Rev. Fitotec. Mex. 12:120—128. 1989

PROBLEMAS CON LINEAS ENDOGAMICAS. III. HETEROSIS ENTRE LINEAS HERMANAS

Fidel Márquez Sánchez[1]

RESUMEN

Se hace un análisis teórico de la heterosis que resulta al cruzar líneas hermanas o sublíneas derivadas de la misma cabeza de línea, en cuatro tipos de líneas endogámicas: autofecundadas, fraternales, mesofraternales y retrocruzadas. Se discute su uso en la obtención de cruzas trilineales en las que la cruza simple sea entre líneas hermanas. Con líneas autofecundadas la media de la cruza simple es siempre la misma, independientemente del nivel endogámico de las sublíneas y equivale al de una línea S_1, en tanto que la heterosis se incrementa al aumentar la endogamia. En las líneas fraternales y mesofraternales, si las frecuencias génicas de los homocigotes dominantes y de los recesivos son iguales o simétricas, se obtiene el mismo resultado difiriendo sólo en el coeficiente de endogamia del caso. No se recomienda emplear líneas retrocruzadas para formar la cruza simple de una cruza trilineal pues la heterosis promedio es negativa.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Zea mays L.; Heterosis; Líneas hermanas; Cabeza de línea; Líneas autofecundadas; Líneas fraternales; Líneas mesofraternales; Líneas retrocruzadas.

SUMMARY

A theoretical analysis is made on the resulting heterosis when crossing sister lines or sublines derived from de same line head, for four types of inbred lines: selfed, full-sibed, half-sibed, and backcrossed lines. The objective is to discuss their use in single crosses between pair of sublines to obtain three-way crosses with a third non-related line. With selfed lines the genetic mean of the F_1 is always the same irrespective of the inbreeding coefficient of the sublines, and is equal to the mean of one S_1 line, while heterosis increases as does inbreeding. For full-sibed and half-sibed lines the same happens if it is assumed that the frequencies of dominant homozigotes and recessive homozigotes are equal (symetry of homozygotes frequencies), with the only difference of the involved inbreeding coefficient. For backcrossed lines mean heterosis is negative, thus this type of lines is not recomended for the refered use.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Zea mays L.; Heterosis; Sister lines; Line head; Selfed lines; Full-sib lines; Half-sib lines; Backcrossed lines.

INTRODUCCION

Cuando se cruzan líneas endogámicas no emparentadas (provenientes de diferentes cabezas de línea), aunque se hayan derivado de la misma población, se produce cierta cantidad de heterosis. Esta depende del grado de dominancia de los loci involucrados (Falconer, 1986) y de la proporción de loci no comunes en ambas líneas. Cuando las líneas que se cruzan provienen de diferentes poblaciones, la heterosis depende, además, del grado de divergencia genética en función de las frecuencias de diversos alelos en los loci (East, 1936; Cress, 1966). En ambos casos la epistasis también puede influir en la magnitud de la heterosis.

Por otra parte, una de las tendencias actuales en la hibridación en maíz para hacer frente al bajo rendimiento que se obtiene al producir semilla de cruzas simples pero tratando de aprovechar al máximo la heterosis

[1] Experto Región Sur. Red Nacional de Maíz, INIFAP-SARH. Apdo. Postal 20. 56230. Chapingo, México.

que en este tipo de cruzas se produce, es hacer cruzas trilineales usando a dos líneas hermanas para obtener la cruza simple hembra. La ventaja de esta metodología es que la cruza simple rinde más que cualquiera de sus líneas, pero la desventaja es que en la cruza trilineal se tiene menos heterosis que en cualquiera de las dos cruzas simples obtenidas entre cada línea hermana con la tercera, no emparentada.

El propósito de este escrito es discutir, en términos de la endogamia de las líneas hermanas, la heterosis que se produce al formar cruzas simples con cuatro tipos de líneas endogámicas.

