  $\sigma_{HC}^2$  para estimar la varianza de dominancia ( $\sigma_D^2$ ). Además se trató que, en lo posible, la varianza ambiental dentro de familias fuera la misma para las parejas de familias de MH y HC.

En el total de familias cosechadas fue posible formar 35 parejas de familias (FMH y FHC) en  $Z_0$  y 40 parejas de familias en  $Z_{24}$ .

### **3.2. Ambientes de evaluación y diseño experimental**

Las 35 parejas de familias de  $Z_0$  y las 40 parejas de  $Z_{24}$  se evaluaron por separado, pero en lotes contiguos, en un diseño de bloques completos al azar con 2 repeticiones en 4 ambientes. Cada bloque en  $Z_0$  quedó constituido por 70 familias (35 de MH y 35 de HC); mientras que en  $Z_{24}$ , el bloque se integró con 80 familias (40 de MH y 40 de HC). Las 35 parejas de un grupo y las 40 parejas del otro fueron sorteadas dentro del bloque y las dos familias de cada pareja (FMH y FHC) siempre quedaron juntas dentro del bloque (a fin de minimizar la variación ambiental de cada pareja de familias), pero también sorteadas.

Los ambientes de evaluación fueron: **Ambiente 1:** Montecillo 2007; **Ambiente 2:** Montecillo 2008; **Ambiente 3:** Chapingo 2009; **Ambiente 4:** Montecillo 2009; **Combinación de ambientes 1:** 4 ambientes; **Combinación de ambientes 2:** 3 ambientes (Montecillo: 2007, 2008 y 2009).

El clima de Montecillo es semiseco con precipitación media anual de 560 mm y temperatura media anual de 15.5°C (García, 1973); la altitud es de 2240 msnm. Los suelos se pueden clasificar como salinosos o *Solonchok*; con capas superficiales de textura media y colores pardos, las cuales descansan sobre capas de color negro y saturadas con agua; tienen alto contenido de sales y sodio con problemas de drenaje; poca respuesta a los fertilizantes, poco contenido de materia orgánica, pH de 8.3, y con restricciones en su uso agrícola, ya que son fértiles sólo cuando pueden regarse (Celis, 1981).

En Chapingo el clima es templado con verano fresco largo; la temperatura del mes más frío oscila entre -3°C y 18°C, y la del mes más caliente entre 6.5°C y 22°C. La precipitación media anual es de 637 mm; la cantidad de lluvia invernal es menor de 40 mm; la altitud es de 2250 msnm (Vargas, 1979).

En todos los ambientes la siembra se hizo en condiciones de temporal. Las fechas de siembra fueron: 15 de mayo de 2007 (Ambiente 1), 10 de mayo de 2008 (Ambiente 2), 3 y 9 junio de 2009 (Ambientes 3 y 4, respectivamente).

La parcela experimental consistió de un surco de 4.5 m de largo con diez matas de dos plantas con una separación de 50 cm entre matas y 80 cm entre surcos. El rendimiento de mazorca en gramos por planta (RPP) fue la única variable analizada, la cual se obtuvo de dividir el peso seco de las mazorcas de la parcela entre el número de plantas de ésta.

### **3.3. Análisis estadístico**

Los análisis de varianza fueron de dos tipos, por ambiente y combinados: Combinación 1 (4 ambientes), Combinación 2 (ambientes 1, 2 y 4).

La forma del análisis de varianza incluyendo las esperanzas de los cuadrados medios por ambiente, conjuntando los dos tipos de familias se presenta en el Cuadro 3.1, y en el Cuadro 3.2 aparece la forma del análisis de varianza combinado de ambientes.



**Cuadro 3.1.** Forma del análisis de varianza por ambiente en la población original de maíz ( $Z_0$ ) o su versión mejorada ( $Z_{24}$ ).

F. V.	Grados de libertad	CM	E(CM)	Componentes de varianza
Repeticiones	r-1			
Familias	f-1			
FMH	f <sub>mh</sub> -1	$M_1$	$\sigma_{e'}^2 + r\sigma_{FMH}^2$	$\hat{\sigma}_{FMH}^2 = m_1 - m_3'/r$
FHC	f <sub>hc</sub> -1	$M_2$	$\sigma_{e''}^2 + r\sigma_{FHC}^2$	$\hat{\sigma}_{FHC}^2 = m_2 - m_3''/r$
FMH vs. FHC	1			
Error conjunto	(f-1)(r-1)			
Error FMH	(f <sub>mh</sub> -1)(r-1)	$M_3'$	$\sigma_{e'}^2$	$\hat{\sigma}_{e'}^2 = m_3'$
Error FHC	(f <sub>hc</sub> -1)(r-1)	$M_3''$	$\sigma_{e''}^2$	$\hat{\sigma}_{e''}^2 = m_3''$
Error (FMH vs. FHC)	1			
Total	fr-1			

El apóstrofe indica cuadrado medio del error de cada tipo de familias.

En los Cuadros 3.1 y 3.2 se incluye la partición de los errores experimentales de cada tipo de familia, para obtener componentes de varianza más precisos en cada familia.

**Cuadro 3.2.** Forma del análisis de varianza combinado para la población original de maíz ( $Z_0$ ) o su versión mejorada ( $Z_{24}$ ).

F. V.	Grados de libertad	CM	E(CM)	Comps. de varianza
Ambientes	a-1			
Reps/Ambientes	a (r-1)			
Familias	f-1			
FMH	f <sub>mh</sub> -1	$M_1$	$\sigma_{e'}^2 + r\sigma_{FMHxA}^2 + ra\sigma_{FMH}^2$	$\hat{\sigma}_{FMH}^2 = m_1 - m_3/ra$
FHC	f <sub>hc</sub> -1	$M_2$	$\sigma_{e''}^2 + r\sigma_{FHCxA}^2 + ra\sigma_{FHC}^2$	$\hat{\sigma}_{FHC}^2 = m_2 - m_4/ra$
FMH vs. FHC	1			
Familias x Ambientes	(f-1)(a-1)			
FMH x Ambientes	(f <sub>mh</sub> -1)(a-1)	$M_3$	$\sigma_{e'}^2 + r\sigma_{FMHxA}^2$	$\hat{\sigma}_{aFMH}^2 = m_3 - m_5'/r$
FHC x Ambientes	(f <sub>hc</sub> -1)(a-1)	$M_4$	$\sigma_{e''}^2 + r\sigma_{FHCxA}^2$	$\hat{\sigma}_{aFHC}^2 = m_4 - m_5''/r$
(FMH vs. FHC) x Amb	1(a-1)			
Error conjunto	(f-1)(r-1)a			
Error FMH x Ambientes	(f <sub>mh</sub> -1)(r-1)a	$M_5'$	$\sigma_{e'}^2$	$\hat{\sigma}_{e'}^2 = m_5''$
Error FHC x Ambientes	(f <sub>hc</sub> -1)(r-1)a	$M_5''$	$\sigma_{e''}^2$	$\hat{\sigma}_{e''}^2 = m_5''$
Error (FMH vs. FHC) x Amb	1			
Total	rfa-1			

CM: Cuadrados Medios; E (CM): Esperanza de los Cuadrados Medios; Reps: Repeticiones; Amb: Ambientes;  $\sigma_{FMH}^2$ : Varianza de FMH;  $\sigma_{FHC}^2$ : Varianza de FHC;  $\sigma_{FMHxA}^2$ : Varianza de interacción FMH x ambientes;  $\sigma_{FHCxA}^2$ : Varianza de interacción FHC x ambientes;  $\sigma_{e'}^2$ : Varianza del error de FHC;  $\sigma_{e''}^2$ : Varianza del error de FMH; r: Repeticiones; f: familias; f<sub>mh</sub>: familias de medios hermanos; f<sub>hc</sub>: familias de hermanos completos; a: ambientes.

Pruebas de F:

Análisis por ambiente:  $M_1: M_1/M_3; M_2: M_2/M_3'$

Análisis combinado:  $M_1: M_1/M_5; M_2: M_2/M_5'$

### **3.4. Estimación de parámetros genéticos**

#### **3.4.1. Medias fenotípicas**

Se estimaron las medias fenotípicas para rendimiento en gramos por planta (RPP) en cada tipo de familia y medias generales, también se probó la diferencia entre los valores obtenidos en la población avanzada y los de la población original, así como entre cada tipo de familia, mediante la DMSH de Tukey; asimismo, los incrementos en la población original se probaron mediante la prueba *t* de Student ( $H_0: \bar{D} \neq 0$ ) y se obtuvieron los incrementos a lo largo de todos los 24 ciclos de selección, así como el promedio por cada ciclo de selección.

#### **3.4.2. Varianzas genéticas y su relación ( $\sigma^2_A/\sigma^2_D$ )**

La estimación de varianzas genéticas en un diseño de apareamiento se hace conectando los componentes causales (aditividad y dominancia) con los componentes observables (efectos debidos a machos y efectos debidos a hembras) (Márquez *et al.*, 1994); siendo así y suponiendo ausencia de epístasis, la estimación de  $\sigma^2_A$  y  $\sigma^2_D$  se realizó a partir de los componentes de varianza de interés del análisis de varianza por ambientes y combinados.

Según Comstock y Robinson (1948), y Molina (1992), las varianzas y covarianzas de parientes tienen sus equivalentes en términos de varianzas aditiva y de dominancia; así, en poblaciones con endogamia cero, se tienen las siguientes equivalencias:

$$Cov MH = \hat{\sigma}_{FMH}^2 = \frac{1}{4} \hat{\sigma}_A^2$$

$$Cov HC = \hat{\sigma}_{FHC}^2 = \frac{1}{2} \hat{\sigma}_A^2 + \frac{1}{4} \hat{\sigma}_D^2$$

Jan-Orn *et al.*, (1976) en sorgo, y Dhillon *et al.*, (1984) en maíz, hicieron la combinación de los diseños de familias independientes de hermanos completos (FIHC) y familias de medios hermanos maternos (FMHM) para obtener los estimadores de las varianzas genéticas de la siguiente forma:

$$\hat{\sigma}_A^2 = 4 \hat{\sigma}_{FMH}^2 = \text{Varianza aditiva}$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = 4(\hat{\sigma}_{FHC}^2 - 2\hat{\sigma}_{FMH}^2) = \text{Varianza de dominancia}$$

En el caso del compuesto de ciclo 24 de SMVE, es necesario contar con el valor de endogamia ( $F_n$ ) generado durante las sucesivas generaciones de selección, donde las contribuciones producidas por el apareamiento aleatorio de los individuos de la muestra anterior provienen de: 1) la autofecundación; 2) el apareamiento entre medios hermanos; 3) el apareamiento entre individuos de familias diferentes (Sahagún y García, 2009).

Para obtener el Coeficiente de Endogamia ( $F_n$ ) en cualquier generación de selección masal es necesario considerar los siguientes parámetros (Sahagún y García, 2009): 1) número efectivo de la población ( $N_{e(v)}$ ); 2) familias de medios hermanos seleccionadas ( $n$ ); 3) individuos dentro de cada familia de medios hermanos ( $m$ ); 4) presión de selección ( $s$ ).

De acuerdo con la fórmula propuesta por Sahagún y García (2009), los valores necesarios se pueden sustituir con los datos de la población sometida a selección masal:

$$F'_t = \frac{1+F'_{t-1}}{2N_{e(v)}} + \frac{[(N_{e(v)}/Q)^{0.5}-1][1+F'_{t-2}+6F'_{t-1}]}{8N_{e(v)}} + [1 - (N_{e(v)} - Q)^{-0.5}] F'_{t-1}$$

Así,  $N_{e(v)} = 4Ns / (1+2s)$ , donde  $N = mn$  y  $s$  es la presión de selección. Para los valores de  $n = 300$  (mazorcas seleccionadas) y  $m = 20$  (individuos o semillas de cada mazorca);  $s = n / (nm)$  corresponde a un 5 % de presión de selección;  $Q = n/m$ . Así, en términos generales, para varios ciclos de selección, el coeficiente de endogamia para selección masal en el caso en que el ciclo cero está formado por un grupo de  $mn$  individuos no endogámicos y no emparentados, que refleja el efecto de la selección ( $F'$ ), y considerando los parámetros  $N_{e(v)} = 1090.909$ ;  $N = mn = 6000$ ;  $s = 0.05$ ;  $Q = 300/20 = 15$ , es (Cuadro 3.3).

**Cuadro 3.3.** Coeficientes de endogamia para 30 generaciones de selección masal.

Ciclo de selección	Endogamia total	Fuentes de endogamia		
		Autofecundación	Misma familia	Diferentes familias
C0	0			
C1	0			
C2	0.000458333			
C3	0.001778253	0.000458543	0.000864959	0.00045475
C4	0.003095685	0.000459148	0.000872185	0.001764351
C5	0.004411379	0.000459752	0.000880142	0.003071485
C6	0.005725337	0.000460355	0.000888088	0.004376894
C7	0.007037561	0.000460957	0.000896023	0.00568058
C8	0.008348053	0.000461559	0.000903948	0.006982546
C9	0.009656816	0.00046216	0.000911863	0.008282793
C10	0.010963851	0.000462759	0.000919767	0.009581325
C11	0.012269161	0.000463358	0.00092766	0.010878142
C12	0.013572748	0.000463957	0.000935543	0.012173248
C13	0.014874615	0.000464554	0.000943416	0.013466645
C14	0.016174764	0.000465151	0.000951278	0.014758335
C15	0.017473197	0.000465747	0.00095913	0.01604832
C16	0.018769916	0.000466342	0.000966972	0.017336603
C17	0.020064924	0.000466936	0.000974803	0.018623185
C18	0.021358223	0.00046753	0.000982624	0.019908069
C19	0.022649815	0.000468123	0.000990434	0.021191258
C20	0.023939702	0.000468714	0.000998234	0.022472753
C21	0.025227887	0.000469306	0.001006024	0.023752557
C22	0.026514372	0.000469896	0.001013804	0.025030671
<b>C23</b>	<b>0.027799158</b>	<b>0.000470486</b>	<b>0.001021574</b>	<b>0.026307099</b>
C24	0.02908225	0.000471075	0.001029333	0.027581842
C25	0.030363648	0.000471663	0.001037082	0.028854903
C26	0.031643354	0.00047225	0.00104482	0.030126284
C27	0.032921372	0.000472837	0.001052549	0.031395987
C28	0.034197703	0.000473422	0.001060267	0.032664014
C29	0.03547235	0.000474007	0.001067975	0.033930367
C30	0.036745314	0.000474591	0.001075673	0.03519505
C31	0.038016598	0.000475175	0.001083361	0.036458063

Coefficientes de endogamia para una población de 6,000 individuos bajo selección masal, con una presión de selección de 5 % (300 mazorcas) y 20 semillas por mazorca.

Bajo esta consideración el cálculo de la varianza aditiva y de dominancia según Cockerham (1956) y Molina (1992) es el siguiente:  $Cov. FMH = ([1+Fh]/4) \sigma_A^2$  y  $Cov. FHC = ([2+Fm+Fh]/4) \sigma_A^2 + ([1+Fm]/2 * [1+Fh]/2) \sigma_D^2$ . Tomando en cuenta que el valor de Fm o Fh en la generación 23 es de 0.027799158, la equivalencia de covarianzas de parientes y varianzas genéticas es la siguiente:

$$Cov MH = \hat{\sigma}_{FMH}^2 = \frac{1 + 0.027799158}{4} \hat{\sigma}_A^2$$

$$Cov HC = \hat{\sigma}_{FHC}^2 = \frac{2 + 2(0.02779915)}{4} \hat{\sigma}_A^2 + \frac{1 + 2(0.027799158) + 0.027799158^2}{4} \hat{\sigma}_D^2$$

De este modo:

$$\hat{\sigma}_A^2 = 3.891810933 \hat{\sigma}_{FMH}^2 = \text{Varianza aditiva}$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = 3.786548085(\hat{\sigma}_{FHC}^2 - 2\hat{\sigma}_{FMH}^2) = \text{Varianza de dominancia}$$

Para cuantificar la importancia de la varianza aditiva respecto a la de dominancia, se estimó la relación  $\hat{\sigma}_A^2/\hat{\sigma}_D^2$ .

#### **3.4.4. Coeficientes de varianza genética**

Los coeficientes de variación genética fueron estimados mediante las expresiones  $C.V.A. = \sqrt{\hat{\sigma}_A^2}/\bar{x} * 100$  y  $C.V.D. = \sqrt{\hat{\sigma}_D^2}/\bar{x} * 100$ , donde  $\bar{x}$  es la media fenotípica de cada población evaluada, por ambiente y combinado de ambientes.

#### **3.4.5. Relación $Z_{24}/Z_0$**

Para conocer la diferencia relativa entre ambas poblaciones en estudio se estimó la relación  $Z_{24}/Z_0$ .

### 3.6. Estimación de la respuesta a la selección ( $R$ )

La diferencias entre el rendimiento promedio de la población mejorada y el de la población original se tomó como la ganancia obtenida (para cada ambiente y combinación de ambientes) o respuesta real en los 24 ciclos de SMVE.

Se obtuvieron las desviaciones estándar de las varianzas fenotípicas correspondientes a cada tipo de selección (simple y combinada) y se obtuvo la respuesta total esperada ( $R$ ) para metodologías simples y  $R_c$  para metodologías combinadas, así como la respuesta por ciclo para diferentes métodos, según las formulas descritas por Empig *et al.*, (1972), Márquez (1980) y Molina (1992), suponiendo una presión de selección total de 5%, para los métodos simples y, de 20% entre familias y 25% dentro de familias para los métodos combinados.

Para las varianzas de las medias fenotípicas de FHC ( $\hat{\sigma}_{FHC}^2$ ) y FMH ( $\hat{\sigma}_{FMH}^2$ ), se usaron las siguientes expresiones (Molina, 1992; Sahagún, 2001):

$$\text{Un ambiente: } \hat{\sigma}_{FHC}^2 = \frac{\hat{\sigma}_e^2}{r} + \hat{\sigma}_{FHC}^2 = \sqrt{\frac{M_3}{ra}}; \quad \hat{\sigma}_{FMH}^2 = \frac{\hat{\sigma}_e^2}{r} + \hat{\sigma}_{FMH}^2 = \sqrt{\frac{M_2}{ra}}$$

$$\text{"a" ambientes: } \hat{\sigma}_{FHC}^2 = \frac{\hat{\sigma}_e^2}{ra} + \frac{\hat{\sigma}_{FHCxA}^2}{a} + \hat{\sigma}_{FHC}^2 = \sqrt{\frac{M_3}{ra}}; \quad \hat{\sigma}_{FMH}^2 = \frac{\hat{\sigma}_e^2}{ra} + \frac{\hat{\sigma}_{FMHxA}^2}{a} + \hat{\sigma}_{FMH}^2 = \sqrt{\frac{M_2}{ra}}$$

Para las varianzas fenotípicas dentro de cada tipo de familia se usó la varianza del error  $\sigma_e^2$ , para el análisis de varianza de FHC o FMH, ya que:

$$\sigma_{e(MH)}^2 = \sigma_p^2 - cov MH = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2 - \frac{1}{4}\sigma_A^2 = \frac{3}{4}\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2$$

Es decir  $\sigma_{e(MH)}^2 =$  varianza fenotípica dentro de FMH, donde  $\sigma_E^2 =$  varianza ecológica o ambiental dentro de FMH.

$$\sigma_{e(HC)}^2 = \sigma_p^2 - cov HC = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2 - \frac{1}{2}\sigma_A^2 - \frac{1}{4}\sigma_D^2 = \frac{1}{2}\sigma_A^2 + \frac{3}{4}\sigma_D^2 + \sigma_E^2$$

Es decir  $\sigma_{e(HC)}^2 =$  varianza fenotípica dentro de FHC, donde  $\sigma_E^2 =$  varianza ecológica o ambiental dentro de FHC.

Para el caso de  $\hat{\sigma}_p^2$  se empleó el valor obtenido con la siguiente fórmula.

$$\hat{\sigma}_p^2 = \hat{\sigma}_{MH}^2 + \hat{\sigma}_{MHa}^2 + \hat{\sigma}_{e(MH)}^2 = \frac{1}{4}\sigma_A^2 + \frac{3}{4}\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{E_D}^2 + \sigma_{E_E}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{E_D}^2 + \sigma_{E_E}^2$$

Las formulas correspondientes a cada tipo de selección, simple y combinada, son:

- a) Selección masal con control solo del progenitor femenino (SM<sub>1</sub>) (1 ciclo agrícola):

$$R = \frac{i \left(\frac{1}{2}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_p}$$

- b) Selección de familias de medios hermanos (SFMH) (3 ciclos agrícolas: 1 ciclo para formación de las familias, 1 de evaluación y 1 para recombinación):

$$R = \frac{i \left(\frac{1}{4}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{FMH}}$$

- c) Selección de familias de hermanos completos (SFHC) (3 ciclos agrícolas: 1 ciclo para formación de las familias, 1 de evaluación y 1 para recombinación):

$$R = \frac{i \left(\frac{1}{2}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{FHC}}$$

- d) Selección por prueba de progenie (SPP) (3 ciclos agrícolas: 1 ciclo de formación de familias de medios hermanos paternos y autofecundación de progenitores masculinos, 1 ciclo de evaluación de FMHP, 1 ciclo de recombinación de progenitores masculinos seleccionados):

$$R = \frac{i \left(\frac{1}{2}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{FMH}}$$

- e) Selección Modificada Mazorca por Surco (SMMS) (1 ciclo agrícola):

$$R_c = \frac{i_E \left(\frac{1}{8}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{FMH}} + \frac{i_D \left(\frac{3}{8}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{DFMH}}$$

f) Selección Familiar de Progenies Autofecundadas (SFPA) (2 ciclos agrícolas: 1 ciclo para autofecundar las plantas de todas las familias del lote de evaluación y selección

masal, 1 ciclo de recombinación): 
$$R_c = \frac{i_E \left(\frac{1}{4}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{FMH}} + \frac{i_D \left(\frac{3}{4}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{DFMH}}$$

g) Selección de FHC y masal dentro de familias (SHCSM<sub>1</sub>) (3 ciclos de selección: 1 ciclo para formar las familias, 1 ciclo para evaluar, seleccionar familias e individuos y

1 para recombinación): 
$$R_c = \frac{i_E \left(\frac{1}{4}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{FHC}} + \frac{i_D \left(\frac{1}{4}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{DFHC}}$$

h) Selección Familiar Combinada Alternante (SFCA) (2 ciclos agrícolas: 1 ciclo de SFPA, 1 ciclo de SAHSM<sub>1</sub>):

$$R_c = \left[ \frac{i_E \left(\frac{1}{4}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{FMH}} + \frac{i_D \left(\frac{3}{4}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{DFMH}} \right] + \left[ \frac{i_E \left(\frac{1}{2}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{FAH}} + \frac{i_D \left(\frac{1}{4}\hat{\sigma}_A^2\right)}{\hat{\sigma}_{DFAH}} \right],$$

en este ultimo caso, al no tener un estimador de varianza de autohermanos, se tomara en cuenta el estimador de hermanos completos, que es el que más se aproxima a éste,

Dónde:

R = Respuesta a la selección de métodos simples.

R<sub>c</sub> = Respuesta total a métodos de selección combinada.

i = intensidad de selección correspondiente a una presión de selección de 5% = 2.063.

i<sub>E</sub> = intensidad de selección *entre* familias para una presión de selección de 20% = 1.400

i<sub>D</sub> = intensidad de selección *dentro* de familias para una presión de 25% (0.25 x 0.2 = 0.05); 5% = 2.063

Se hizo una comparación entre las respuestas de las diferentes metodologías a fin de conocer la eficiencia relativa entre los métodos, con base en los datos obtenidos en los análisis combinados (1 y 2) para cada población.

Con la finalidad de tener una estimación de la eficiencia relativa de la selección masal efectuada en la población original, se hizo una comparación entre los avances genéticos observados y el avance esperado por medio de la selección masal.



### 3.5. Heredabilidad en sentido restringido y heredabilidad realizada

La estimación de la heredabilidad en sentido restringido ( $h^2$ ) es definida como la proporción de la varianza total que es atribuible a los efectos aditivos de los genes (Falconer, 1978; Molina, 1992), y se expresa como:

$$h^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_P^2} \text{ que se estima por } h^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_f^2 + \hat{\sigma}_{fa}^2 + \hat{\sigma}_e^2}$$

Donde  $\hat{\sigma}_f^2$  es la varianza de familias,  $\hat{\sigma}_{fa}^2$  es la varianza de interacción de familias x ambientes y es  $\hat{\sigma}_e^2$  la varianza del error.

La heredabilidad realizada se calcula a partir de los resultados de un experimento de selección (Nyquist, 1991). Esta sólo puede obtenerse después de que la selección ha ocurrido por varias generaciones o ciclos. La heredabilidad realizada puede ser usada para predecir el cambio en las subsecuentes generaciones de selección. Según Nyquist (1991) existen diferentes métodos para estimar la heredabilidad realizada, sin embargo, esta puede obtenerse de la ecuación general de la respuesta a la selección, después de que esta ha sido efectuada. Molina (1991) indica que la **R** puede expresarse también como:

$$\Delta G = Sh^2$$

Lo cual también puede expresarse en términos de  $k$  o  $i$ , el diferencial de selección estandarizado:

$$\Delta G = k\sigma_p h^2$$

Sin embargo, la **R** también está afectada por un factor  $c$ , el cual puede definirse como el control parental o la fracción de varianza aditiva explotada por la metodología de selección; así, para la selección masal se puede despejar como:

$$\Delta G = k \frac{\frac{1}{2} \sigma_A^2}{\sigma_p} = k \frac{1}{2} \left( \frac{\sigma_A^2}{\sigma_p^2} \right) \sigma_p = k \frac{1}{2} h^2 \sigma_p \therefore \frac{2\Delta G}{k\sigma_p} = h^2$$

En este caso, la  $\Delta G$  puede ser calculada como:

$$\Delta G_{real} = \frac{(\bar{X}_s - \bar{X}_0)}{n}$$

Donde  $n$  es el número de ciclos de selección efectuados en la variedad original.

Al sustituir en la fórmula de la heredabilidad realizada se obtiene:

$$h^2 = \frac{2 [(\bar{X}_s - \bar{X}_0)/n]}{k\sigma_p}$$

## **IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

La distribución del rendimiento por planta (RPP) de  $Z_0$  a través de ambientes y en promedio de ambientes, resultó menos uniforme que la de  $Z_{24}$  (Figura 7.1). Las diferencias entre la media y los valores observados en cada ambiente, indican que la interacción de éste con cada una de las familias es alta. Excepto la familia 29 de HC de  $Z_{24}$ , todas las demás superaron a las de  $Z_0$ .

### **4.1. Análisis de varianza**

En los Cuadros 4.1 y 4.2, se presentan los análisis de varianza por ambiente y combinados, respectivamente. Se hace una partición de Familias en Familias de Medios Hermanos (FMH) y Familias de Hermanos Completos (FHC), así como del Error de Familias en Error de FMH y Error de FHC. Esta última partición se hizo para tener un estimador propio de la varianza fenotípica de las FMH por un lado, y por el otro la varianza fenotípica de las FHC. Así mismo, se muestran los coeficientes de variación (C.V.) por ambiente y combinando ambientes. Tanto en los análisis por ambiente como en los combinados, los C.V. resultaron con valores menores de 20%, propios de un diseño de bloques completos al azar, por lo que la información estadística generada debe considerarse confiable (Reyes, 1990b; Padrón, 1996).

En el análisis de varianza por ambiente (Cuadro 4.1) se observan diferencias altamente significativas ( $p \leq 0.01$ ) entre Familias, en ambas poblaciones. Estas diferencias se mantuvieron en las FHC en la mayoría de los ambientes; en cambio, en las FMH el grado de significancia fue muy variable a través de los ambientes. En la mayoría de los casos, el contraste FMH vs. FHC resultó significativo o altamente significativo, indicando que hubo diferencias en RPP entre el promedio de las FMH y el de las FHC.

**Cuadro 4.1.** Cuadrados medios del análisis de varianza por ambiente en  $Z_0$  y  $Z_{24}$ .

F. V.	<i>Zac. 58 Original</i>					<i>Zac. 58 SM<sub>24</sub></i>				
	Ambientes									
	g.l.	1	2	3	4	g.l.	1	2	3	4
Repeticiones	1	72.78	37.66	414.38 *	894.56 **	1	1,303.17 *	74.14	74.60	193.00
Familias	69	196.88 **	196.08 **	204.68 **	128.63 **	79	881.37 **	473.78 **	798.70 **	453.25 **
FMH	34	146.32 *	174.13 *	178.67	112.02 **	39	589.48 **	271.97	719.53 **	354.00
FHC	34	239.26 *	217.54 **	175.52 *	145.42 **	39	1144.46 **	615.42 **	866.92 **	539.84 **
FMH vs. FHC	1	474.78 *	213.10	2,080.55 **	122.79	1	2,004.43 **	2,820.25 **	1,225.89 *	946.96
Error de Familias	69	96.49	74.01	98.05	43.13	79	234.31	219.84	285.28	269.09
Error FMH	34	77.97	89.54	107.50	48.35	39	272.41	196.08	201.75	297.58
Error FHC	34	116.18	60.48	90.03	38.75	39	202.22	248.86	354.00	245.86
Error (FMH vs. FHC)	1	56.71	6.01	49.43	14.57	1	0	14.7	862.87	63.95
Total	139					159				
C.V.		14.33	14.05	17.75	9.93		11.42	14.15	14.85	13.14

\*, \*\*Significativo al 5% ( $p \leq 0.05$ ) y al 1% ( $p \leq 0.01$ ), respectivamente; F. V.: Fuente de variación; g.l.: Grados de libertad; C.V.: Coeficiente de Variación.

En los análisis de varianza combinados (Cuadro 4.2) se observa que hubo diferencias altamente significativas entre Ambientes, Familias, FMH, FHC y en el contraste FMH vs. FHC en los dos análisis combinados de ambas poblaciones.

El hecho que los análisis combinados en ambas poblaciones mostraran diferencias altamente significativas en los factores Familias, FMH, FHC, y el contraste FMH vs. FHC, y que los análisis por ambiente para estos mismos factores hayan mostrado alta variación en el grado de significancia estadística significa que debe evitarse, en lo posible, hacer inferencias basadas en experimentos realizados en un solo ambiente (Reyes *et al.*, 2007).

En la interacción de los tipos de familias con los ambientes, se observa (Cuadro 4.2) que las FHC tendieron a interactuar más con los ambientes que las FMH. Esto fue así porque de los cuatro casos de interacción FHC x Amb, tres resultaron con algún grado de significancia, y sólo uno resultó no significativo; en cambio, de los cuatro casos de interacción FMH x Amb, hubo significancia en dos casos y no significancia en los otros dos. La mayor interacción de las FHC con ambientes en relación con la de las FMH se debió a que mientras mayor es el grado de parentesco entre los individuos de la familia, mayor es la interacción con los ambientes (Molina, 1992).

**Cuadro 4.2.** Cuadrados medios de los análisis de varianza combinados en  $Z_0$  y  $Z_{24}$ .

F. V.	Zac. 58 Original				Zac. 58 SM <sub>24</sub>			
	g.l.	1	g.l.	2	g.l.	1	g.l.	2
Amb	3	4,460.28 **	2	1,941.99 **	3	26,095.00 **	2	35,763.64 **
Reps/Amb	4	354.85 **	3	335.00 **	4	411.23	3	523.44
Familias	69	381.41 **	69	339.17 **	79	1,532.80 **	79	1,152.02 **
FMH	34	258.32 **	34	252.88 **	39	940.53 **	39	611.74 **
FHC	34	452.01 **	34	413.34 **	39	1,992.67 **	39	1,580.37 **
FMH vs. FHC	1	2,166.04 **	1	751.08 **	1	6,696.30 **	1	5,516.86 **
Familias x Amb	207	114.96 **	138	91.22	237	358.10 **	158	328.19 *
FMH x Amb	102	117.61 *	68	89.80	117	331.49 *	78	301.86
FHC x Amb	102	108.58 *	68	94.44	117	391.32 **	78	359.67 *
(FMH vs. FHC) x Amb	3	241.73	2	29.79	3	100.41	2	127.39
Error de Familias	276	77.92	207	71.21	316	252.13	237	241.08
Error FMH	136	80.84	102	71.95	156	241.95	117	255.36
Error FHC	136	76.36	102	71.80	156	262.73	117	232.31
Error (FMH vs. FHC) x Amb	4	31.68	3	25.99	4	235.75	3	26.19
Total	559		419		639		479	
C.V.		14.03		12.92		13.31		12.81

\*, \*\*Significativo al 5% ( $p \leq 0.05$ ) y al 1% ( $p \leq 0.01$ ), respectivamente; g.l.: Grados de libertad; Reps: Repeticiones; Amb: Ambientes.

#### 4.2. Comparación de medias fenotípicas

En los análisis por ambiente y combinados (Cuadro 4.3) se observa que tanto el rendimiento promedio de las FMH como el de FHC de  $Z_{24}$  fueron superiores a los de los dos tipos de familias de  $Z_0$ . También, el promedio de familias ( $\bar{F} = (MH + HC)/2$ ) de  $Z_{24}$  fue superior al de  $Z_0$  ( $\bar{F}$ ) (letras minúsculas). Resultados similares a los anteriores fueron obtenidos por Vargas *et al.* (1982), Celis *et al.* (1986), Sahagún *et al.* (1991), Sahagún y Molina (1994), y Sahagún (2001) en otros ciclos avanzados de SMVE en  $Z_0$ .

Al comparar las medias de rendimiento de FMH con las de FHC, en cada población, se encontró que las FHC superaron estadísticamente a las FMH (letras mayúsculas) en dos de los cuatro ambientes y en los dos análisis combinados en ambas poblaciones.

La superioridad en rendimiento de las FHC sobre las FMH, en ambas poblaciones es evidente (Molina, 1992). En la comparación de ambientes, se observa que los mayores

rendimientos de ambas poblaciones se obtuvieron en el Ambiente 1 (Montecillo, 2007), y los menores en el Ambiente 3 (Chapingo, 2009) para  $Z_0$ , y en el Ambiente 2 (Montecillo, 2008) para  $Z_{24}$ .

**Cuadro 4.3.** Medias fenotípicas (g/planta) y sus diferencias en FMH y FHC de  $Z_0$  y  $Z_{24}$ , en cuatro ambientes y sus combinaciones.

Fam	Pob	Ambientes								Combinado			
		1		2		3		4		1	2		
		$\Delta\%§$	$\Delta\%$	$\Delta\%$	$\Delta\%$	$\Delta\%$	$\Delta\%$	$\Delta\%$	$\Delta\%$	$\Delta\%$			
FMH	$\bar{Z}_{24}$	130.5 aB	100.6 aB	110.9 aA	122.4 aA	116.1 aB	117.8 aB						
	$\bar{Z}_0$	66.7 bB	60.0 bA	51.9 bB	65.2 bA	61.0 bB	64.0 bB						
	$\Delta†$	63.8**	95.6	40.6**	67.7	59.0**	113.6	57.2**	87.7	55.1**	90.5	53.9**	84.2
FHC	$\bar{Z}_{24}$	137.6 aA	109.0 aA	116.5 aA	127.3 aA	122.6 aA	124.6 aA						
	$\bar{Z}_0$	70.4 bA	62.5 bA	59.6 bA	67.1 bA	64.9 bA	66.6 bA						
	$\Delta$	67.2**	95.4	46.5**	74.4	56.8**	95.3	60.2**	89.8	57.7**	88.9	58.0**	87.0
Gral.	$\bar{Z}_{24}$	134.0 a	104.8 a	113.7 a	124.8 A	119.3 a	121.2 a						
	$\bar{Z}_0$	68.5 b	61.2 b	55.8 b	66.1 b	62.9 b	65.3 b						
	$\Delta$	65.5**	95.5	43.6**	71.2	57.9**	103.8	58.7**	88.8	56.4**	89.6	55.9**	85.6
% †		3.98		2.97		4.32		3.70		3.73		3.57	

Fam: Familia; Pob: Población; †: diferencia entre  $Z_{24}$  y  $Z_0$ ; § diferencia en porcentaje de  $Z_{24}$  y  $Z_0$ , respecto de  $Z_0$ ; Medias con igual letra minúscula para un mismo tipo de familia de poblaciones diferentes, en un mismo ambiente o combinación de ambientes son estadísticamente iguales (*Tukey*,  $p \leq 0.01$ ); Medias con igual letra mayúscula para diferentes tipos de familias de la misma población, en un mismo ambiente y combinación de ambientes son estadísticamente iguales (*Tukey*,  $p \leq 0.01$ ); † Incremento promedio por ciclo; \*, \*\* Significativo al 0.05 y 0.01, respectivamente. La diferencia entre medias se calculó como:  $t' = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{S_{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}} = \frac{\bar{d}}{S_{\bar{d}}}$

donde:  $S_{\bar{d}} = \sqrt{\left(\frac{S_1^2}{n_1} + \frac{S_2^2}{n_2}\right)}$ ;  $S_1^2 = SCE Z_0$ ;  $S_2^2 = SCE Z_{24}$ ; al no tener  $t'$  la distribución de Student, el valor de  $t'$  se calcula como  $t' = \frac{w_1 t_1 + w_2 t_2}{w_1 + w_2}$  donde  $w_1 = S_1^2/n_1$ ,  $w_2 = S_2^2/n_2$ ,  $t_1$  y  $t_2$  son los valores de la  $t$  de Student para  $n_1 - 1$  y  $n_2 - 1$  grados de libertad. El valor  $t'$  corresponde al valor tabulado (Steel y Torrie, 1960).

Como antes se indicó (Cuadro 4.3) el rendimiento promedio de las FMH de  $Z_{24}$  fue superior al de las FMH de  $Z_0$ . Este incremento fue del orden del 90% para tres de los cuatro ambientes y los dos análisis combinados. Siguiendo este mismo análisis se observa (Cuadro 4.4) que el 90% de superioridad de las FMH de  $Z_{24}$  sobre las FMH de  $Z_0$  se mantiene en las FHC de  $Z_{24}$  sobre las de  $Z_0$ , y desde luego también entre el promedio de las familias ( $\bar{F}$ ) de  $Z_{24}$  y las de  $Z_0$ .