ANALISIS TEORICO

Líneas autofecundadas

Para el caso de líneas autofecundadas, al provenir las líneas hermanas de una sola planta S_o ó "cabeza de línea", es posible calcular la heterosis que se genera al cruzarlas entre sí puesto que se conoce el arreglo genotípico en la primera generación de autofecuandación, y el arreglo de las líneas hermanas o sublínea en las generaciones posteriores. Si el genotipo de la cabeza de línea es Bb, se tiene:

Línea S_1

Arreglo genotípico: 1/4 BB + 1/2 Bb + 1/4 bb

Sublínea S_t

Arreglo sublineal: $1/2\ F_{t-1,a}(BB) + (1-F_{t-1,a})\ (1/4\ BB + 1/2\ Bb + 1/4\ bb) + 1/2\ F_{t-1,a}(bb)$

en donde $F_{t-1,a}$ es el coeficiente de endogamia obtenido por autofecundación en la generación t-1. Por ejemplo, las sublíneas S_2 se obtienen autofecundando las plantas de líneas S_1, o sea:

$$1/2 \times 1/2\ (BB) + (1-1/2)\ (1/4BB + 1/2Bb + 1/4bb) + 1/2 \times 1/2\ (bb)$$

que es igual a:

$$1/4\ (BB) + 1/2\ (1/4\ BB + 1/2\ Bb + 1/4\ bb) + 1/4\ (bb)$$

Ahora, para calcular la heterosis es necesario hacerlo en términos probabilísticos; es decir, con base en la heterosis promedio que se obtiene al cruzar todas las sublíneas entre sí, considerando que no ha habido selección hasta el momento de derivarlas. En el Cuadro 1 se muestran las cruzas posibles (directa y recíprocas), sus frecuencias de acuerdo a las frecuencias de las sublíneas (ver el arreglo sublineal), los arreglos genotípicos de las progenies F_1 y las medias genotípicas de éstas y de los progenitores medios (P). Asimismo se muestran las heterosis con respecto a éstos (H), de manera que la heterosis media se calcula como

$$\begin{aligned} H_{t,a} &= 1/4\ F^2_{t-1,a}\ (0) + 1/2\ F_{t-1,a}\ (1-F_{t-1,a}) \\ &\quad (1/4\ h) + 1/4F^2_{t-1,a}\ (h) + 1/2\ F_{t-1,a} \\ &\quad (1-F_{t-1,a})\ (1/4\ h) + (1-F_{t-1,a})^2\ (0) + \\ &\quad 1/2\ F_{t-1,a}\ (1-F_{t-1,a})\ (1/4\ h) + \\ &\quad 1/4\ F^2_{t-1,a}\ (h) + 1/2\ F_{t-1,a}\ (1-F_{t-1,a}) \\ &\quad (1/4\ h) + 1/4\ F^2_{t-1,a}\ (0) \\ &= 1/2\ F_{t-1,a}\ (1-F_{t-1,a})\ h + 1/2\ F^2_{t-1,a}\ h \\ &= 1/2\ F_{t-1,a} h \end{aligned} \qquad (1)$$

La Ec. 1 puede obtenerse también restando de la media de las F_1, la media de las P.

Cuadro 1. Cruzamientos posibles entre tres tipos de sublíneas en la generación t de autofecundación, arreglos genotípicos resultantes y medias genotípicas de las F_1 y de los progenitores medios (P), y heterosis (H).

No.	Cruzamiento[1]	Frecuencias de cruzamiento	Arreglo genotípico de la F_1	Medias genotípicas		H
				F_1	P	
1	BB x BB	$1/4\ F^2_{t-1,a}$	BB	u	u	0
2	BB x Bb	$1/2\ F_{t-1,a}\ (1-F_{t-1,a})$	1/2 BB + 1/2 Bb	1/2 (u+h)	1/2 (u+1/2h)	1/4 h
3	BB x bb	$1/4\ F^2_{t-1,a}$	Bb	h	0	h
4	Bb x BB	$1/2\ F_{t-1,a}\ (1-F_{t-1,a})$	1/2 BB + 1/2 Bb	1/2 (u+h)	1/2 (u+1/2h)	1/4 h
5	Bb x Bb	$(1-F_{t-1,a})^2$	1/4 BB + 1/2 Bb + 1/4 bb	1/2 h	1/2h	0
6	Bb x bb	$1/2\ F_{t-1,a}\ (1-F_{t-1,a})$	1/2 Bb + 1/2 bb	1/2 (h-u)	1/2 (1/2h-u)	1/4 h
7	bb x BB	$1/4\ F^2_{t-1,a}$	Bb	h	0	h
8	bb x Bb	$1/2\ F_{t-1,a}\ (1-F_{t-1,a})$	1/2 Bb + 1/2 bb	1/2 (h-u)	1/2 (1/2h-u)	1/4 h
9	bb x bb	$1/4\ F^2_{t-1,a}$	bb	-h	-u	0

[1] Bb simboliza a la sublínea 1/4BB + 1/2Bb + 1/4 bb, que tiene arreglo gamético 1/2B + 1/2b y media genotípica 1/2 h.

$$\bar{F}_{1\text{-}t,a} = 1/4\ F^2_{t\text{-}1,a}\ (u) + 1/4\ F_{t\text{-}1,a}$$
$$(1\text{-}F_{t\text{-}1,a})\ (u + h) + 1/4\ F^2_{t\text{-}1,a}\ (h) +$$
$$1/4\ F_{t\text{-}1,a}\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})\ (u + h) +$$
$$1/2\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})^2\ h + 1/4\ F_{t\text{-}1,a}\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})$$
$$(h\text{-}u) + 1/4\ F^2_{t\text{-}1,a}\ (h) +$$
$$1/4\ F_{t\text{-}1,a}\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})\ (h\text{-}u) + 1/4\ F^2_{t\text{-}1,a}$$
$$(-u)$$
$$= 1/2\ F_{t\text{-}1,a}\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})\ (u+h) +$$
$$1/2\ F^2_{t\text{-}1,a}\ (h) + 1/2\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})^2\ (h) +$$
$$1/2\ F_{t\text{-}1,a}\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})\ (h\text{-}u)$$
$$= 1/2\ [F^2_{t\text{-}1,a} + 2\ F_{t\text{-}1,a}\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a}) +$$
$$(1\text{-}F_{t\text{-}1,a})^2]\ h$$
$$= 1/2\ h \qquad (2)$$

$$\bar{P}_{t,a} = 1/4\ F^2_{t\text{-}1,a}\ (u) + 1/4\ F_{t\text{-}1,a}\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})$$
$$(u + 1/2\ h) + 1/4\ F^2_{t\text{-}1,a}\ (0) +$$
$$1/4\ F_{t\text{-}1,a}\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})\ (u + 1/2\ h) +$$
$$1/2\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})^2\ (h) + 1/4\ F_{t\text{-}1,a}$$
$$(1\text{-}F_{t\text{-}1,a})\ (1/2\ h\text{-}u) + 1/4\ F^2_{t\text{-}1,a}\ (0) +$$
$$1/4\ F_{t\text{-}1,a}\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})\ (1/2\ h\text{-}u) +$$
$$1/4\ F^2_{t\text{-}1,a}\ (-u)$$
$$= 1/2\ F_{t\text{-}1,a}\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})\ h +$$
$$1/2\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})^2\ h$$
$$= 1/2\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})\ h \qquad (3)$$

Restando la Ec. 3 de la Ec. 2

$$H_{t,a} = 1/2\ h - 1/2\ (1\text{-}F_{t\text{-}1,a})\ h$$
$$= 1/2\ F_{t\text{-}1,a}\ h$$

que es igual a la Ec. 1.

Líneas fraternales

Provienen de cruzas planta-a-planta (cruzas "b"). En este tipo de líneas no es posible representar a líneas ni sublíneas por arreglos genotípicos como es el caso de las líneas autofecundadas.

Si existiera simetría en un arreglo genotípico hipotético, es decir, que la frecuencia de los homocigotes dominantes (HOD) fuera igual a la de los homocigotes recesivos (HOR), dicho arreglo genotípico se podría establecer asignando la mitad de la endogamia a los primeros y la mitad a los segundos, como sigue:

$$1/2\ F_{t,b}\ HOD + (1\text{-}F_{t,b})\ HET + 1/2\ F_{t,b}\ HOR$$

donde HET = Heterocigotes,

de manera que el arreglo sublíneal sería, para la generación t:

$$1/2\ F_{t\text{-}1,b}\ (HOD) + (1\text{-}F_{t\text{-}1,b})\ (HET) + 1/2\ F_{t\text{-}1,b}\ (HOR)$$

en donde la presencia de paréntesis en HOD, HET y HOR, simboliza a las sublíneas homocigótica dominante, heterogenea y homocigótica recesiva, respectivamente, teniendo la segunda el mismo arreglo genotípico ya citado.