Vargas *et al.*, (1982), obtuvieron en el ciclo 10 de Zac. 58 un incremento en la media fenotípica de 32.5% en relación al material original. Sahagún (2001) indica que en el ciclo 24 (Zac. 58 SM<sub>24</sub>) los incrementos fueron superiores en 76.6% con respecto a Zac. 58 original. Los resultados de estos autores y los de este estudio, indican que la ganancia genética por ciclo de selección para RPP, ha sido significativa y constante a lo largo del proceso de selección, con valores de 3.25% (Vargas *et al.*, 1982), 3.19% (Sahagún, 2001) y en este estudio, 3.73% en el análisis Combinado 1 y 3.57% en el Combinado 2. Estas ganancias porcentuales coinciden con las obtenidas por Molina (1983) a través de diferentes ciclos de selección de Zac. 58.

### 4.3. Estimación de componentes de varianza

#### 4.3.1. Componentes de varianza del diseño

Los componentes de varianza del diseño ( $\sigma_{FMH}^2$ ,  $\sigma_{FHC}^2$ ,  $\sigma_{(FMH)x(a)}^2$ ,  $\sigma_{(FHC)x(a)}^2$ ,  $\sigma_{e'i}^2$ ,  $\sigma_{e''i}^2$ ) se obtienen de igualar el cuadrado medio del factor correspondiente a su esperanza matemática y despejando en esta igualdad el componente de varianza en cuestión (Cuadros 3.1 y 3.2). Puede observarse que en todos los ambientes y en las combinaciones 1 y 2 (Cuadro 4.4), la  $\sigma_{FHC}^2$  tendió a ser mayor que la  $\sigma_{FMH}^2$ , excepto en el Ambiente 3 para Z<sub>24</sub> donde ambas resultaron casi iguales; esto era de esperarse ya que  $\sigma_{FHC}^2 = \frac{1}{2}\sigma_A^2 + \frac{1}{4}\sigma_D^2 > \sigma_{FMH}^2 = \frac{1}{4}\sigma_A^2$  (Falconer, 1960; Molina, 1992). En la mayoría de los casos, la varianza del error de FMH ( $\sigma_{e'i}^2$ ) resultó mayor que la de FHC ( $\sigma_{e''i}^2$ ); esto también era de esperarse, puesto que en términos de componentes de varianzas genéticas,  $\sigma_{e'i}^2 = \frac{3}{4}\sigma_A^2 + \sigma_D^2 > \sigma_{e''i}^2 = \frac{1}{2}\sigma_A^2 + \frac{3}{4}\sigma_D^2$ . Estos últimos componentes equivalen a las varianzas *dentro* de FMH y *dentro* de FHC, respectivamente, es decir,  $\sigma_{e'i}^2 = \sigma_{DFMH}^2$ ;  $\sigma_{e''i}^2 = \sigma_{DFHC}^2$ .

En ambas poblaciones el componente de interacción FHC x Amb resultó mayor que el de la interacción FMH x Amb, excepto en el combinado 1 de Z<sub>0</sub>. Este comportamiento concuerda con lo esperado, ya que entre mayor sea el grado de parentesco

de los individuos dentro de las familias mayor es su interacción con los ambientes (Molina, 1992; Navarro *et al.*, 1992; Vásquez, 2000).

**Cuadro 4.4.** Estimadores de algunos componentes de varianza de familias en los análisis por ambiente y combinados para  $Z_0$  y  $Z_{24}$ .

	<i>Zac. 58 Original</i>						<i>Zac. 58 SM<sub>24</sub></i>					
	Ambientes				Combinado		Ambientes				Combinado	
	1	2	3	4	1	2	1	2	3	4	1	2
FMH	34.18	42.30	35.58	31.83	17.59	27.18	158.54	37.94	258.89	28.21	76.13	51.65
FHC	61.54	78.53	42.75	53.34	42.93	53.15	471.12	183.28	256.46	146.99	200.17	203.45
FMH x Amb					18.38	8.92					44.77	23.25
FHC x Amb					16.11	11.32					64.29	63.68
Error FMH	77.97	89.54	107.50	48.35	80.84	71.95	272.41	196.08	201.75	297.58	241.95	255.36
Error FHC	116.18	60.48	90.03	38.75	76.36	71.80	202.22	248.86	354.00	245.86	262.73	232.31

#### 4.3.2. Componentes de varianza genética y su relación ( $\sigma^2_A/\sigma^2_D$ )

En los análisis por ambiente, así como en los combinados (Cuadro 4.6), se observa que los estimadores de  $\sigma^2_A$  fueron positivos en las dos poblaciones; en  $Z_0$  no hubo grandes diferencias entre ellos; por el contrario, en  $Z_{24}$  se observaron grandes diferencias de  $\hat{\sigma}^2_A$  entre ambientes, y relativamente pequeñas en los análisis combinados. De acuerdo con Reyes *et al.*, (2007), la irregularidad de los valores del estimador de un parámetro es común cuando su estimación proviene de un solo ambiente, tal es el caso de  $\hat{\sigma}^2_A$  de  $Z_{24}$ . De aquí que el estimador más insesgado de un parámetro es aquel que en su obtención ha participado el mayor número posible de ambientes de evaluación.

Por efecto de la selección, se esperaba que la varianza de la población original disminuyera conforme avanza el proceso de selección (Briggs y Knowles, 1967; Molina, 1992); en esta forma, los valores de los estimadores de  $\sigma^2_A$  de  $Z_0$  debían haber sido significativamente mayores que los de  $Z_{24}$ ; esto no ocurrió en ninguno de los casos. Un comportamiento similar al caso señalado lo observaron Sahagún *et al.*, (1991) y Sahagún (2001). Este mismo autor (Sahagún, 2001), señala que al contrario del Diseño I de Comstock y Robinson (1948, 1952), los  $\hat{\sigma}^2_A$  obtenidos con el diseño de FMHM de cruza fraternales masivas suelen carecer de consistencia y ser frecuentemente superiores a los de



la población original cuando se emplea un número muy bajo de familias, o cuando no hay equilibrio de ligamiento, así como a la posible presencia de epístasis. La estructura de familias para la obtención de varianzas también influye en la estimación de la varianza genética, como lo reporta Sahagún (2001), ya que en el diseño de cruza fraternales masivas de este autor, el C.V.A. del rendimiento por planta no disminuyó de  $Z_0$  a  $Z_{24}$ , tanto en los análisis por ambiente como en el combinado. Otra posible causa puede atribuirse a la diferencia en los niveles de endogamia de la poblaciones que están siendo comparadas, ya que si la endogamia de la población mejorada es superior a la de la población original, la varianza genética se podría ver seriamente afectada (Sahagún y García, 2009), y si no se hace el ajuste correspondiente en la estimación de las varianzas genéticas aditiva y de dominancia, éstas se sobre-estimarán. Asimismo, estos inesperados resultados pueden atribuirse a la forma en que se compararon las varianzas de ambas poblaciones. Cuando las comparaciones se hacen con valores absolutos de los estimadores de varianza se puede llegar a resultados equivocados (Molina, 1992); por esta razón, las comparaciones entre varianzas deben hacerse con valores relativos a la media de cada población, sobre todo si las medias fenotípicas de las poblaciones son significativamente diferentes entre ellas.

En relación con el estimador de  $\sigma_D^2$ , se observa (Cuadro 4.5) que en todos los ambientes el estimador de  $\sigma_D^2$  resultó negativo en  $Z_0$ , y positivo en  $Z_{24}$  con la excepción del Ambiente 3. El origen de los estimadores negativos de  $\sigma_D^2$  puede atribuirse, como lo señala la literatura respectiva, a la aleatorización irregular en el esquema de apareamiento, como es el cruzamiento de plantas precoces con precoces o tardías con tardías; tamaño de muestra inadecuado; modelo genético o estadístico inadecuado; efectos de competencia o errores de muestreo (Robinson *et al.*, 1954; Márquez y Hallauer, 1970; Obilanda *et al.*, 1979; Bridges y Knapp, 1987; Reeder *et al.*, 1987). Otros autores atribuyen la obtención de estimadores negativos de  $\sigma_D^2$  a la inclusión de efectos epistáticos y de interacción genotipo-ambiente (Lindsey *et al.*, 1962). Otra explicación es que los valores negativos de  $\sigma_D^2$  por ambiente en  $Z_0$  pudieran deberse al bajo número de familias de ambos tipos. Al respecto, Vanegas *et al.*, (1984) indican que cuando se combinan FMH con FHC para la estimación de  $\sigma_D^2$ , se deben usar cuando menos 100 familias de cada tipo. En esta forma, al aumentar el número de familias, y de ambientes en los análisis combinados es posible eliminar el efecto de

interacción genotipo x ambiente y así dejar libre el estimador de las varianzas de FMH y de FHC, y operando así los estimadores de  $\sigma_D^2$  resultaron positivos en la mayoría de los casos.

Los resultados anteriores indican que la estimación de parámetros genéticos no debe basarse únicamente en la información obtenida en un solo ambiente. Con los valores de  $\sigma_D^2$  tan discordantes en los análisis por ambiente no es posible llegar a conclusión alguna, y tampoco en la relación  $\hat{\sigma}_A^2/\hat{\sigma}_D^2$ ; sin embargo, en los análisis combinados se observa una tendencia a que la relación  $\hat{\sigma}_A^2/\hat{\sigma}_D^2$  de  $Z_{24}$  sea menor que la de  $Z_0$ , debido a que  $\sigma_D^2$  tiende a aumentar en ciclos avanzados de selección (Vargas *et al.*, 1982; Celis *et al.*, 1986; Sahagún *et al.*, 1991). Esta relación ( $\sigma_A^2/\sigma_D^2$ ) se redujo de 2.27 en el Combinado 1 de  $Z_0$ , a 1.59 en el Combinado 1 de  $Z_{24}$ . En todos los demás casos, el resultado fue indefinido ( $\infty$ ) por tener un estimador negativo de dominancia. Sahagún (2001) también encontró reducciones en la relación  $\sigma_A^2/\sigma_D^2$  al emplear el DFMHM en las mismas poblaciones del presente estudio. Un resultado similar a la relación de este estudio fue encontrado por Sahagún *et al.*, (1991) y Sahagún y Molina (1994), donde indican que el estimador de  $\sigma_A^2$  en el análisis combinado fue 2.48 veces mayor que el de  $\sigma_D^2$  en  $Z_0$ . Los estudios anteriores muestran que la relación  $\sigma_A^2/\sigma_D^2$  en  $Z_{12}$  *in situ* resultó con un valor de 1.03, mientras que en  $Z_{18}$  rotativa el valor fue de 1.14; como se observa, estos valores son algo inferiores al obtenido en el presente estudio para  $Z_{24}$ , que fue de 1.59.

#### 4.3.3. Coeficientes de variación genética

En el Cuadro 4.5 aparecen los valores de  $\sigma_A^2$  de  $Z_0$  y  $Z_{24}$ . Se esperaba que la  $\sigma_A^2$  de  $Z_0$  fuera mayor que la de  $Z_{24}$ ; sin embargo, de las seis comparaciones entre  $Z_0$  y  $Z_{24}$ , sólo en dos casos la  $\sigma_A^2$  de  $Z_0$  resultó mayor que la de  $Z_{24}$ ; es decir, en los cuatro casos restantes la  $\sigma_A^2$  de  $Z_0$  resultó menor que la de  $Z_{24}$ . Por esta razón, como se indicó anteriormente, las comparaciones entre varianzas no deben hacerse con sus propios valores absolutos, sino en términos de sus respectivos valores relativos a la media fenotípica de cada población; es decir, con base en el C.V.A. En efecto, cuando se usaron los valores de C.V.A. se encontró, en tres de los seis casos, que el C.V.A. de  $Z_0$  resultó casi dos veces mayor que el de  $Z_{24}$  (Ambientes 2 y 4, y Combinado 2), mientras que en los casos restantes, el C.V.A. de  $Z_0$  fue

menor que el de  $Z_{24}$ , pero con diferencias relativamente pequeñas. Esto indica que el C.V.A. es un mejor indicador de la magnitud real de la varianza genética aditiva.

Sahagún *et al.*, (1991) encontraron que el C.V.A. de ciclos avanzados de SM en Zac. 58, tendió a ser menor que el de la variedad original. En un trabajo posterior, Sahagún (2001) encontró que la magnitud de C.V.A. obtenido del diseño de cruza fraternales masivas (DFMH) no disminuyó, ni en los análisis por ambiente ni en el análisis combinado; esto quiere decir que los resultados dependen del diseño genético que se use para su estimación, de tal suerte que con el Diseño I de Comstock y Robinson (1948, 1952), así como con el inverso del Diseño I, el C.V.A. de  $Z_0$  fue mayor que el de  $Z_{24}$ .

Todos los casos en que el estimador de  $\sigma_D^2$  resultó negativo se consideraron estimadores de  $\sigma_D^2$  igual a cero; esto ocurrió en todos los ambientes y en el Combinado 2 de  $Z_0$  y en el Ambiente 3 de  $Z_{24}$ ; por esta razón no fue posible estimar los correspondientes valores de C.V.D. El Combinado 1 de  $Z_0$  fue el único caso donde fue posible estimar el C.V.D., en este caso se obtuvo un valor de 8.85, mientras que en el Combinado 1 de  $Z_{24}$  su valor fue de 22; esto indica que la  $\sigma_D^2$  aumenta conforme se avanza en el proceso de selección. Estos valores están de acuerdo con lo esperado (Molina, 1992), ya que mientras el C.V.A. tiende a disminuir por efecto de la selección, el C.V.D. tiende a aumentar.

**Cuadro 4.5.** Estimadores de varianza genética aditiva, de dominancia, relación  $\sigma_A^2/\sigma_D^2$ , coeficiente de varianza genética aditiva (C.V.A.) y de dominancia (C.V.D.), para RPP en  $Z_0$  y  $Z_{24}$  por ambiente y combinación de ambientes.

	<i>Zac. 58 Original</i>						<i>Zac. 58 SM<sub>24</sub></i>					
	Ambiente				Combinado		Ambiente				Combinado	
	1	2	3	4	1	2	1	2	3	4	1	2
$\hat{\sigma}_A^2$	136.7	169.18	142.34	127.33	70.36	108.72	617.01	147.66	1007.55	109.79	296.28	201.01
$\hat{\sigma}_D^2$	-27.24	-24.25	-113.7	-41.31	31.00	-4.84	583.28	406.68	-989.50	342.95	181.41	379.22
$\hat{\sigma}_A^2/\hat{\sigma}_D^2$	$\infty^\dagger$	$\infty^\dagger$	$\infty^\dagger$	$\infty^\dagger$	2.27	$\infty^\dagger$	1.06	0.36	$\infty^\dagger$	0.32	1.63	0.53
C.V.A.	17.06	21.24	21.38	17.06	13.33	15.97	18.54	11.59	27.92	8.40	14.43	11.70
C.V.D.	0¶	0¶	0¶	0¶	8.85	0¶	18.02	19.24	0¶	14.84	11.29	16.07

$\infty^\dagger$ : coeficiente de cualquier cantidad dividida entre cero; 0¶: cualquier valor negativo del estimador de  $\sigma_D^2$  se consideró igual a cero.

### 4.3.5. Relación $Z_{24}/Z_0$

En el Cuadro 4.6 se presenta la relación porcentual de  $Z_{24}/Z_0$  de  $\sigma_A^2$ ,  $\sigma_D^2$ , C.V.A. y C.V.D. por ambiente y en los análisis combinados 1 y 2.

Como anteriormente se ha señalado, no es conveniente hacer inferencias basadas en la información obtenida de un solo ambiente, sino en aquella resultante de la combinación de ambientes (Reyes *et al.*, 2007). En los análisis combinados (Cuadro 4.7) se observa que en valores absolutos de la relación  $Z_{24}/Z_0$  de  $\sigma_A^2$ ,  $Z_{24}$  fue 321.09% mayor que  $Z_0$  en el Combinado 1 y 84.88% en el Combinado 2, resultado contrario a lo esperado. En cambio, la relación  $Z_{24}/Z_0$  del C.V.A., resultó 8.25% en el Combinado 1, infiriéndose que la  $\sigma_A^2$  de  $Z_{24}$  fue 9.7% mayor que la de  $Z_0$ , resultado tampoco esperado; en cambio, en el Combinado 2 la relación resultó ser -26.73% lo que permite inferir que la  $\sigma_A^2$  tuvo una reducción aproximada del 27% al pasar de  $Z_0$  a  $Z_{24}$ .

Por su parte, la relación  $Z_{24}/Z_0$  de  $\sigma_D^2$  sólo pudo estimarse en el Combinado 1, con un valor de 485.19%, del cual se infiere que la  $\sigma_D^2$  de  $Z_{24}$  resultó casi 5 mayor que la de  $Z_0$ , tal como se esperaba; es decir, que la  $\sigma_A^2$  de  $Z_{24}$  disminuye y la  $\sigma_D^2$  aumenta conforme se avanza en el proceso de selección. El valor de relación  $Z_{24}/Z_0$  del C.V.D. es considerablemente mayor que el de la misma relación del C.V.A.; esto claramente indica que la  $\sigma_D^2$  en  $Z_{24}$  es mayor que la de  $Z_0$ ; es decir, que como antes se dijo, la  $\sigma_A^2$  disminuye con el aumento del número de ciclos de selección, mientras que la  $\sigma_D^2$  aumenta.

**Cuadro 4.6.** Relación porcentual  $Z_{24}/Z_0$  de  $\sigma_A^2$ ,  $\sigma_D^2$ , C.V.A. y C.V.D., por ambiente y combinación de ambientes.

	Ambiente				Combinado	
	1	2	3	4	1	2
$\sigma_A^2$ †	351.36%	-12.72%	607.84%	-13.77%	321.09%	84.88%
$\sigma_D^2$ †	$\infty$ ¶	$\infty$ ¶	$\infty$ ¶	$\infty$ ¶	485.19%	$\infty$ ¶
C.V.A. †	8.67%	-45.43%	30.59%	-50.76%	8.25%	-26.73%
C.V.D. †	-§	-§	-§	-§	27.57%	-§

† Relación  $(Z_{24} - Z_0)/Z_0 * 100$ ;  $\infty$  ¶ ya que el estimador de varianza de dominancia resulto negativo; § uno de los estimadores de comparación resultó ser 0

#### 4.5. Estimación del avance genético o respuesta a la selección ( $R$ )

##### 4.5.1. Varianza fenotípica: total, *entre* y *dentro* de familias.

Para la estimación de  $R$  en las diferentes metodologías de selección, además de la  $\sigma_A^2$  y de la intensidad de selección ( $i$ ) se requieren: la desviación estándar fenotípica total ( $\hat{\sigma}_p$ ), la desviación estándar fenotípica de la media de FMH y la de FHC ( $\hat{\sigma}_{\overline{FMH}}$ ,  $\hat{\sigma}_{\overline{FHC}}$ ), así como la desviación estándar fenotípica *dentro* de FMH y *dentro* de FHC ( $\hat{\sigma}_{X_D(FMH)}$ ,  $\hat{\sigma}_{X_D(FHC)}$ ). Los valores respectivos de los diferentes varianzas y desviaciones estándar por ambiente y para los análisis combinados 1 y 2 se presentan en el Cuadro 4.7.