De esta suerte, la heterosis sería de igual naturaleza que la obtenida para líneas autofecundadas, aunque con diferente coeficiente de endogamia; esto es:

$$H_{t,b} = 1/2\ F_{t\text{-}1,b}\ h \qquad (4)$$

Líneas mesofraternales

Las líneas se derivan por cruzas mesofraternales o cruzas "d". Bajo la misma premi-

sa, simetría de las frecuencias genotípicas en el arreglo genotípico y en el arreglo sublineal, para la generación t en este segundo caso sería:

$1/2\ F_{t-1,d}\ (HOD) + (1-F_{t-1,d})\ (HET) + 1/2\ F_{t-1,d}\ (HOR)$

la heterosis

$$H_{t,d} = 1/2\ F_{t-1,d}\ h \qquad (5)$$

Líneas retrocruzadas

Se obtienen por retrocruzas o cruzas "r". En este caso sí es posible la representación en arreglos genotípicos y sublineales, aunque aquí no se tiene la simetría mencionada. Cuando el progenitor recurrente es el homocigote dominante, el arreglo genotípico es:

$F_{t,r}\ BB + (1-F_{t,r})\ Bb$

y el arreglo sublineal

$F_{t-1,r}\ (BB) + (1-F_{t-1,r})\ (1/2\ BB + 1/2\ Bb)$

En el Cuadro 2 se presenta la información necesaria para el cálculo de la heterosis media. La heterosis es:

$$H_{t,r}^{(BB)} = -1/8\ (1-F_{t-1,r})^2\ h \qquad (6)$$

Cuando el progenitor recurrente es el homocigote recesivo, el arreglo genotípico es:

$F_{t,r}\ bb + (1-F_{t,r})^2\ Bb$

y el arreglo sublineal

$F_{t-1,r}\ (bb) + (1-F_{t-1,r})\ (1/2\ Bb + 1/\ bb)$

En el Cuadro 3 se presenta la información necesaria para el cálculo de la heterosis.

De manera que, al igual que cuando el progenitor recurrente es el homocigote dominante, la heterosis es

$$H_{t,r}^{(bb)} = -1/8\ (1-F_{t-1,r})^2\ h \qquad (7)$$

DISCUSION

La heterosis en la cruza trilineal (en la cual la cruza simple es entre dos sublíneas) es menor que la mejor de las dos cruzas simples que se obtendrían al cruzar separadamente las sublíneas con la tercera línea. Esto se puede demostrar con la fórmula de predicción de dicha cruza. En ausencia de epistasis, si A_1 y A_2 son las sublíneas y B la tercera línea (no emparentada con aquéllas), la predicción es

$$\widehat{C}_t = \frac{(A_1 \times B) + (A_2 \times B)}{2}$$

de manera que $\widehat{C}_t$ tiene un valor intermedio entre $(A_1 \times B)$ y $(A_2 \times B)$.

Establecido esto, es importante señalar que la media de las cruzas entre sublíneas autofecundadas es la misma independientemente de su grado de endogamia (Ec. 2). En términos prácticos esto indica que aún con sublíneas muy avanzadas (de rendimientos bajos), su cruzamiento entre ellas acusa una alta heterosis, pues ésta es función directa del grado de endogamia de las líneas (Ec. 1) bajo el supuesto de que se han mantenido las sublíneas sin selección dentro de las líneas, pues en caso contrario, la relación entre la heterosis entre sublíneas y la endogamia sería inversa. Entonces, como es de esperarse que la F_1 sea constante, la diferencia entre ésta y las sublíneas será mayor, conforme éstas sean más avanzadas, teniendo un valor máximo con endogamia uno, en cuyo caso la heterosis es igual al valor genotípico mismo de la F_1. De hecho,

Cuadro 2. Cruzamientos posibles entre dos tipos de sublíneas en la generación t de retrocruzamiento (con progenitor recurrente BB), arreglos genotípicos resultantes y medias genotípicas de las F_1 y de los progenitores medios (P), y heterosis (H).