Se observa en todos los casos que las desviaciones estándar de  $Z_{24}$  fueron claramente mayores que las de  $Z_0$ . Al analizar los tres componentes de  $\sigma_p^2$  ( $\sigma_G^2$ ,  $\sigma_E^2$  y  $\sigma_{GE}^2$ ), se espera que  $\sigma_G^2$  de  $Z_0$  sea mayor que la de  $Z_{24}$ , y que  $\sigma_E^2$  sea la misma en ambas poblaciones; en cambio, se esperan fuertes diferencias entre la  $\sigma_{GE}^2$  de ambas poblaciones, ya que cuanto mayor sea el grado de parentesco entre los individuos de la población, mayor será su interacción con los ambientes; es decir, que los individuos de  $Z_{24}$  interaccionarán más con los ambientes que los individuos de  $Z_0$ . Esto indica que la  $\sigma_{GE}^2$  de los individuos de  $Z_{24}$  es mayor que la de los individuos de  $Z_0$ , superando inclusive a la  $\sigma_G^2$  de  $Z_0$ .

También se espera que la magnitud de las desviaciones estándar fenotípicas tenga el siguiente orden:  $\hat{\sigma}_p > \hat{\sigma}_{\overline{FHC}} > \hat{\sigma}_{\overline{FMH}}$  para las desviaciones estándar *entre* familias, y  $\hat{\sigma}_{X_D(FHC)} < \hat{\sigma}_{X_D(FMH)}$  para las desviaciones estándar *dentro* de familias (Vargas, 1979; Molina, 1992; Sahagún, 2001). Las desigualdades *entre* y *dentro* de familias se cumplen porque  $\sigma_p^2$  es superior a las demás varianzas; es decir,  $\sigma_p^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{E_1}^2 + \sigma_{GE_1}^2$ ; mientras que  $\sigma_{\overline{FHC}}^2 = \frac{1}{2}\sigma_A^2 + \frac{1}{4}\sigma_D^2 + \sigma_{E_2}^2 + \sigma_{GE_2}^2$ , y  $\sigma_{\overline{FMH}}^2 = \frac{1}{4}\sigma_A^2 + \sigma_{E_3}^2 + \sigma_{GE_3}^2$ , donde  $\sigma_{E_1}^2 = \sigma_{E_2}^2 = \sigma_{E_3}^2$  y  $\sigma_{GE_1}^2 < \sigma_{GE_2}^2 > \sigma_{GE_3}^2$ , porque los individuos de la población total interaccionan menos con los ambientes que las FHC, pero estas interaccionan más que las FMH. Esto es así porque la varianza fenotípica de los individuos *dentro* de FHC es menor que la varianza de los individuos *dentro* de FMH, ya que  $\sigma_{\overline{FHC}}^2 = \frac{1}{2}\sigma_A^2 + \frac{3}{4}\sigma_D^2 + \sigma_{E_{d_2}}^2 +$

$\sigma_{GE d_2}^2$  y  $\sigma_{DFMH}^2 = \frac{3}{4}\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{Ed_3}^2 + \sigma_{GED_3}^2$ , donde  $\sigma_{Ed_2}^2 = \sigma_{Ed_3}^2$  y  $\sigma_{GED_2}^2 < \sigma_{GED_3}^2$  (Molina, 1992). En todos los casos, los subíndices 1, 2 y 3 se refieren a los individuos de la población, las familias de HC y las familias de MH, respectivamente.

En el Cuadro 4.7, se muestran las varianzas y las desviaciones estándar fenotípicas (total, *entre* y *dentro*) de FMH y FHC, así como la relación de varianzas  $Z_{24}/Z_0$  del RPP. El valor mayor de dicha relación ocurrió *entre* familias, principalmente en las FHC (Molina, 1992). Para  $\sigma_p^2$ , el valor de dicha relación resultó casi de la misma magnitud en ambos análisis combinados; lo mismo ocurrió en el caso de la varianza fenotípica *dentro* de FHC.

**Cuadro 4.7.** Varianza y desviación estándar fenotípicas total, *entre* y *dentro* de FMH y FHC, y relación de varianzas  $Z_{24}/Z_0$  (%), del RPP en  $Z_0$  y  $Z_{24}$ , por ambiente y combinando ambientes.

		Ambiente				Combinado	
		1	2	3	4	1	2
$\hat{\sigma}_p^2$	$Z_0$	233.19	243.19	240.39	170.46	179.28	179.93
	$Z_{24}$	1404.28	753.03	1292.83	704.00	720.40	801.60
	$Z_{24}/Z_0$ (%)	502.20	209.64	437.80	313.00	301.83	345.50
$\hat{\sigma}_{FMH}^2$	$Z_0$	73.17	87.07	89.33	56.01	32.29	42.15
	$Z_{24}$	294.75	135.98	359.77	177.00	117.57	101.96
	$Z_{24}/Z_0$ (%)	302.83	56.17	302.74	216.01	264.10	141.89
$\hat{\sigma}_{FHC}^2$	$Z_0$	119.63	108.77	87.77	72.72	56.50	68.89
	$Z_{24}$	572.23	307.71	433.46	269.92	249.08	263.40
	$Z_{24}/Z_0$ (%)	378.33	182.90	393.89	271.20	340.84	282.34
$\hat{\sigma}_{X_D(FMH)}^2$	$Z_0$	77.97	89.54	107.5	48.35	80.84	71.95
	$Z_{24}$	272.41	196.08	201.75	297.58	241.95	255.36
	$Z_{24}/Z_0$ (%)	249.37	118.98	87.67	515.47	199.29	254.91
$\hat{\sigma}_{X_D(FHC)}^2$	$Z_0$	116.18	60.48	90.03	38.75	76.36	71.80
	$Z_{24}$	202.22	248.86	354	245.86	262.73	232.31
	$Z_{24}/Z_0$ (%)	74.05	311.47	293.20	534.47	244.06	223.55
$\hat{\sigma}_p$	$Z_0$	<b>15.27</b>	<b>15.59</b>	<b>15.50</b>	<b>13.06</b>	<b>13.39</b>	<b>13.41</b>
	$Z_{24}$	<b>37.47</b>	<b>27.44</b>	<b>35.96</b>	<b>26.53</b>	<b>26.84</b>	<b>28.31</b>
$\hat{\sigma}_{FMH}$	$Z_0$	<b>8.55</b>	<b>9.33</b>	<b>9.45</b>	<b>7.48</b>	<b>5.68</b>	<b>6.49</b>
	$Z_{24}$	<b>17.17</b>	<b>11.66</b>	<b>18.97</b>	<b>13.30</b>	<b>10.84</b>	<b>10.10</b>
$\hat{\sigma}_{FHC}$	$Z_0$	<b>10.94</b>	<b>10.43</b>	<b>9.37</b>	<b>8.53</b>	<b>7.52</b>	<b>8.30</b>
	$Z_{24}$	<b>23.92</b>	<b>17.54</b>	<b>20.82</b>	<b>16.43</b>	<b>15.78</b>	<b>16.23</b>
$\hat{\sigma}_{D(FMH)}$	$Z_0$	8.83	9.46	10.37	6.95	8.99	8.48
	$Z_{24}$	16.50	14.00	14.20	17.25	15.55	15.98
$\hat{\sigma}_{D(FHC)}$	$Z_0$	10.78	7.78	9.49	6.22	8.74	8.47
	$Z_{24}$	14.22	15.78	18.81	15.68	16.21	15.24

Valores en negritas indican desviación estándar (raíz cuadrada de la varianza respectiva).

#### 4.5.2. Respuesta esperada

La fórmula general de la respuesta a la selección ( $R$ ) depende, tanto de la expresión del numerador como de la del denominador, considerando igual intensidad de selección  $i$ ; es decir,

$$R = \frac{i c \sigma_A^2}{\sigma_x}$$

Donde  $c$  es la fracción de la varianza genética aditiva que explota la metodología de selección, o en otros términos, el control parental que se tenga en cada metodología de selección (Fehr, 1987), y  $\sigma_x$  es la desviación estándar fenotípica de la unidad de selección (la familia o la planta).

Cuando la comparación entre dos metodologías se hace sólo con respecto al numerador es necesario que ambas expresiones de  $R$  tengan igual denominador. Ejemplos: en las metodologías simples, la Selección Masal con control de los dos progenitores ( $SM_2$ ) es doblemente eficiente que la Selección Masal con control sólo del progenitor femenino ( $SM_1$ ); la Selección por Prueba de Progenie (SPP) es doblemente eficiente que la Selección de Familias de Medios Hermanos (SFMH). Del mismo modo, en las metodologías combinadas, la Selección Familiar de Progenies Autofecundadas (SFPA) es doblemente eficiente que la Selección Modificada Mazorca por Surco (SMMS). Por el contrario, dos metodologías con igual numerador (igual valor de  $c$ ) pero diferente denominador darán diferente valor de  $R$ . Ejemplos:  $SM_1$  vs. SFHC;  $SM_1$  vs. SPP; SFHC vs. SPP.

En el Cuadro 4.8 se muestran las ganancias esperadas ( $R$ ) de las metodologías simples: selección masal ( $SM_1$ ) y selección de familias (SMH, SHC y SPP), así como las metodologías combinadas que resultan de combinar los métodos simples de selección de familias (SMH y SHC) (*entre* familias) con la  $SM_1$  y la  $SM_2$  (*dentro* de familias), así como la doble combinación en la SFCA ([SFAH +  $SM_2$ ] + [SFAH +  $SM_1$ ]). En términos numéricos, las respuestas esperadas de  $Z_0$  fueron mayores en los Ambientes 2 y 4 y en el Combinado 2; en  $Z_{24}$  las mayores respuestas se obtuvieron en los Ambientes 1, 3, y en el

Combinado 1. En términos relativos, para el caso de  $Z_0$ , la mayor respuesta ocurrió en los Ambientes 2 y 3. En este caso se consideró el % de la ganancia estimada con respecto a la media fenotípica de la población. En  $Z_0$ , las ganancias relativas (%) fueron similares en los cuatro ambientes de evaluación y su combinación; sin embargo, en el caso de  $Z_{24}$  esto no sucedió, ya que en el Ambiente 3 se tuvo el valor más alto respecto a los demás ambientes y en el Ambiente 4 se obtuvo un valor demasiado bajo. Las ganancias estimadas de  $Z_0$  en ambos análisis combinados se vieron seriamente afectadas, ya que al compararlas con la tendencia observada donde la evaluación se hizo en la misma localidad pero diferentes años (Combinado 2), y aquella donde se incluye una localidad diferente (Combinado 1), la respuesta fue más estable en el Combinado 2; en  $Z_{24}$  el comportamiento de los análisis combinados pareció más estable en el Combinado 1.

Todo lo anterior se explica en el hecho de tener valores similares de varianzas aditiva, medias y varianzas fenotípicas (total, de FHC y FMH), en cada uno de los ambientes en que fue evaluada la población  $Z_0$ ; en  $Z_{24}$ , la sobre-estimación de la  $\sigma_A^2$  en los Ambientes 1 y 3 y la sub-estimación en el Ambiente 4, ocasionadas por el comportamiento muy desigual de este compuesto a través de ambientes, provocó que se obtuvieran grandes sesgos en la estimación de  $R$ .

Los valores relativos de la respuesta esperada a la selección para una misma metodología en las poblaciones  $Z_0$  y  $Z_{24}$  en el Combinado 2, fueron mayores en  $Z_0$ , lo cual concuerda con los valores mostrados por el C.V.A. Vargas (1979) reporta resultados con tendencia similar a los del presente estudio.

Los valores absolutos de la ganancia de cada metodología de selección fueron mayores en el compuesto de  $Z_{24}$  que en el de  $Z_0$ . Este comportamiento no es el esperado ya que, como anteriormente se ha comentado, al efectuar la selección, se espera que la  $\sigma_A^2$  disminuya su magnitud, y por lo tanto, la respuesta debe disminuir conforme aumenta el número de ciclos de selección. Al haber un cambio en las frecuencias génicas, se deben considerar también los cambios en todos los parámetros genéticos, como la media genotípica y las varianzas genéticas. Considerando a la media fenotípica como un



estimador de la media genotípica (Molina, 1992), se puede tomar como una referencia para conocer la magnitud real de la  $R$ . Así, se tiene que, en porcentaje respecto de su media correspondiente por ambiente, la  $R$  en  $Z_0$  es superior a la de  $Z_{24}$  en cada metodología de selección; la única excepción a este comportamiento ocurrió en el Combinado 1, donde  $Z_{24}$  resultó superior a  $Z_0$  en todas las metodologías de selección. Este comportamiento es sencillo de explicar, en el sentido que el análisis combinado (1) incluye datos de un ambiente (3) malo para  $Z_0$ , donde la media del rendimiento fue muy bajo; al contrario  $Z_{24}$ , tuvo buen rendimiento en este ambiente (3). Por esta razón, se consideró que de ambos análisis combinados, el Combinado 2 debe considerarse como el más confiable.

Los valores de  $R$  en cada metodología de selección y ambiente, así como en los análisis combinados para una misma variedad, estuvieron de acuerdo con lo esperado, ya que  $R_{SPP} > R_{SFHC} > R_{SFMH} > R_{SM_1}$ , debido a que la  $R_{SFHC}$ , en los sistemas de selección simple, se espera que sea más eficiente que  $R_{SFMH}$ , al emplear  $\frac{1}{2}\sigma_A^2$  en comparación con  $\frac{1}{4}\sigma_A^2$  que se emplea en la  $R_{SFMH}$ ; sin embargo, la  $R_{SPP}$  fue superior a las dos anteriores por emplear  $\frac{1}{2}\sigma_A^2$  y un denominador ( $\sigma_{f_{mh}}$ ) de menor magnitud que el de FHC ( $\sigma_{f_{hc}}$ ) (Cuadro 4.7); además, la  $R_{SPP}$  fue el doble que la  $R_{SFMH}$ . Los resultados de Sahagún (2001), para las mismas poblaciones y las mismas metodologías del presente estudio, expresadas en % de la media fenotípica, indican que la  $R_{SFHC}$  resultó superior a la  $R_{SFMH}$  en 4.4% para  $Z_0$  y 0.98% para  $Z_{24}$ , mientras que los resultados del presente trabajo indican que las diferencias fueron de 5.2% y 7.5% (Combinado 1 y 2, respectivamente) en  $Z_0$  y de 4.4% y 2.0% en  $Z_{24}$ .

Aparentemente la SMH fue menos eficiente que la  $SM_1$  en los cuatro ambientes de evaluación de  $Z_0$ ; sin embargo, en los análisis combinados la situación fue la esperada (Márquez y Covarrubias, 1977). Se espera teóricamente que en la selección familiar se tenga una respuesta superior a la de la selección masal, ya que en aquella se estiman con mayor precisión los valores genotípicos de la unidad de selección (la familia), en contraste con la estimación que se hace de ésta, en la que la unidad de selección es la planta. En el presente estudio, la SMH fue 3.35% superior a la  $SM_1$ , como se verá más adelante en la eficiencia relativa total

Ya que cada metodología de selección requiere de diferente número de ciclos de cultivo para completar un ciclo de selección, la ganancia por ciclo (años) es diferente cuando no se cuenta con las condiciones para la siembra en dos estaciones continuas del año. De este modo, la Respuesta esperada promedio por ciclo de cultivo ( $\bar{R}/\text{ciclo}$ ) tiene el orden siguiente,  $R_{SM_1} > R_{SPP} > R_{SHC} > R_{SMH}$ , para los métodos simples en ambas poblaciones. La metodología más eficiente en valores absolutos (SPP) pierde su ventaja al compararla con metodologías que requieren menor número de ciclos agrícolas ( $SM_1$ ). Así, la  $SM_1$  que en teoría es la metodología menos eficiente, resulta tener una mayor ventaja al requerir de un solo ciclo agrícola para formar el siguiente ciclo de mejoramiento. Respecto a SHC y SMH, que requieren ambas de tres ciclos agrícolas, la más eficiente es SHC (Molina, 1992). Ya que  $R_{SPP}$  y  $R_{SMH}$  involucran al mismo denominador ( $\sigma_{FMH}$ ), se puede hacer una comparación más justa entre estas metodologías, ya que la  $R_{SPP}$  involucra  $\frac{1}{2}\sigma_A^2$  y  $R_{SMH}$  sólo  $\frac{1}{4}\sigma_A^2$ , se esperaría que  $R_{SPP}$  sea el doble en eficiencia que la  $R_{SMH}$  (como más adelante se verá en la eficiencia relativa total). La ganancia relativa promedio por ciclo de cultivo ( $\bar{\%}/\text{ciclo}$ ) de metodologías simples en cada población es mayor en  $Z_0$  que en  $Z_{24}$ , lo que confirma que  $R$  disminuye conforme aumenta el número de ciclos de selección.

Respecto a las metodologías combinadas, el orden fue el siguiente:  $R_{SFCA} > R_{SFPA} > R_{SMMS} > R_{SHCSM_1}$ . Según los valores absolutos, en cada ambiente y análisis combinados hubo una equivalencia de  $R_{SFPA} = 2R_{SMMS}$ ; sin embargo, la ganancia efectiva por ciclo de selección fue la misma, al requerir la SFPA el doble de ciclos de cultivo que la SMMS. En el caso de SMMS y SHCSM<sub>1</sub>, ambas fueron, en esencia, metodologías similares, con la única diferencia de que en la primera se emplea PL para formar las FMH y la segunda requiere un ciclo más para la formación de FHC. En los cuatro ambientes y los dos análisis combinados, la respuesta *entre* familias de SHCSM<sub>1</sub> fue superior a la de SMMS, mientras que en la respuesta *dentro* de familias se obtuvo el resultado contrario. En la  $\bar{R}/\text{ciclo}$  y  $\bar{\%}/\text{ciclo}$ , la SMMS resultó superior ( $\approx$  el doble) que la SHCSM<sub>1</sub>.

La metodología de SFCA es una combinación de SFPA y SAHSM<sub>1</sub>; sin embargo, al no tener el estimador de la  $\sigma_{FAH}$ , se optó por emplear el de  $\hat{\sigma}_{FHC}$  que es el valor más

próximo al de  $\sigma_{\overline{FAH}}$  (Molina, 1992), correspondiendo teóricamente a la combinación de SFPA y SHCSM<sub>1</sub>, resultando así una metodología más eficiente (Cuadro 4.8). Como puede verificarse (Cuadro 4.8), para métodos simples y combinados, la ganancia relativa promedio por ciclo de cultivo ( $\overline{0\%}$ /ciclo) de  $Z_0$  fue superior a la de  $Z_{24}$ .

Las ganancias relativas promedio por ciclo de cultivo ( $\overline{0\%}$ /ciclo) (Cuadro 4.8) del compuesto  $Z_{24}$  son sólo ligeramente menores a las de  $Z_0$ , incluso casi similares, lo que indica que en  $Z_{24}$  aún es posible continuar con la SMVE, ya que las ganancias son altas y se cuenta con el potencial genético, aún después de 24 ciclos de selección.