No.	Cruzamiento[1]	Frecuencias de cruzamiento	Arreglo genotípico de la F_1	Medias genotípicas		H
				F_1	P	
1	BB x BB	$F^2_{t-1,r}$	BB	u	u	0
2	BB x Bb	$F_{t-1,r}\ (1-F_{t-1,r})$	3/4 BB x 1/4 Bb	3/4 u + 1/4 h	3/4 u + 1/4 h	0
3	Bb x BB	$F_{t-1,r}\ (1-F_{t-1,r})$	3/4 BB + 1/4 Bb	3/4 u + 1/4 h	3/4 u + 1/4 h	0
4	Bb x Bb	$(1-F_{t-1,r})^2$	9/16 BB + 6/16 Bb + 1/16 BB	1/2 u + 3/8 h	1/2 u + 1/2 h	-1/8 h

[1] Bb simboliza a la sublínea 1/2 BB + 1/ Bb, que tiene arreglo gamético 3/4 B + 1/4 b y media genotípica 1/2 (u + h).

Cuadro 3. Cruzamientos posibles entre dos tipos de sublíneas en la generación t de retrocruzamiento (con progenitor recurrente bb), arreglos genotípicos resultantes y medias genotípicas de las F_1 y de los progenitores medios (P), y heterosis (H).

No.	Cruzamiento[1]	Frecuencias de cruzamiento	Arreglo genotípico de la F_1	Medias genotípicas		H
				F_1	P	
1	bb x bb	$F^2_{t-1,r}$	bb	—u	—u	0
2	bb x Bb	$F_{t-1,r}\,(1-F_{t-1,r})$	1/4 Bb + 3/4 bb	1/4 h — 3/4 u	1/4 h — 3/4 u	0
3	Bb x bb	$F_{t-1,r}\,(1-F_{t-1,r})$	1/4 Bb + 3/4 bb	1/4 h — 3/4 u	1/4 h — 3/4 u	0
4	Bb x Bb	$(1-F_{t-1,r})^2$	1/16 BB + 1/16 Bb + 9/16 bb	—1/2 u + 3/8 h	—1/2 u + 1/2 h	—1/8 h

[1] Bb simboliza a la sublínea 1/2 bb + 1/2 Bb, que tiene arreglo gamético 1/4 B + 3/4 b, y media genotípica 1/2 (-u + h).

el valor genotípico de la F_1 es igual al de una línea S_1, pues de acuerdo al arreglo genotípico respectivo, su media es:

$$\bar{S}_1 = 1/4\ u + 1/2\ h - 1/4\ u$$
$$= 1/2\ h$$

Este valor es consecuencia de la forma en que se supuso era el genotipo de la planta cabeza de línea, Bb, y es igual a la media que se obtendría en una población bajo apareamiento aleatorio con frecuencia génica de 1/2. En ésta (S_0) el arreglo genotípico es

$$(1/2)^2\ BB + 2\ 1/2\ 1/2\ Bb + (1/2)^2\ bb$$

con media

$$\bar{S}_0 = 1/4\ u + 1/2\ h - 1/4\ u$$
$$= 1/2\ h$$

Para interpretar esta igualdad de resultados imagínese una población exclusivamente de heterocigotes. Si éstos se autofecundan el coeficiente de endogamia es $F_{1,a} = 1/2$, que es el correspondiente al obtenido para la línea S_1, con media 1/2 h. Ahora, si se supone que esa población provino del cruzamiento entre dos líneas homocigóticas (BB x bb), entonces la F_1 es Bb, y el resultado de intercruzar a los individuos de esta generación es precisamente la población bajo apareamiento aleatorio con frecuencia génica 1/2 y media 1/2 h también. Al respecto, Li (1978) señala que la endogamia por autofecundación se refiere tanto a la real autofecundación que sufren los heterocigotes como al cruzamiento entre ellos. Por otra parte, Falconer (1986) encuentra que el coeficiente de endogamia que se produce en la F_2 de una cruza entre líneas homocigóticas es 1/2; pero en la generación anterior (todos los individuos Bb), el coeficiente de endogamia es $F_{o,a} = 0$, de manera que la media en la F_1, de acuerdo a Falconer (1986) es

$$\bar{S}_0 = (1/2 - 1/2)\ u + 2\ 1/2\ 1/2\ (1\text{-}0)\ h$$
$$= 1/2\ h$$

NOTA: (Recordar que $\bar{S}_0$ es la media de la población bajo apareamiento aleatorio con frecuencia $p = 1/2$, y no la de la población de heterocigotes; ésta tiene media igual a h).