**Cuadro 4.8.** Respuestas esperadas a la selección en g planta<sup>-1</sup> y en porcentaje con respecto a la media fenotípica, para diferentes metodologías (simples y combinadas) en Z<sub>0</sub> y Z<sub>24</sub> por ambiente y en los análisis combinados 1 y 2

Método de selección	C†	Zac. 58 Original (Z <sub>0</sub> )													
		Ambientes								Combinado					
		1	%§	2	%§	3	%§	4	%§	1	%§	2	%§	R/ciclo	%/ciclo
SM <sub>1</sub> ¶	1	9.23	<b>13.5</b>	11.19	<b>18.3</b>	9.47	<b>17.0</b>	10.06	<b>15.2</b>	5.42	<b>8.6</b>	8.36	<b>12.8</b>	8.96	<b>14.2</b>
SMH	3	8.24	<b>12.0</b>	9.35	<b>15.3</b>	7.77	<b>13.9</b>	8.78	<b>13.3</b>	6.39	<b>10.2</b>	8.64	<b>13.2</b>	2.73	<b>4.3</b>
SHC	3	12.89	<b>18.8</b>	16.73	<b>27.3</b>	15.67	<b>28.1</b>	15.40	<b>23.3</b>	9.66	<b>15.4</b>	13.51	<b>20.7</b>	4.66	<b>7.4</b>
SPP	3	16.48	<b>24.1</b>	18.70	<b>30.6</b>	15.53	<b>27.8</b>	17.55	<b>26.6</b>	12.77	<b>20.3</b>	17.27	<b>26.4</b>	5.46	<b>8.7</b>
	RE	2.80	4.1	3.17	5.2	2.64	4.7	2.98	4.5	2.17	3.4	2.93	4.5	2.78	4.4
	RD	11.98	17.5	13.83	22.6	10.62	19.0	14.17	21.4	6.05	9.6	9.92	15.2	11.09	17.6
SMMS¶	1	14.77	<b>21.6</b>	17.00	<b>27.8</b>	13.26	<b>23.8</b>	17.14	<b>25.9</b>	8.22	<b>13.1</b>	12.85	<b>19.7</b>	13.87	<b>22.1</b>
	RE	5.59	8.2	6.35	10.4	5.27	9.4	5.96	9.0	4.33	6.9	5.86	9.0	2.78	4.4
	RD	23.95	35.0	27.66	45.2	21.24	38.1	28.33	42.9	12.11	19.3	19.83	30.4	11.09	17.6
SFPA¶	2	29.55	<b>43.1</b>	34.01	<b>55.6</b>	26.51	<b>47.5</b>	34.29	<b>51.9</b>	16.44	<b>26.1</b>	25.69	<b>39.3</b>	13.87	<b>22.1</b>
	RE	4.37	6.4	5.68	9.3	5.32	9.5	5.23	7.9	3.28	5.2	4.58	7.0	1.58	2.5
	RD	6.54	9.5	11.22	18.3	7.74	13.9	10.55	16.0	4.15	6.6	6.62	10.1	2.60	4.1
SHCSM <sub>1</sub> ¶	3	10.92	<b>15.9</b>	16.90	<b>27.6</b>	13.05	<b>23.4</b>	15.78	<b>23.9</b>	7.43	<b>11.8</b>	11.20	<b>17.2</b>	4.18	<b>6.6</b>
	SFPA RE	5.59	8.2	6.35	10.4	5.27	9.4	5.96	9.0	4.33	6.9	5.86	9.0	2.78	4.4
	SFPA RD	23.95	35.0	27.66	45.2	21.24	38.1	28.33	42.9	12.11	19.3	19.83	30.4	11.09	17.6
	SAHSM <sub>1</sub> RE	8.75	12.8	11.36	18.6	10.64	19.1	10.45	15.8	6.55	10.4	9.17	14.0	4.74	7.5
	SAHSM <sub>1</sub> RD	6.54	9.5	11.22	18.3	7.74	13.9	10.55	16.0	4.15	6.6	6.62	10.1	3.90	6.2
SFCA¶	2	44.84	<b>65.5</b>	56.58	<b>92.5</b>	44.89	<b>80.4</b>	55.29	<b>83.6</b>	27.15	<b>43.2</b>	41.48	<b>63.5</b>	22.52	<b>35.8</b>
Zac. 58 SM <sub>24</sub> (Z <sub>24</sub> )															
SM <sub>1</sub> ¶	1	16.98	<b>12.7</b>	5.55	<b>5.3</b>	28.90	<b>25.4</b>	4.27	<b>3.4</b>	11.39	<b>9.5</b>	7.32	<b>6.0</b>	12.40	<b>10.4</b>
SMH	3	18.54	<b>13.8</b>	6.53	<b>6.2</b>	27.40	<b>24.1</b>	4.26	<b>3.4</b>	14.09	<b>11.8</b>	10.27	<b>8.5</b>	4.50	<b>3.8</b>
SHC	3	26.61	<b>19.9</b>	8.68	<b>8.3</b>	49.92	<b>43.9</b>	6.89	<b>5.5</b>	19.36	<b>16.2</b>	12.78	<b>10.5</b>	6.90	<b>5.8</b>
SPP	3	37.07	<b>27.7</b>	13.06	<b>12.5</b>	54.79	<b>48.2</b>	8.51	<b>6.8</b>	28.19	<b>23.6</b>	20.53	<b>16.9</b>	9.01	<b>7.6</b>
	RE	6.29	4.7	2.22	2.1	9.30	8.2	1.44	1.2	4.78	4.0	3.48	2.9	4.59	3.8
	RD	28.92	21.6	8.16	7.8	54.88	48.3	4.92	3.9	14.74	12.4	9.73	8.0	20.22	17.0
SMMS¶	1	35.21	<b>26.3</b>	10.37	<b>9.9</b>	64.17	<b>56.4</b>	6.37	<b>5.1</b>	19.52	<b>16.4</b>	13.22	<b>10.9</b>	24.81	<b>20.8</b>
	RE	12.58	9.4	4.43	4.2	18.59	16.4	2.89	2.3	9.56	8.0	6.97	5.7	4.59	3.8
	RD	57.84	43.2	16.32	15.6	109.75	96.5	9.85	7.9	29.04	24.7	19.46	16.1	20.22	17.0
SFPA¶	2	70.42	<b>52.6</b>	20.75	<b>19.8</b>	128.35	<b>112.9</b>	12.74	<b>10.2</b>	39.04	<b>32.7</b>	26.43	<b>21.8</b>	24.81	<b>20.8</b>
	RE	9.03	6.7	2.95	2.8	16.94	14.9	2.34	1.9	6.57	5.5	4.33	3.6	2.34	2.0
	RD	22.38	16.7	4.83	4.6	27.62	24.3	3.61	2.9	9.43	7.9	6.80	5.6	4.15	3.5
SHCSM <sub>1</sub> ¶	3	31.41	<b>23.4</b>	7.77	<b>7.4</b>	44.56	<b>39.2</b>	5.95	<b>4.8</b>	16.00	<b>13.4</b>	11.14	<b>9.2</b>	6.49	<b>5.4</b>
	SFPA RE	12.58	9.4	4.43	4.2	18.59	16.4	2.89	2.3	9.56	8.0	6.97	5.7	4.59	3.8
	SFPA RD	57.84	43.2	16.32	15.6	109.75	96.5	9.85	7.9	29.47	24.7	19.46	16.1	20.22	17.0
	SAHSM <sub>1</sub> RE	18.06	13.5	5.89	5.6	33.88	29.8	4.68	3.7	13.14	11.0	8.67	7.2	7.03	5.9
	SAHSM <sub>1</sub> RD	22.38	16.7	4.83	4.6	27.62	24.3	3.61	2.9	9.43	7.9	6.80	5.6	6.22	5.2
SFCA¶	2	110.93	<b>82.7</b>	31.47	<b>30.0</b>	189.84	<b>167.0</b>	21.02	<b>16.8</b>	61.60	<b>51.6</b>	41.90	<b>34.6</b>	38.06	<b>31.9</b>

†: número de ciclos de cultivo para completar un ciclo de selección; §: % con respecto a la media fenotípica de Z<sub>0</sub> y Z<sub>24</sub>, respectivamente; RE: respuesta a la selección *entre* familias; RD: respuesta a la selección *dentro* de familias; ¶: Respuesta total por ciclo de selección; SM<sub>1</sub>: selección masal con control de un solo progenitor; SHC: selección de FHC; SMH: selección de FMH; SPP: selección por prueba de progenie; SMMS: selección modificada mazorca por surco; SFPA: selección familiar de progenes autofecundadas; SHCSM<sub>1</sub>: selección de FHC y SM<sub>1</sub>; SFCA: selección familiar combinada alternante; R/ciclo: respuesta esperada promedio por ciclo de cultivo; %/ciclo: ganancia relativa promedio por ciclo de cultivo.

**4.5.3. Eficiencia relativa total**

Para conocer la eficiencia relativa de cada método de selección, con respecto a los demás, se puede hacer una comparación como la del Cuadro 4.9; en él se muestran los resultados de los análisis Combinados 1 (4 Ambientes) y 2 (3 Ambientes) para las poblaciones  $Z_0$  y  $Z_{24}$ .

**Cuadro 4.9.** Eficiencia relativa total de varias metodologías de selección en  $Z_0$  y  $Z_{24}$ , en dos análisis combinados.

		<i>Zac. 58 Original (<math>Z_0</math>)</i>								
		Combinado 1								
		<b>SM<sub>1</sub></b>	<b>SMH</b>	<b>SHC</b>	<b>SPP</b>	<b>SMMS</b>	<b>SFPA</b>	<b>SHCSM<sub>1</sub></b>	<b>SFCA</b>	
		<b>5.42</b>	<b>6.39</b>	<b>9.66</b>	<b>12.77</b>	<b>8.22</b>	<b>16.44</b>	<b>7.43</b>	<b>27.15</b>	
<b>SM<sub>1</sub></b>	<b>8.36</b>		1.18	1.78	2.36	1.52	3.03	1.37	5.01	<b>5.42 SM<sub>1</sub></b>
<b>SMH</b>	<b>8.64</b>	1.03		1.51	2.00	1.29	2.57	1.16	4.25	<b>6.39 SMH</b>
<b>SHC</b>	<b>13.51</b>	1.62	1.56		1.32	0.85	1.70	0.77	2.81	<b>9.66 SHC</b>
<b>SPP</b>	<b>17.27</b>	2.07	2.00	1.28		0.64	1.29	0.58	2.13	<b>12.77 SPP</b>
<b>SMMS</b>	<b>12.85</b>	1.54	1.49	0.95	0.74		2.00	0.90	3.30	<b>8.22 SMMS</b>
<b>SFPA</b>	<b>25.69</b>	3.07	2.97	1.90	1.49	2.00		0.45	1.65	<b>16.44 SFPA</b>
<b>SHCSM<sub>1</sub></b>	<b>11.20</b>	1.34	1.30	0.83	0.65	0.87	0.44		3.65	<b>7.43 SHCSM<sub>1</sub></b>
<b>SFCA</b>	<b>41.48</b>	4.96	4.80	3.07	2.40	3.23	1.61	3.70		<b>27.15 SFCA</b>
		<b>8.36</b>	<b>8.64</b>	<b>13.51</b>	<b>17.27</b>	<b>12.85</b>	<b>25.69</b>	<b>11.20</b>	<b>41.48</b>	
		<b>SM<sub>1</sub></b>	<b>SMH</b>	<b>SHC</b>	<b>SPP</b>	<b>SMMS</b>	<b>SFPA</b>	<b>SHCSM<sub>1</sub></b>	<b>SFCA</b>	
		Combinado 2								
		<i>Zac. 58 SM<sub>24</sub> (<math>Z_{24}</math>)</i>								
		Combinado 1								
		<b>SM<sub>1</sub></b>	<b>SMH</b>	<b>SHC</b>	<b>SPP</b>	<b>SMMS</b>	<b>SFPA</b>	<b>SHCSM<sub>1</sub></b>	<b>SFCA</b>	
		<b>11.39</b>	<b>14.09</b>	<b>19.36</b>	<b>28.19</b>	<b>19.52</b>	<b>39.04</b>	<b>16.00</b>	<b>61.60</b>	
<b>SM<sub>1</sub></b>	<b>7.32</b>		1.24	1.70	2.48	1.71	3.43	1.40	5.41	<b>11.39 SM<sub>1</sub></b>
<b>SMH</b>	<b>10.27</b>	1.40		1.37	2.00	1.38	2.77	1.14	4.37	<b>14.09 SMH</b>
<b>SHC</b>	<b>12.78</b>	1.74	1.24		1.46	1.01	2.02	0.83	3.18	<b>19.36 SHC</b>
<b>SPP</b>	<b>20.53</b>	2.80	2.00	1.61		0.69	1.38	0.57	2.19	<b>28.19 SPP</b>
<b>SMMS</b>	<b>13.22</b>	1.80	1.29	1.03	0.64		2.00	0.82	3.16	<b>19.52 SMMS</b>
<b>SFPA</b>	<b>26.43</b>	3.61	2.57	2.07	1.29	2.00		0.41	1.58	<b>39.04 SFPA</b>
<b>SHCSM<sub>1</sub></b>	<b>11.14</b>	1.52	1.08	0.87	0.54	0.84	0.42		3.85	<b>16.00 SHCSM<sub>1</sub></b>
<b>SFCA</b>	<b>41.90</b>	5.72	4.08	3.28	2.04	3.17	1.59	3.76		<b>61.60 SFCA</b>
		<b>7.32</b>	<b>10.27</b>	<b>12.78</b>	<b>20.53</b>	<b>13.22</b>	<b>26.43</b>	<b>11.14</b>	<b>41.90</b>	
		<b>SM<sub>1</sub></b>	<b>SMH</b>	<b>SHC</b>	<b>SPP</b>	<b>SMMS</b>	<b>SFPA</b>	<b>SHCSM<sub>1</sub></b>	<b>SFCA</b>	
		Combinado 2								

SM<sub>1</sub>: selección masal con control de un solo progenitor; SHC: selección de familias de hermanos completos; SMH: selección de familias de medios hermanos; SPP: selección por prueba de progenie; SMMS: selección modificada mazorca por surco; SFPA: selección familiar de progenies autofecundadas; SHCSM<sub>1</sub>: selección de FHC y SM<sub>1</sub>; SFCA: selección familiar combinada alternante.

Las fórmulas de la respuesta a la selección involucran diferentes fracciones de  $\sigma_A^2$ , generalmente  $\frac{1}{2}$  y  $\frac{1}{4}$  en las metodologías simples, y sus aplicaciones en las metodologías combinadas; sin embargo, son los denominadores de cada método los que realmente determinan la respuesta final. De este modo, la SHC que involucra  $\frac{1}{2}\sigma_A^2$  es teóricamente el doble de eficiente que SMH que emplea solo  $\frac{1}{4}\sigma_A^2$ ; sin embargo, esto no es así, ya que los resultados indican (Cuadro 4.9) que en  $Z_0$  la eficiencia es de 1.51-1.56 (Combinado 1 y Combinado 2, respectivamente) y de 1.24-1.37 en  $Z_{24}$ . El promedio fue de 1.54 y 1.31 para  $Z_0$  y  $Z_{24}$ , respectivamente (Cuadro 4.10). Esto indica que la SFHC es teóricamente superior en 50% y 30% a la SFMH para  $Z_0$  y  $Z_{24}$ , respectivamente. Márquez (1980) indicó que en una población hipotética de maíz, con los siguientes parámetros: a) ausencia de epístasis; b) frecuencias génicas,  $p = q = 0.5$ ; c) grado de dominancia, 1.3; d) heredabilidad  $h^2 = 20\%$ ; e) varianzas genéticas,  $\sigma_A^2 = 0.20$ ,  $\sigma_D^2 = 0.1620$ , la eficiencia de la SFHC con respecto a la de FMH fue de 1.56, resultado idéntico al del presente estudio, para una variedad original. Por otra parte, los resultados de Weyhrich *et al.*, (1998) indican que la SMH fue 12.5% superior a la SHC en la variedad de maíz BS11 como población *per sé*.

Sin considerar el número de ciclos de cultivo necesarios para completar un ciclo de selección se observó que todas las metodologías fueron superiores a  $SM_1$ . Por su parte, Márquez (1980) encontró que la SFCA y la SHCSM<sub>1</sub>, así como las SHC y la SMH fueron superiores a la  $SM_1$ ; sin embargo, la SMMS resultó ser menos eficiente (0.95). Los estimadores de la respuesta de la SPP resultaron ser el doble de los de la SMH en todos los casos, lo que significa que la eficiencia de la primera fue indiscutiblemente el doble de la segunda. Al comparar la SMMS con los métodos simples de selección se encontró que ésta (SMMS) fue superior a  $SM_1$  y a SMH, pero aparentemente no superó a SHC y SPP. Márquez (1980) obtuvo resultados similares al hacer las mismas comparaciones, excepto la de SPP; sin embargo, si se consideran los ciclos de cultivo para completar un ciclo de selección, la SMMS sería superior aun a SHC y SPP, ya que con los tres ciclos de cultivo que se requieren para SHC y SPP, se puede avanzar el triple con la SMMS (2.7 y 2.07 veces la SHC y SPP, respectivamente).

**Cuadro 4.10.** Eficiencia promedio de diferentes metodologías de selección en  $Z_0$  y  $Z_{24}$ .

		<i>Zac. 58 Original (<math>Z_0</math>)</i>							
	<b>SM<sub>1</sub></b>	<b>SMH</b>	<b>SHC</b>	<b>SPP</b>	<b>SMMS</b>	<b>SFPA</b>	<b>SHCSM<sub>1</sub></b>	<b>SFCA</b>	
<b>SM<sub>1</sub></b>		1.11	1.70	2.21	1.53	3.05	1.36	4.98	<b>SM<sub>1</sub></b>
<b>SMH</b>	1.32		1.54	2.00	1.39	2.77	1.23	4.53	<b>SMH</b>
<b>SHC</b>	1.72	1.31		1.30	0.90	1.80	0.80	2.94	<b>SHC</b>
<b>SPP</b>	2.64	2.00	1.53		0.69	1.39	0.62	2.26	<b>SPP</b>
<b>SMMS</b>	1.76	1.34	1.02	0.67		2.00	0.89	3.27	<b>SMMS</b>
<b>SFPA</b>	3.52	2.67	2.04	1.34	2.00		0.44	1.63	<b>SFPA</b>
<b>SHCSM<sub>1</sub></b>	1.46	1.11	0.85	0.55	0.83	0.42		3.68	<b>SHCSM<sub>1</sub></b>
<b>SFCA</b>	5.57	4.23	3.23	2.11	3.16	1.58	3.81		<b>SFCA</b>
		<i>Zac. 58 SM<sub>24</sub> (<math>Z_{24}</math>)</i>							
	<b>SM<sub>1</sub></b>	<b>SMH</b>	<b>SHC</b>	<b>SPP</b>	<b>SMMS</b>	<b>SFPA</b>	<b>SHCSM<sub>1</sub></b>	<b>SFCA</b>	

SM<sub>1</sub>: selección masal con control de un solo progenitor; SHC: selección de familias de hermanos completos; SMH: selección de familias de medios hermanos; SPP: selección por prueba de progenie; SMMS: selección modificada mazorca por surco; SFPA: selección familiar de progenies autofecundadas; SHCSM<sub>1</sub>: selección de FHC y SM<sub>1</sub>; SFCA: selección familiar combinada alternante.

Si se comparan las metodologías que emplean un solo ciclo de cultivo, una simple y una combinada, como fue el caso de la SM<sub>1</sub> y la SMMS, se observó que SMMS fue superior a SM<sub>1</sub>, en aproximadamente 53% y 76% para  $Z_0$  y  $Z_{24}$ , respectivamente. Otra comparación de interés es la de SHCSM<sub>1</sub> con la SMH, SHC y SPP, la primera combinada y las restantes simples, en donde todas requieren tres ciclos de cultivo; en este caso, la SHCSM<sub>1</sub> fue superior a la SMH, pero no a la SHC ni a la SPP, para ambas poblaciones.

Los resultados indican que la SFCA fue, numérica y relativamente, superior a todas las metodologías evaluadas. Márquez (1980) encontró que la SFPA fue inferior en 10% a la SHC. Al comparar los resultados de Márquez (1980) y los de este estudio, respecto a la respuesta de SFPA y SMMS, concuerdan en que la eficiencia en la primera es el doble que en la segunda; sin embargo, como ya se comentó, en realidad la eficiencia por ciclo de cultivo es la misma, de acuerdo al desarrollo teórico de Molina (Márquez, 1980; Molina, 1992). Molina (1992) indica que teóricamente la SFCA tiene una eficiencia de 4 veces la SMMS. En las estimaciones del presente estudio, la eficiencia fue de 3.16-3.27 en ambas poblaciones (Cuadro 4.10), resultado que se pudo haber aproximado al que explica Molina (1992) si se hubiera aplicado el estimador adecuado de  $\sigma_{\overline{FAH}}$ . La comparación entre

las dos metodologías desarrolladas y sugeridas por Molina (1979, 1988) indica que SFCA es 60% más eficiente que SFPA.

#### 4.5.4. Heredabilidad en sentido restringido y heredabilidad efectiva o realizada

En el Cuadro 4.11 se observan los estimadores de la heredabilidad en sentido restringido ( $h^2$ ). Los valores de  $h^2$  para  $Z_0$  fueron, en general, mayores que los de  $Z_{24}$ . Las únicas excepciones a este comportamiento se obtuvieron en el Ambiente 3 y en el Combinado 1. En el primer caso la diferencia fue grande ( $h_{Z_{24}}^2 - h_{Z_0}^2 \approx 19\%$ ) en comparación con la del Combinado 1 donde apenas fue 1.89%. Las mayores diferencias entre  $Z_0$  y  $Z_{24}$  ocurrieron en los Ambientes 2 y 4 (49.96% y 59.1%, respectivamente).

Aun cuando la  $\sigma_A^2$  de  $Z_{24}$  fue en algunos casos superior a la de  $Z_0$ , resalta el hecho que la varianza fenotípica de  $Z_{24}$  fue de mayor magnitud a la de  $Z_0$  en todos los casos (Cuadro 4.7). La disminución de la heredabilidad de  $Z_0$  a  $Z_{24}$  en 35.35% (Combinado 2) para rendimiento fue superior a la reportada por Sahagún (2001) para el Diseño I (15.77%) en estas mismas poblaciones, y aún mayor a la obtenida por el mismo autor para el diseño de FMHM (0.91) y el recíproco del Diseño I (4.49). Todas estas reducciones confirman la explotación de los efectos aditivos causada por los 24 ciclos de selección.

De acuerdo con los valores de heredabilidad de  $Z_{24}$  de los análisis combinados 1 y 2 (41.13% y 25.07%, respectivamente), estos se ubican en la categoría de baja heredabilidad (Molina, 1992); aun así, la heredabilidad es suficiente para seguir explotando los efectos aditivos de los genes mediante la selección.

Respecto a la heredabilidad realizada, se observa que estos valores son comparativamente bajos (11.29% a 18.11%), como se observa en el Cuadro 4.11. Como puede verificarse, existe una gran diferencia entre la heredabilidad en sentido restringido y la heredabilidad realizada de  $Z_0$ . Esto indica claramente que la varianza aditiva de  $Z_0$  fue sobre-estimada. Ésta sobre-estimación de la heredabilidad puede dar lugar a resultados erróneos cuando ésta se emplea para predecir la ganancia esperada para la selección de un



carácter en cualquier metodología de selección. Uno de los factores que influyó en este resultado, como ya se comentó para el caso de la varianza aditiva, fue el número y la diversidad genética de los progenitores usados para formar una población (Fehr, 1987), ya que el número de familias incluidas en la evaluación fue menor al recomendado (Vanegas *et al.*, 1984) y se consideraron dos poblaciones con diferente grado de endogamia, en donde una de ellas incluye el efecto de la selección (Sahagún y García, 2009).

**Cuadro 4.11.** Heredabilidad en sentido restringido y heredabilidad efectiva de  $Z_0$  y  $Z_{24}$ .

		Ambiente				Combinado	
		1	2	3	4	1	2
$h^2$ , %	$Z_0$	58.62	69.56	59.21	74.69	39.24	60.42
	$Z_{24}$	43.93	19.60	77.93	15.59	41.13	25.07
$\Delta h^2$ , % †		-14.69	-49.96	+18.72	-59.1	+1.89	-35.35
Heredabilidad efectiva		17.32	11.29	15.09	18.11	17.01	16.83

† cambios en la heredabilidad ( $h_{Z_{24}}^2 - h_{Z_0}^2$ ), signo positivo indica incremento, signo negativo indica decremento.

#### 4.5.5. Correlaciones

La respuesta a la selección masal de las 12 observaciones (6 de  $Z_0$  y 6 de  $Z_{24}$ ) se comparó por correlaciones con el coeficiente de varianza aditiva (C.V.A.) y la heredabilidad en sentido restringido (Cuadro 4.12). La correlación en el primer caso fue alta y significativa (0.839) y no así para el caso de la heredabilidad (0.595). La correlación del C.V.A. y heredabilidad dio un valor de 0.853, el cual resultó significativo. Esto es porque ambos parámetros emplean un parámetro importante para su cálculo como lo es la varianza aditiva, así como la media y la varianza fenotípica, respectivamente. Incluso, la alta correlación entre C.V.A. y heredabilidad ( $h^2$ ) hace que estos puedan ser empleados para estimar el avance genético teórico de la variedad en estudio, como lo apunta Vargas (1979), de la siguiente forma:

$$R_{SM} = \frac{i \times 0.5}{10} \times h \times C.V.A.,$$

ya que ambos son directamente proporcionales a la respuesta, cuando ésta se expresa en porcentaje.

**Cuadro 4.12.** Comparación entre el C.V.A. y heredabilidad restringida con la respuesta esperada por ciclo de selección masal para rendimiento en las poblaciones de maíz  $Z_0$  y  $Z_{24}$  por ambiente y combinando ambientes.

	<i>Zac. 58 Original</i>						<i>Zac. 58 SM<sub>24</sub></i>						Correlaciones
	Ambiente				Combinado		Ambiente				Combinado		
	1	2	3	4	1	2	1	2	3	4	1	2	
C.V.A. (%)	17.1	21.2	21.4	17.1	13.3	16.0	18.5	11.6	27.9	8.4	14.4	11.7	¶0.839 **
$h^2$ (%)	58.6	69.6	59.2	74.6	39.2	60.4	43.9	19.6	77.9	15.6	41.1	25.1	¶0.595
G Esp/ciclo†	9.2	11.2	9.5	10.1	5.4	8.4	17.0	5.6	28.9	4.3	11.4	7.3	§0.853 **
G. rel (%)	13.5	18.3	17.0	15.2	8.6	12.8	12.7	5.3	25.4	3.4	9.5	6.0	

†En gramos por planta; G. rel: gramos de ganancia con respecto a la media, en porcentaje; ¶entre el valor de la fila (variable independiente y la respuesta esperada (variable dependiente); §Entre el valor de C.V.A. (variable independiente) y  $h^2$  (variable dependiente).

Las últimas tres columnas del Cuadro 4.13 relacionan la ganancia observada con la esperada en el análisis respectivo, y la misma relación usando solamente la ganancia esperada según los análisis combinados (últimas dos columnas), ya que esta es una comparación más justa. De acuerdo a la primera comparación, la ganancia observada sólo fue de 16.2%-43.4% de la esperada en análisis de los cuatro ambientes y los dos combinados, mientras que en las otras dos comparaciones la ganancia observada en relación a la esperada fue de 43%-50.4% y 21.7%-32.6%, considerando las ganancias observadas de los Combinados 1 y 2, respectivamente.

**Cuadro 4.13.** Comparación entre la respuesta esperada y observada, después de 24 ciclos de selección masal para rendimiento en la variedad de maíz Zac. 58, por ambientes y combinando ambientes.

	$\Delta G$ Esperado		$\Delta G$ Observada†		$\frac{\Delta GO}{\Delta GE}$ ¶	$\frac{\Delta GO}{\Delta GEC1}$ ¶	$\frac{\Delta GO}{\Delta GEC2}$ ¶	
	g pl <sup>-1</sup>	%	g pl <sup>-1</sup>	%				
Ambientes	1	221.52	323.39	65.5	95.52	0.296	0.504	0.326
	2	268.56	438.82	43.6	94.57	0.162	0.335	0.217
	3	227.28	407.31	57.9	103.79	0.255	0.445	0.289
	4	241.44	365.26	58.7	88.76	0.243	0.451	0.293
Combinado	1	130.08	206.80	56.4	89.64	0.434	0.434	0.281
	2	200.64	307.26	55.9	85.61	0.279	0.430	0.279

†La respuesta,  $\Delta G$ , observada resulta de la diferencia entre las medias de rendimiento de  $Z_{24}$  y  $Z_0$ ; ¶ $\Delta GO$ : avance observado,  $\Delta GE$ : avance esperado en cada análisis,  $\Delta GEC1$  y 2: Avance esperado en % en los análisis combinados 1 y 2, respectivamente.

## V. CONCLUSIONES

El análisis e interpretación de los resultados experimentales del presente estudio condujeron a las siguientes conclusiones:

En relación con el rendimiento promedio por planta (RPP), la selección masal visual estratificada (SMVE) practicada por 24 ciclos en la variedad de maíz Zacatecas 58 original ( $Z_0$ ), produjo cambios significativos en la media y la varianza genotípicas de la población original. El RPP del compuesto de ciclo 24 de selección ( $Z_{24}$ ) resultó significativamente mayor que el de  $Z_0$ . La respuesta promedio por ciclo de selección fue 3.3 %, por lo que la respuesta total en los 24 ciclos de selección fue 87 %. Esto representa un incremento de 56 gramos planta<sup>-1</sup>, lo que equivale a una ganancia de 2.84 ton ha<sup>-1</sup>.

La evaluación conjunta de familias de medios hermanos (FMH) y de familias de hermanos completos (FHC) permitió estimar las varianzas genéticas: aditiva  $\sigma_A^2$  y de dominancia  $\sigma_D^2$  de  $Z_0$  y de  $Z_{24}$ . En el presente estudio no hubo diferencia significativa entre los estimadores de  $\sigma_A^2$  de  $Z_0$  y de  $Z_{24}$ , pero sí la hubo entre sus correspondientes valores relativos o coeficientes de variación genética aditiva (C.V.A.). Por el contrario, no hubo definición alguna para  $\sigma_D^2$  de las poblaciones  $Z_0$  y  $Z_{24}$  porque en varios casos, sus estimadores resultaron con valores negativos.

Tal como se esperaba, la  $h^2$  de  $Z_{24}$  resultó menor que la de  $Z_0$ ; sin embargo, su valor resultó todavía alto, indicando que se espera que aún haya respuesta a la SMVE en ciclos posteriores al ciclo 24.

En los análisis de varianza de familias, el Cuadrado Medio del factor Familias ( $CM_f$ ), permite obtener la desviación estándar fenotípica de la media de FMH y la de FHC mediante la expresión  $\sigma_{FMH}$  ó  $\sigma_{FHC} = \frac{\sqrt{CM_f}}{n}$  donde n= núm. de familias. En la selección de familias, la desviación estándar fenotípica de la media de familias  $\sigma_{FMH}$  ó  $\sigma_{FHC}$  es el denominador de la expresión de  $R=k c \sigma_A^2 / \sigma_{FMH}$  ó  $\sigma_{FHC}$ , donde R es la respuesta por ciclo de selección.

Por su parte, el Cuadrado Medio del error ( $CM_e$ ) es la varianza fenotípica *dentro* de las familias de MH o de HC y su raíz cuadrada es la desviación estándar fenotípica dentro de las familias de MH o HC la cual figura en la expresión de la respuesta a la selección *dentro* de las familias de MH o HC; es decir,  $R^1 = k^1 c^1 \sigma_A^2 / \sigma_{FMH}^1$  ó  $\sigma_{FHC}^1$ , donde el signo <sup>1</sup> significa *dentro*.

Toda vez que es posible estimar la desviación estándar fenotípica de la población de individuos  $\sigma_p$ , la desviación estándar fenotípica de la media de familias ( $\sigma_{FMH}$  ó  $\sigma_{FHC}$ , así como la desviación estándar fenotípica *dentro* de las familias de MH o HC ( $\sigma_{FMH}^1$  ó  $\sigma_{FHC}^1$ ), podrá hacerse la comparación entre las respuestas de las diferentes metodologías de selección simples y también entre las metodologías de selección combinadas.

## VI. LITERATURA CITADA

- Allard, R. W. 1975. Principios de la Mejora Genética de Plantas. Trad. J. L. Montoya. 2<sup>a</sup> Ed. Omega. Barcelona, España. 498 p.
- Ángeles A., H. 1961. Comentarios sobre la selección masal en el pasado y sus posibilidades en los programas actuales de mejoramiento de maíz. VII Reunión del PCCMCA. Tegucigalpa, Honduras. pp. 18-24.
- Brauer H., O. 1969. Fitogenética Aplicada. LIMUSA. México, D. F. 518 p.
- Bridges, W. C., and S. J. Knapp. 1987. Probability of negative estimates of genetic variances. Theoretical and Applied Genetics. 74: 269-264.
- Briggs, F. N., and P. F. Knowles. 1967. Introduction to Plant Breeding. Reinhold Publishing Corporation. USA. 426 p.
- Burton G, and DeVane, E. H. 1953. Estimating heritability in tall fescue (*Festuca arundinacea*) from replicated clonal material. Agron. J. 45:478-481
- Celis A., H. G. 1981. Estimación de parámetros genéticos e índices de selección en la variedad de maíz Zacatecas 58. Tesis de Maestro en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Méx.
- Celis A., H. G., J. D. Molina G., y A. Martínez G. 1986. Estimación de parámetros genéticos e índices de selección en la variedad de maíz Zac. 58 (*Zea mays* L.). Agrociencia 63: 121-138.
- Chávez A., J. L. 1995. Mejoramiento de Plantas 2: Métodos Específicos de Plantas Alógamas. Trillas-UAAAN. México, D. F. 143 p.

- Choo, T. M., and L. W. Kannenberg. 1979. Relative efficiencies of population improvement methods in corn: A simulation study. *Crop Science* 19: 179-185.
- Claire I, T., y Márquez S, F. 1984. Mejoramiento del maíz en Bolivia por selección masal y selección combinada de medios hermanos. *Agrociencia* 58: 191-203.
- Cockerham, C. C. 1954. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39: 859-882
- Cockerham, C. C. 1956. Analysis of quantitative gene action. *Genetics in plant breeding. Brookhaven Symp. Biol.* 9: 53-68.
- Cockerham, C. C. 1959. Partition of heredity variance for various genetic models. *Genetics* 44: 1141-1148
- Cockerham, C. C. 1963. Estimation of genetic variances. *In: W. D. Hanson and H. F. Robinson (Eds.). Statistical Genetics and Plant Breeding. National Academy of Sciences. National Research Council. Pub. 982. Washington, D. C. pp.: 53-94.*
- Comstock, R. E., and H. F. Robinson. 1948. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating average degree of dominance. *Biometrics* 4: 254-266.
- Comstock, R. E., and H. F. Robinson. 1951. Consistency of estimates of variance components. *Biometrics* 7: 75-82.
- Comstock, R. E., and H. F. Robinson. 1952. Estimation of average dominance of gene. *In: J. W. Gowen (Ed.) Heterosis. Hafner Publishing Company. NY. pp.: 494-516.*
- Dhillon, B. S., A. S. Kehra, and V. K. Saxena. 1984. Combined half-sib full-sib selection and estimation of genetic parameters. *Crop Improvement* 11 (2): 88-91.

- Dickerson, G. E. 1963. Biological interpretation of the genetic parameters of populations. *In: W. D. Hanson and H. F. Robinson (Eds.). Statistical Genetics and Plant Breeding. National Academy of Sciences. National Research Council. Pub. 982. Washington, D. C. pp.: 95-107.*
- Duvick D, N., and Cassman K, G. 1999. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the North-Central United States. *Crop Science* 39: 1622-1630.
- Empig, L. T., C. O. Gardner, and W. A. Compton. 1972. Theoretical gains for different populations' improvement procedures. Univ. of Nebraska. College of Agric. 22 p.
- Estrada M., A. 1977. Selección masal y selección modificada de mazorca por surco en dos variedades de la raza Zapalote Chico. Tesis de M. C. Colegio Superior de Agricultura Tropical. Cárdenas, Tabasco.
- Falconer, D. S. 1970. *Introducción a la Genética Cuantitativa*. Trad. F. Márquez S. CECSA, México. 430 p.
- Falconer, D. S. 1978. *Introducción a la Genética Cuantitativa*, 2ª ed. Trad. F. Márquez S. CECSA. México, D. F.
- Falconer, D. S. 1986. *Introducción a la Genética Cuantitativa*, 3ª ed. Trad. F. Márquez S. CECSA. México, D. F. 383 p.
- Falconer, D. S., and Mackay, T. F. C. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4<sup>th</sup> ed. Longman. England.
- Fehr, W. R. 1987. *Principles of Cultivar Development*, vol. 1: Theory and Techniques. Macmillan Publishing Company. New York.
- Fisher, R. A. 1918. The correlation between relatives on the supposition on Mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinburg.* 52: 399-433.

- Food and Agriculture Organization (FAO). 2010. FAOSTAT Crops Statistics. *On line*: FAOSTAT | © FAO Statistics Division 2010 | 19 July 2010.
- Frey, K. J. 1983. Plant population management and breeding. *In*: Wood, D. R. (Ed.). Crop Breeding. ASA-CSSA. Madison, Wisconsin. pp.: 55-88.
- Gallais, A. 1993. Fields of efficiency of breeding methods for *per se* value or combining ability in plant breeding. *Agronomie* 13: 467-480.
- García Z., J., J. López R., J. Molina G., y T. Cervantes S. 2002. Selección masal visual estratificada y de familias de medios hermanos en una crucea intervarietal F<sub>2</sub> de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 25(4):387-391
- García, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. 2<sup>a</sup> ed. UNAM. México.
- Gardner C., O. 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Science* 1: 241-245.
- Gardner, C. O. 1963. Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. *In*: Statistical Genetics and Plant Breeding. National Academic Science-National Research Council. Pub. 982. Washington, D. C. pp. 225-252.
- Gardner, C. O. 1969. Genetic variation in irradiated and control population of corn after ten cycles of mass selection for high grain yield. *In*: Induced Mutations in Plants. Int. At. Energy Agency. Vienna. pp.: 469-477.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Aust. J. Biol. Sci.* 9: 463-493.



- Gutiérrez D. R., E., A. Palomo G., A. Espinoza B. y E. Cruz Lázaro. 2002. Aptitud combinatoria y heterosis para rendimiento de líneas de maíz en la Comarca Lagunera, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25(3):271-277.
- Hallauer, A. R. 1970. Genetic variability for yield after four cycles of reciprocal recurrent selection. *Crop Science* 10: 482-485.
- Hallauer, A. R., and B. Miranda. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University Press. Ames, IA. 468 pp.
- Hallauer, A. R., and J. A. Wright. 1967. Genetic variances in the open-pollinated variety of maize, Iowa Ideal. *Der Züchter* 37: 178-185.
- Jan-Orn, J., C. O. Gardner., and W. M. Ross. 1976. Quantitative genetics studies of the NP3R Random-mating grain sorghum populations. *Crop Science* 16: 489-495.
- Jesús M., A. de., J. D. Molina G., y F. Castillo G. 1990. Selección masal para adaptación en Chapingo en una población de maíz Tuxpeño. *Agrociencia. Serie Fitociencia*. 1(4): 69-84.
- Jobet, F. C., y P. Barriga E. 1998. Variabilidad genética del rendimiento y de otros caracteres cuantitativos en una población de maíz. I. Estimación de los componentes de la variación y heredabilidad. *Agro Sur* 16: 73-83.
- Johnson, H. W., H. F. Robinson, and R. E. Comstock. 1955. Estimates of genetic and environmental variability in soybeans. *Agronomy Journal* 47: 314-318.
- Kempthorne, O. 1954. The correlations between relatives in a random mating population. *Proc. Royal Soc. London, B*. 143: 103-113
- Lindsey, M. F., J. H. Lonquist and C. O. Gardner. 1962. Estimates of genetic variance in open pollinated varieties of Corn Belt corn. *Crop Science* 2: 105-108.

- Lonquist, J. H., 1964. A modification of the ear to row procedure for the improvement of maize populations. *Crop Science* 4: 227-228.
- Lonquist, J. H., 1967. Mass selection for prolificacy in corn. *Der Züchter* 37: 185-188.
- Lonquist, J. H., A. Cota, and C. O. Gardner. 1966. Effect of mass selection and thermal neutron irradiation on genetic variance in a variety of corn. *Crop Science* 6: 330-332.
- Márquez S., F. 1968. Influence of half-sib family size on the estimation of genetic variances in maize. Ph. D. Thesis. Iowa State Univ. Ames, Iowa. 205 p.
- Márquez S., F. 1971. Interpretación a la fórmula de ajuste del rendimiento individual en la selección masal. *Fitotecnia* 1: 1-2.
- Márquez S., F. 1980. Sistemas de selección combinada, familiar e individual en el mejoramiento genético del maíz. *Fitotecnia* 4: 3-83.
- Márquez S., F. 1985. *Genotecnia Vegetal. Métodos, Teoría, Resultados. Tomo I.* AGT Editor S. A. México, D. F.
- Márquez S., F. 1987. Sistemas, métodos y estrategias en el mejoramiento genético del maíz (*Zea mays* L.). *Ciencia* 38: 205-216.
- Márquez S., F., and A. R. Hallauer. 1970. Influence sample size of the estimation of genetic variance in a synthetic variety of maize. I. Grain yield. *Crop Science* 4: 357-361.
- Márquez S., F., J. Miranda O., y A. Betancourt. 1976. Comparación entre la respuesta esperada y la respuesta observada a la selección masal en una variedad de maíz. VII Reunión de Maiceros de la Zona Andina. Guayaquil, Ecuador. pp. 16-23.

- Márquez S., F., J. Sahagún C., y L. Sahagún C. 1994. Varianzas genéticas de poblaciones de maíz con familias de medios hermanos y hermanos completos. Memorias del XV Congreso de la SOMEFI. Monterrey, México. p. 377.
- Márquez S., F., y J. Covarrubias P. 1977. Selección familiar versus selección masal. *In*: Avances en la Enseñanza y la Investigación. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. p: 110.
- Márquez S., F., y J. Sahagún C. 1994. Estimation of genetic variances with maternal half-sib families. *Maydica* 39: 197-201.
- Márquez S., F., y J. Sahagún C. 2000. Estimación de varianzas genéticas en maíz con familias independientes de hermanos completos. *Agrociencia* 34: 437-444.
- Mather, K. 1943. Polygenic inheritance and natural selection. *Biol. Rev.* 18: 32-64.
- Mather, K., and B. I. Harrison. 1949. The manifold effects of selection. *Heredity* 3: 1-52.
- Molina G., J. D. 1977. Selección masal visual estratificada en maíz. *In*: Avances en la Enseñanza y la Investigación. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. pp. 73-74.
- Molina G., J. D. 1979. Selección familiar de progenies autofecundadas. *Agrociencia* 37: 131-138.
- Molina G., J. D. 1983. Selección Masal Visual Estratificada en Maíz. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. Pub. Especial. 35 p.
- Molina G., J. D. 1988. Selección familiar combinada alternante. *Agrociencia* 74: 65-71.
- Molina G., J. D. 1992. Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa. (Algunas Implicaciones en Genotecnia). AGT Editor. 349 pp.

- Moll, R. H., and C. W. Stuber. 1974. Quantitative genetics. Empirical results relevant to plant breeding. *Advances in Agronomy* 26: 277-313.
- Moll, R. H., and H. F. Robinson. 1966. Observed and expected response in four selection experiments in maize. *Crop Science* 6: 319-323.
- Moll, R. H., and O. S. Smith. 1981. Genetic variance and selection response in an advanced generation of a hybrid of widely divergent population of maize. *Crop Science* 21: 387-391.
- Morris M., L., y M. A. López P. 2000. Impacto del Mejoramiento de Maíz en América Latina 1996-1997. CIMMYT. México, D. F. 45 p.
- Muñoz O., y A. Santacruz V. 1996. Método de cruzas AxB de Edmundo Taboada Ramírez. Memoria del XVI Congreso Nacional de la SOMEFI. Montecillo, Méx. p. 229.
- Navarro, F. V., W. C. Youngquis, y W. Compton. 1992. Estimacion de varianzas genéticas en maíz a partir de líneas S1 y S2. *Agronomía Mesoamericana* 3: 9-15.
- Nyquist, W. E. 1991. Estimation of heritability and prediction of selection response in Plant populations. *Critical Reviews in Plant Sciences* 10 (3): 235-322.
- Obilanda, A. T., A. R. Hallauer, and O. S. Smith. 1979. Estimated genetic variability in maize interpopulation. *Journal of Heredity* 70: 127-132.
- Ostle, B. 1965. Estadística Aplicada. Trad. D. De la Serna V. LIMUSA. México. p 84.
- Padrón C, E. 1996. Diseños Experimentales con Aplicación a la Agricultura y la Ganadería. Trillas-UAAAN. México. 215 p.

- Paliwal, R. L., G. Granados, H. R. Lafitte, y A. D. Violic. 2001. El Maíz en los Trópicos: Mejoramiento y Producción. FAO. Colección: Producción y Protección Vegetal. No. 28. Roma. 375 pp.
- Peña L., A. 1998. Parámetros genéticos, respuesta a la selección y heterosis en tomate de cascara (*Physalis ixocarpa* Brot.) Tesis de Doctorado en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Méx. 151 p.
- Peña L., A., J. D. Molina G., F. Márquez S., J. Sahagún C., J. Ortíz C., y T. Cervantes S. 2002. Respuestas estimadas y observadas de tres métodos de selección en tomate de cascara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Fitotecnia Mexicana 25(2): 171-178.
- Peña O., M. G., y L. W. Kannenberg. 2000. Respuesta a la selección en tres métodos de selección recurrente aplicados en dos sintéticos precoces de maíz (*Zea mays* L.). In: Zavala, G. F., R. Ortega P., J. A. Mejía C., I. Benítez R. y H. Guillen A. (Eds.). Memorias de XVIII Congreso Nacional de Fitogenética: Notas Científicas. SOMEFI. Chapingo, Méx.
- Ramírez M., C. A., y J. J. Herrera B. 1994. Densidad de espiguillas. Más sobre la asociación espigamiento en maíz. Memoria del XV Congreso de la SOMEFI. Monterrey, Méx. p. 353.
- Rawlings, J. O., and C. C. Cockerham. 1962a. Trialallel analysis. Crop Science 2: 228-231.
- Rawlings, J. O., and C. C. Cockerham. 1962b. Analysis of double cross hybrid populations. Biometrics 18: 229-244.
- Reeder, L. A., A. R. Hallauer, and K. R. Lamkey. 1987. Estimation of genetic variability in two maize populations. Journal of Heredity 78: 372-376.
- Reyes C., P. 1985. Fitogenotecnia Básica y Aplicada. AGT Editor. 460 p.

- Reyes C., P. 1990a. El Maíz y su Cultivo. AGT Editor S. A. México, D. F. 460 p.
- Reyes C., P. 1990b. Diseño de Experimentos Aplicados: Agronomía, Biología, Química, Industrias, Ciencias Sociales, Ciencias de la Salud. Trillas. 3ª ed. México. 348 p
- Reyes L., D., J. D. Molina G., J. A. Mejía C., J. de J. Lopez R., M. Huerta L., y A. Perez C. 2007. Efectos de aptitud combnatoria general y especifica en relación con el numero de ambientes de evaluación. *Agronomia Tropical* 57 (4): 257-269.
- Robinson, H. F., and R. E. Comstock. 1955. Analysis of genetic variability in corn with reference to probable effects of selection. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 20: 127-136.
- Robinson, H. F., C. C. Cockerham and R. H. Moll. 1960. Studies on estimation of dominance variance and effects of linkage bias. *In: Papers on Quantitative Genetics and Related Topics*. Dept. of Genetics. North Caroline State College. Raleigh, N. C. pp.: 427-433.
- Robinson, H. F., R. E. Comstock, and P. H. Harvey. 1954. Genetic variances in open pollinated varieties of corn. *Genetics* 40: 45-60.
- Robinson, H. F., y C. C. Cockerham. 1965. Estimación y significado de los parámetros genéticos. Trad. por M. Gutiérrez. *Fitotecnia Latinoamericana*. 2: 23-38.
- Sahagun C. J. 2006. Determinacion de las fuentes endogámicos de la población ideal bajo muestreo continuo y apareamiento aleatorio. *Agrociencia* 40 (4): 471-482.
- Sahagún C., J. 1995. Estimación de la varianza ambiental intraparcelar en el Diseño I de Carolina del Norte. *Revista Fitotecnia Mexicana* 18: 107-144.
- Sahagún C., J. 1997. Estimación de varianzas genéticas con machos  $S_0$  y hembras  $S_1$  en el Diseño II. *Rev. Chapingo. Serie Horticultura* 3(2):71-76.

- Sahagún C., J., y F. García M. 2009. El coeficiente de endogamia de una población bajo selección masal. *Agrociencia* 43: 119-132.
- Sahagún C., L. 2001. Estimación de varianzas genéticas con diferentes sistemas de apareamiento en maíz (*Zea mays* L.). Tesis de Doctor en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Méx.
- Sahagún C., L., J. D. Molina G., F. Castillo G., y J. Sahagún C. 1991. Efecto de la selección masal en las varianzas genéticas de la variedad de maíz Zac-58. *Agrociencia. Serie Fitociencia* 2 (1): 65-79
- Sahagún C., L., y J. D. Molina G. 1994. Efecto de la selección masal en las varianzas genéticas de la variedad de maíz ZAC 58. *Memorias del XV Congreso de la SOMEFI. Monterrey, México.* p. 357.
- SIAP-SAGARPA. 2007. Anuario Estadístico de la Producción Agrícola. <http://www.siap.gob.mx/ventana.php?idLiga=1043&tipo=1>
- Sprague, G. F. 1955. Corn Breeding. *In: Corn and Corn Improvement.* Acad. Press, Inc. NY. pp: 221-292.
- Sprague, G. F. 1966. Quantitative genetics in plant improvement. *In: K. J. Frey (ed.) Plant Breeding Symposium at Iowa State Univ. Ames, IA.* pp: 315-354.
- Sprague, G. F., and L. A. Tatum. 1942. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. of Agron.* 34: 923-932.
- Steel, R. D. G., and J. H. Torrie. 1960. *Principles and Procedures of Statistics: with Special Reference to the Biological Sciences.* McGraw-Hill, New York.

- Stuber, C. W., R. H. Moll, and N. D. Hanson. 1966. Genetic variances and interrelationships of six traits in a hybrid population of *Zea mays* L. *Crop Science* 6: 455-458.
- Vanegas A., H., M. T. Victoria R., J. E. Vargas S. y F. Arboleda R. 1984. Estimación de varianza aditiva y predicción del avance genético en 17 poblaciones de maíz utilizando familias de medios hermanos maternos. *Acta Agronómica* 34 (2): 5-19.
- Vargas S., J. E. 1979. Efecto de la selección masal en los parámetros genéticos de la variedad de maíz Zac. 58 y respuesta a diversos métodos de selección. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de Méx.
- Vargas S., J. E., J. D. Molina G., y T. Cervantes S. 1982. Selección masal y parámetros genéticos en la variedad de maíz Zac 58. *Agrociencia* 48:93-105.
- Vásquez A., V. 2000. Varianzas y correlaciones del rendimiento y sus componentes en compuestos varietales de maíz y en su mejor variedad componente. Tesis de Doctor en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Méx.
- Villanueva V., C., J. D. Molina G., y A. Martínez G. 1990. Selección masal visual estratificada rotativa e *in situ* en la variedad de maíz Zacatecas 58. *Agrociencia. Serie Fitociencia*. 1 (3): 73-86.
- Villena, W., y E. C. Johnson. 1972. Respuesta a la selección para altura de planta y sus efectos en rendimiento de grano y acame de raíz en tres poblaciones tropicales de maíz. XVIII Reunión del PCCMCA. Managua, Nicaragua. 10 p.
- Webel, O. D., and J. H. Lonquist. 1967. An evaluation of modified ear-to-row selection in a population of corn (*Zea mays* L.). *Crop Science* 7: 651-655.
- Weyhrich, R. A., K. R. Lamkey, and A. R. Hallauer. 1998. Responses to seven methods of recurrent selection in the BS11 maize population. *Crop Science* 38: 308-321.



- Winter, F. L. 1929. The mean and variability as affected by continuous selection for composition in corn. *J. Agric. Res.* 39: 451-476.
- Winter, F. L. 1974. The mean and variability as affected by continuous selection for composition in corn. *In: J. W. Dudley (ed.) Seventy generations of selection for oil and protein in maize. Crop Sci. Soc. of Am., Inc.* pp. 95-119.
- Wong R, R., E. Gutiérrez D. R., A. Palomo G., S. Rodríguez H., H. Córdova O., A. Espinoza B., y J. Lozano G. 2007. Aptitud combinatoria de componentes de rendimiento en líneas de maíz para grano en la Comarca Lagunera, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 30: 181-189.
- Wright, S. 1935. The analysis of variance and the correlations between relatives with respect to deviations from an optimum. *J. Genetics* 30: 243-256.

VII. APÉNDICE

**Cuadro 7.1.** Medias del rendimiento por planta (RPP) en gramos, de FMH y FHC, en las variedades Zac. 58 Original y Zac. 58 SM<sub>24</sub>, en cuatro ambientes.

Rep	Zac. 58 Original							Zac. 58 SM <sub>24</sub>						
	Origen	Familias	Ambientes				Origen	Familias	Ambientes					
			2007M	2008M	2009C	2009M			2007M	2008M	2009C	2009M		
1	1x1	1HC	73.3	72.4	46.4	72.8	1x1	1HC	138.6	93.3	84.4	106.7		
2	1x1	1HC	76.9	69.1	46.9	77.1	1x1	1HC	133.3	118.2	116.3	123.9		
1	1#	1MH	55.4	64.1	50.0	46.4	1#	1MH	108.3	105.0	71.9	125.0		
2	1#	1MH	50.0	74.8	43.8	68.8	1#	1MH	126.3	85.6	98.8	110.0		
1	4x4	4HC	71.1	53.9	61.1	55.0	5x5	5HC	110.0	117.1	94.4	113.5		
2	4x4	4HC	73.7	50.3	50.0	56.9	5x5	5HC	116.3	100.0	125.0	123.7		
1	4#	4MH	73.7	58.2	58.3	65.4	5#	5MH	135.5	98.2	131.3	161.5		
2	4#	4MH	83.3	66.5	50.0	73.9	5#	5MH	97.4	101.4	135.0	132.1		
1	5x5	5HC	78.9	58.0	54.7	52.8	6x6	6HC	168.8	141.7	145.0	157.5		
2	5x5	5HC	64.5	62.5	61.1	73.3	6x6	6HC	156.7	127.5	164.1	140.2		
1	5#	5MH	80.8	48.5	40.6	73.1	6#	6MH	123.5	112.0	116.7	128.1		
2	5#	5MH	96.7	55.3	41.7	73.5	6#	6MH	144.0	90.9	140.6	116.9		
1	8x8	8HC	78.9	48.4	46.9	62.8	7x7	7HC	140.3	128.5	139.3	134.1		
2	8x8	8HC	65.8	56.6	57.7	65.9	7x7	7HC	144.4	100.0	147.5	122.2		
1	8#	8MH	66.2	49.8	57.1	61.8	7#	7MH	142.1	100.5	127.5	131.8		
2	8#	8MH	64.1	45.5	47.2	62.5	7#	7MH	165.0	125.9	153.3	147.6		
1	9x9	9HC	77.8	64.3	88.9	79.3	8x8	8HC	100.0	101.3	127.8	125.0		
2	9x9	9HC	95.8	64.6	65.6	78.0	8x8	8HC	118.4	132.3	119.4	130.0		
1	9#	9MH	72.8	64.1	54.2	52.6	8#	8MH	102.6	102.5	121.9	120.0		
2	9#	9MH	65.9	65.1	48.5	63.1	8#	8MH	135.0	105.7	116.6	120.2		
1	10x10	10HC	86.3	62.2	66.7	73.1	12x12	12HC	113.2	86.1	122.1	100.0		
2	10x10	10HC	72.4	71.1	71.3	71.7	12x12	12HC	136.8	106.7	100.0	115.9		
1	10#	10MH	68.4	60.6	75.0	75.0	12#	12MH	106.3	110.5	88.2	116.7		
2	10#	10MH	76.3	69.3	56.7	78.6	12#	12MH	110.0	85.5	107.9	107.9		
1	16x16	16HC	70.6	53.3	64.3	62.5	14x14	14HC	129.2	89.1	86.5	106.7		
2	16x16	16HC	46.7	64.0	56.8	72.4	14x14	14HC	125.0	100.0	129.2	115.0		
1	16#	16MH	60.7	68.9	43.8	68.8	14#	14MH	105.0	83.3	100.0	125.0		
2	16#	16MH	70.0	60.5	83.3	72.2	14#	14MH	150.0	96.1	109.5	131.3		
1	18x18	18HC	70.0	60.6	66.7	61.8	16x16	16HC	142.5	100.6	118.8	189.5		
2	18x18	18HC	67.5	51.1	56.7	62.5	16x16	16HC	144.4	94.2	106.7	136.8		
1	18#	18MH	65.0	57.9	55.6	60.3	16#	16MH	117.9	95.9	81.0	106.1		
2	18#	18MH	55.8	55.3	53.3	68.4	16#	16MH	142.5	78.0	125.0	109.1		
1	19x19	19HC	76.6	58.3	65.4	54.5	17x17	17HC	136.8	85.0	106.3	100.0		
2	19x19	19HC	71.9	49.7	41.7	60.0	17x17	17HC	134.4	107.1	87.5	118.2		
1	19#	19MH	80.0	70.8	25.0	61.1	17#	17MH	144.7	103.4	78.1	100.0		
2	19#	19MH	73.7	61.8	29.2	98.6	17#	17MH	144.4	85.3	100.0	131.3		
1	20x20	20HC	68.4	88.1	60.0	66.7	18x18	18HC	113.2	84.8	105.3	97.5		
2	20x20	20HC	105.3	77.1	61.8	76.7	18x18	18HC	139.5	130.6	105.3	131.6		
1	20#	20MH	72.1	58.6	56.7	65.8	18#	18MH	120.3	93.8	85.0	127.5		
2	20#	20MH	83.3	61.6	62.5	73.5	18#	18MH	163.2	115.4	87.5	117.5		
1	33x33	33HC	84.2	71.6	82.4	73.7	19x19	19HC	142.1	107.9	127.5	138.2		
2	33x33	33HC	89.5	54.3	56.3	92.7	19x19	19HC	170.6	121.5	44.4	161.8		
1	33#	33MH	68.4	66.1	55.0	65.4	19#	19MH	128.9	80.7	102.6	128.3		
2	33#	33MH	73.7	44.5	57.7	71.7	19#	19MH	169.4	84.7	65.9	91.7		
1	34x34	34HC	90.0	86.9	55.6	77.3	20x20	20HC	139.5	105.3	138.9	126.2		
2	34x34	34HC	83.3	102.2	55.6	81.3	20x20	20HC	148.8	117.6	93.8	105.6		
1	34#	34MH	88.2	60.5	52.5	72.5	20#	20MH	97.5	108.0	86.8	102.8		
2	34#	34MH	75.0	58.4	62.5	80.6	20#	20MH	111.3	120.5	70.0	136.2		
1	36x36	36HC	70.6	70.4	83.3	63.6	23x23	23HC	140.0	145.3	125.0	143.4		

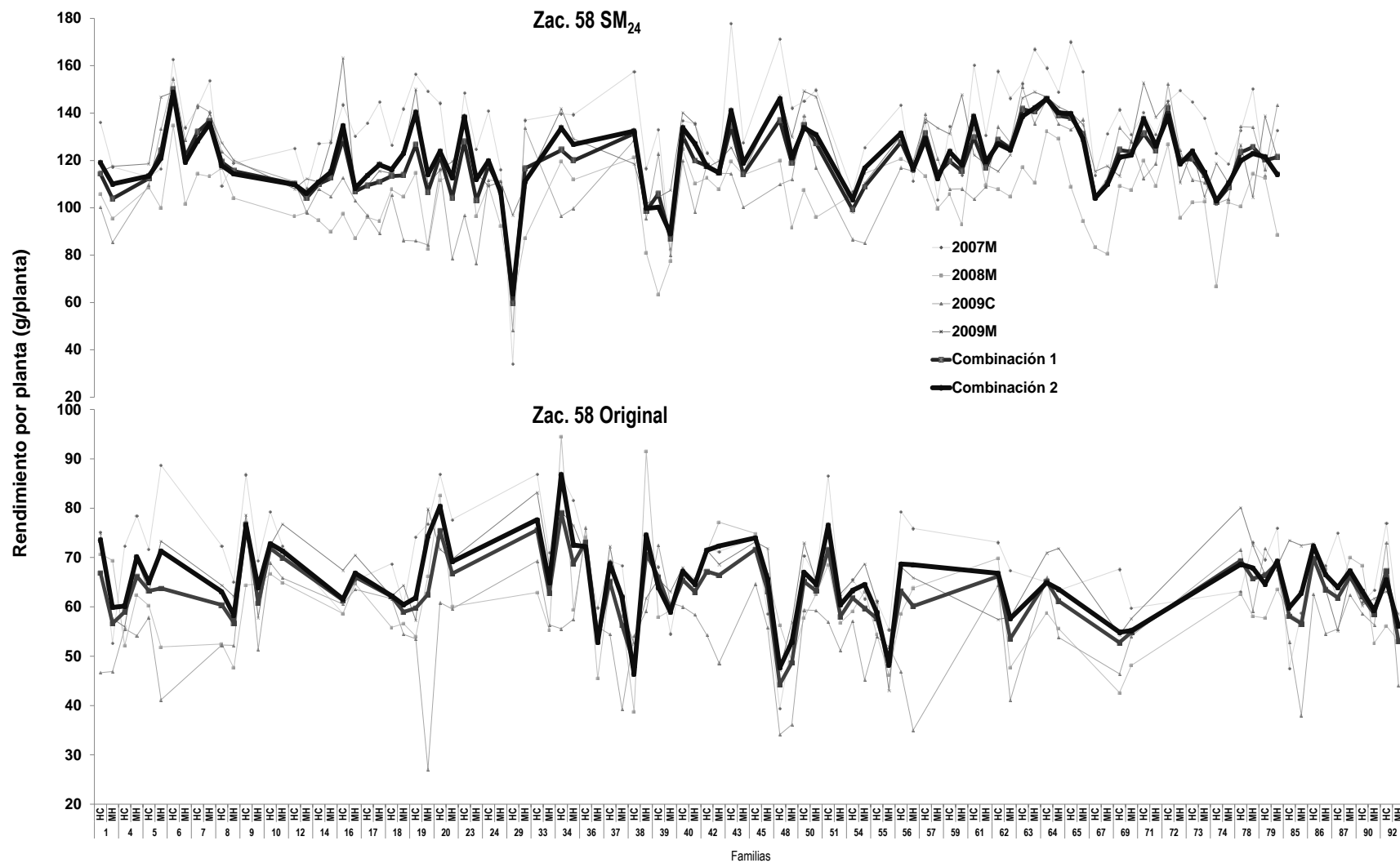
Continuacion...

2	36x36	36HC	73.7	77.9	68.8	77.1	23x23	23HC	156.9	132.5	68.3	111.8
1	36#	36MH	59.7	48.3	55.6	54.5	23#	23MH	110.5	104.5	77.8	110.3
2	36#	36MH	60.0	42.6	56.3	51.5	23#	23MH	138.6	88.6	75.0	119.0
1	37x37	37HC	71.1	68.6	58.8	66.7	24x24	24HC	145.0	87.6	120.2	83.3
2	37x37	37HC	67.6	60.8	50.0	77.9	24x24	24HC	136.8	131.3	103.1	135.0
1	37#	37MH	69.7	57.8	40.0	61.5	24#	24MH	121.1	87.1	113.6	92.5
2	37#	37MH	67.1	58.3	38.5	57.4	24#	24MH	111.1	97.4	109.1	129.4
1	38x38	38HC	50.0	41.7	44.4	55.0	29x29	29HC	35.0	57.7	46.7	106.3
2	38x38	38HC	45.8	35.7	63.9	50.0	29x29	29HC	33.3	61.8	49.8	87.5
1	38#	38MH	76.7	62.3	40.4	62.5	29#	29MH	126.3	78.6	131.3	107.9
2	38#	38MH	64.1	120.6	77.9	61.1	29#	29MH	147.6	95.7	136.3	110.0
1	39x39	39HC	67.5	52.3	67.9	68.8	34x34	34HC	141.2	113.1	103.9	136.8
2	39x39	39HC	68.8	63.5	77.3	62.5	34x34	34HC	138.2	126.1	88.9	146.9
1	39#	39MH	54.2	60.3	63.3	60.7	34#	34MH	128.6	103.0	111.9	135.0
2	39#	39MH	55.0	58.3	58.3	65.4	34#	34MH	150.0	120.8	87.5	123.2
1	40x40	40HC	63.2	59.6	61.8	61.7	38x38	38HC	157.5	99.4	130.0	116.1
2	40x40	40HC	72.2	72.4	58.3	74.3	38x38	38HC	157.5	142.9	126.9	121.1
1	40#	40MH	70.8	68.3	61.8	56.3	38#	38MH	118.4	96.9	87.5	109.3
2	40#	40MH	60.5	58.9	55.0	72.7	38#	38MH	114.7	65.0	103.1	94.1
1	42x42	42HC	76.9	71.4	61.7	74.1	39x39	39HC	123.8	63.1	93.2	96.4
2	42x42	42HC	66.7	70.9	46.9	68.9	39x39	39HC	142.1	63.4	152.4	112.5
1	42#	42MH	71.1	75.9	41.7	66.7	39#	39MH	80.0	76.4	82.1	91.1
2	42#	42MH	71.4	78.4	55.6	70.6	39#	39MH	85.0	78.4	77.8	123.5
1	45x45	45HC	70.0	74.1	70.0	70.0	40x40	40HC	128.9	148.4	101.5	127.1
2	45x45	45HC	77.6	75.6	59.4	76.4	40x40	40HC	144.7	100.5	138.2	153.3
1	45#	45MH	41.1	69.5	54.4	72.2	40#	40MH	142.1	84.3	83.3	131.9
2	45#	45MH	76.2	63.6	57.1	71.4	40#	40MH	128.9	136.1	113.2	138.9
1	48x48	48HC	35.0	52.7	20.0	46.4	42x42	42HC	121.3	113.2	127.8	115.6
2	48x48	48HC	43.8	60.0	48.2	48.2	42x42	42HC	125.0	111.9	108.8	118.2
1	48#	48MH	46.9	46.1	52.3	48.3	42#	42MH	122.5	105.0	105.3	80.6
2	48#	48MH	58.8	51.9	20.0	65.4	42#	42MH	111.3	110.5	123.8	159.1
1	50x50	50HC	65.8	53.8	50.0	65.9	43x43	43HC	173.8	117.2	117.1	105.6
2	50x50	50HC	75.0	61.7	68.8	80.0	43x43	43HC	181.9	122.0	111.8	145.5
1	50#	50MH	55.3	55.8	46.9	60.0	43#	43MH	125.0	120.0	91.2	123.5
2	50#	50MH	76.9	69.5	71.7	70.0	43#	43MH	130.0	107.9	109.1	106.3
1	51x51	51HC	76.3	72.3	50.0	67.3	48x48	48HC	162.5	133.3	116.7	163.6
2	51x51	51HC	96.9	64.7	63.9	81.7	48x48	48HC	180.0	106.3	102.9	130.9
1	51#	51MH	59.4	51.1	50.0	54.5	48#	48MH	141.7	83.2	121.1	112.5
2	51#	51MH	64.1	62.4	52.3	70.8	48#	48MH	142.5	100.0	102.8	147.1
1	54x54	54HC	62.5	65.9	46.7	71.9	50x50	50HC	121.1	114.5	131.3	169.1
2	54x54	54HC	68.8	52.4	67.6	58.8	50x50	50HC	168.8	100.0	146.3	129.4
1	54#	54MH	68.4	70.7	36.8	62.5	50#	50MH	120.0	85.7	106.7	140.6
2	54#	54MH	55.0	55.6	53.6	75.0	50#	50MH	179.4	106.3	127.1	153.1
1	55x55	55HC	64.5	55.8	55.0	65.8	54x54	54HC	80.0	116.8	101.9	107.9
2	55x55	55HC	57.9	53.0	52.9	56.3	54x54	54HC	133.3	94.3	71.2	88.3
1	55#	55MH	54.2	37.9	50.0	46.2	54#	54MH	134.2	129.0	95.0	123.5
2	55#	55MH	56.6	54.6	53.8	40.0	54#	54MH	116.7	100.0	75.0	97.2
1	56x56	56HC	67.5	57.5	37.5	62.4	56x56	56HC	166.3	131.8	122.5	127.5
2	56x56	56HC	91.2	59.8	56.3	73.8	56x56	56HC	120.3	109.6	111.3	133.3
1	56#	56MH	72.2	64.9	20.0	60.0	56#	56MH	115.0	121.5	129.2	127.8
2	56#	56MH	79.5	62.7	50.0	71.9	56#	56MH	107.7	114.4	101.8	111.4
1	62x62	62HC	66.2	73.2	60.0	59.4	57x57	57HC	121.9	107.6	132.9	120.3
2	62x62	62HC	80.0	66.4	68.8	55.6	57x57	57HC	150.0	119.0	146.2	154.5
1	62#	62MH	63.9	49.3	42.9	55.9	57#	57MH	111.8	110.3	127.6	162.5
2	62#	62MH	70.8	46.1	39.3	60.0	57#	57MH	95.0	89.0	113.9	105.0
1	64x64	64HC	73.8	46.8	61.1	70.5	59x59	59HC	115.8	105.5	120.6	121.7
2	64x64	64HC	56.3	70.9	70.8	71.4	59x59	59HC	152.9	105.9	95.0	140.6
1	64#	64MH	68.3	60.5	54.7	75.0	59#	59MH	115.0	86.2	126.3	145.6

Continuacion...

2	64#	64MH	58.3	50.6	52.9	68.8	59#	59MH	112.5	99.5	89.6	150.0
1	69x69	69HC	75.0	35.8	46.4	57.0	61x61	61HC	179.2	121.1	110.3	110.5
2	69x69	69HC	60.3	49.5	46.4	51.7	61x61	61HC	141.3	145.0	96.9	134.2
1	69#	69MH	44.4	47.8	51.5	53.5	61#	61MH	135.0	111.1	123.5	130.6
2	69#	69MH	75.0	48.5	56.7	61.8	61#	61MH	126.3	107.7	94.1	106.3
1	78x78	78HC	50.0	66.1	65.0	76.6	62x62	62HC	154.2	104.2	133.3	103.3
2	78x78	78HC	76.3	59.1	78.3	83.8	62x62	62HC	161.1	111.6	135.0	127.4
1	78#	78MH	73.8	52.4	52.8	66.1	62#	62MH	150.0	92.0	127.3	141.7
2	78#	78MH	72.4	63.9	65.6	78.9	62#	62MH	142.5	117.4	127.8	103.1
1	79x79	79HC	78.1	48.8	68.8	63.0	63x63	63HC	158.3	143.3	155.0	146.9
2	79x79	79HC	61.1	66.7	75.0	70.0	63x63	63HC	146.4	90.9	147.2	145.8
1	79#	79MH	63.0	69.4	58.3	66.7	63#	63MH	196.4	104.4	125.0	141.2
2	79#	79MH	88.9	57.8	76.9	69.7	63#	63MH	137.5	116.7	146.2	156.7
1	85x85	85HC	58.8	50.0	50.0	64.5	64x64	64HC	177.5	125.6	157.9	146.0
2	85x85	85HC	36.1	67.2	55.8	82.5	64x64	64HC	140.3	138.9	133.8	147.5
1	85#	85MH	65.0	59.7	36.5	71.3	64#	64MH	150.0	105.5	122.1	141.2
2	85#	85MH	52.6	54.5	39.5	73.7	64#	64MH	147.5	152.6	148.6	144.1
1	86x86	86HC	71.4	75.0	55.6	66.1	65x65	65HC	166.3	107.2	127.5	140.0
2	86x86	86HC	71.8	70.0	69.6	79.6	65x65	65HC	173.7	110.5	138.5	140.5
1	86#	86MH	70.5	72.0	57.1	68.8	65#	65MH	150.0	95.5	137.5	123.5
2	86#	86MH	66.3	63.3	51.9	58.3	65#	65MH	165.0	93.3	137.0	146.8
1	87x87	87HC	73.4	59.4	51.3	51.6	67x67	67HC	114.6	92.7	118.8	108.3
2	87x87	87HC	76.5	64.0	59.7	58.8	67x67	67HC	112.5	73.5	91.7	122.5
1	87#	87MH	72.4	74.0	52.6	70.0	67#	67MH	115.0	91.8	115.0	116.2
2	87#	87MH	59.4	65.9	72.2	62.0	67#	67MH	147.5	69.1	109.7	119.1
1	90x90	90HC	76.9	63.6	56.3	60.9	69x69	69HC	141.2	102.5	136.8	113.9
2	90x90	90HC	45.0	73.2	61.1	59.8	69x69	69HC	141.7	115.9	130.9	113.0
1	90#	90MH	60.9	48.8	57.1	67.9	69#	69MH	135.7	115.0	114.7	128.3
2	90#	90MH	65.8	56.6	55.6	55.6	69#	69MH	126.3	100.0	141.2	128.0
1	92x92	92HC	70.0	68.6	67.9	69.1	71x71	71HC	144.1	123.1	105.4	155.6
2	92x92	92HC	84.1	43.6	78.1	57.1	71x71	71HC	136.1	116.8	119.4	150.0
1	92#	92MH	53.6	58.3	36.4	52.9	71#	71MH	132.9	114.1	107.8	141.2
2	92#	92MH	59.5	47.8	51.8	64.3	71#	71MH	128.9	104.2	129.4	135.3
1							72x72	72HC	142.5	128.6	168.4	142.6
2							72x72	72HC	147.4	124.7	136.1	146.4
1							72#	72MH	160.0	97.6	128.8	111.1
2							72#	72MH	138.9	93.5	120.0	110.0
1							73x73	73HC	145.0	94.1	118.4	121.6
2							73x73	73HC	144.4	110.3	105.0	127.4
1							73#	73MH	137.5	93.7	105.6	100.0
2							73#	73MH	138.2	111.5	115.8	109.1
1							74x74	74HC	119.7	62.1	111.3	118.8
2							74x74	74HC	126.3	71.3	92.1	118.8
1							74#	74MH	115.8	108.5	97.5	112.1
2							74#	74MH	121.1	95.8	110.0	108.4
1							78x78	78HC	123.6	105.9	136.1	128.1
2							78x78	78HC	141.7	95.0	132.5	125.0
1							78#	78MH	139.5	115.9	138.2	100.0
2							78#	78MH	160.7	112.5	129.8	108.9
1							79x79	79HC	115.6	114.2	112.5	150.0
2							79x79	79HC	111.1	110.7	119.4	127.5
1							79#	79MH	140.3	97.4	148.2	122.7
2							79#	79MH	125.0	79.8	138.3	119.4

#: Cruzas fraternales; MH: Familia de medios hermanos; HC: Familias de hermanos completos.



**Figura 7.1.** Comportamiento del RPP en 35 parejas de familias (FMH y FHC) en la población Z<sub>0</sub>, y de 40 parejas en Z<sub>24</sub>.