Lo anterior también tiene que verse desde el punto de vista poblacional puesto que son muchos los loci que determinan a los caracteres métricos como el rendimiento. En estas circunstancias se tiene que considerar que se obtiene un gran número de líneas S_1 y que se estima su media; por otra parte, si éstas se avanzan uniseminalmente sin selección hasta ser homocigóticas y luego se hace gran cantidad de cruzas entre ellas, y cada una de éstas se somete a apareamiento aleatorio y se miden las medias de las F_2 así obtenidas, el promedio de éstas es igual al promedio de las líneas S_1.

Al respecto Vázquez (1969) encontró que en promedio de cinco cruzas simples entre líneas que fueron consideradas como homocigóticas, el descenso en rendimiento de la F_1 a la F_2 fue de 58.3%. Por su parte, Hallauer y Miranda (1981) encontraron que en un gran número de líneas S_1 su depresión endogámica con respecto a S_0 fue 66.5%. Puesto que se trata de poblaciones y ambientes diferentes, y que en el primer estudio sólo se utilizaron cinco cruzas simples (altamente seleccionadas por añadidura) los resultados pueden considerarse en concordancia con lo demostrado teóricamente.

En realidad toda esta discusión teórico-empírica puede concretarse en lo que demuestra Márquez (1988), en el sentido de que la heterosis media de los híbridos para cualquier nivel de endogamia de sus líneas, con respecto a la población S_0 de la cual se derivan éstas, es cero, de manera que en promedio los híbridos rinden lo mismo que

S_0, y así, la depresión endogámica de F_1 a F_2 viene siendo la misma que de S_0 a S_1.

En cuanto a la simetría de las frecuencias de las sublíneas homocigóticas en las líneas fraternales, puede aludirse a la forma de cálculo de la correlación entre hermanos completos, r_{HC} (con valor 1/4). En este caso se parte de un par de individuos no emparentados (EF y CD) cuyos genes no son idénticos entre sí, y que al cruzarse dan origen a la familia de hermanos completos EC, ED, FC y FD, de suerte que la correlación entre ellos es la frecuencia de combinaciones "genotípicas" con la misma letra (gen) sobre el número total de combinaciones, o sea:

$$\begin{array}{ccc} EF & x & CD \\ ED & \downarrow & EC \\ ED & r_{HC} & ED \\ FC & & FC \\ FD & & FD \end{array}$$

$$r_{HC} = \frac{4EE + 4FF + 4CC + 4DD}{64 \text{ combinaciones}}$$

$$= 16/64$$
$$= 1/4$$

como r_{HC} (en t = 0) es lo mismo que la endogamia $F_{1,b}$ necesariamente debe uno imaginarse que la condición EF significa el genotipo Bb, en tanto que la condición CD al genotipo Bb también, estableciéndose así la mencionada simetría. Un análisis similar puede hacerse para líneas mesofraternales.

Finalmente, la heterosis negativa en las líneas retrocruzadas puede explicarse, por un lado, en cierta similitud genotípica entre los progenitores BB y (1/2 BB + 1/2 Bb) cuando el progenitor recurrente es BB, y entre bb y (1/2 Bb + 1/2 bb), cuando el progenitor recurrente es bb lo cual arroja heterosis cero al calcular las medias genotípicas de F_1 y P en tres cruzamientos. Por otro, la única cruza que produce heterosis es entre las familias heterogéneas, pero ésta es negativa porque la segregación que ocurre en ella arroja una menor frecuencia de heterocigotes que en el progenitor medio. Por lo tanto, con este tipo de líneas no es válido el argumento que apoya al uso de líneas hermanas para producir híbridos trilineales usándolas como cruza simple hembra.

BIBLIOGRAFIA

Cress, C. E. 1966. Heterosis of the hybrid related to gene frequencies differences between two populations. Genetics 53: 269-274.

East, E. M. 1936. Heterosis. Genetics 21: 375-397.

Falconer, D. S. 1986. Introducción a la Genética Cuantitativa. 2a. Ed. Trad. F. Márquez S. CECSA, México. 383 p.

Hallauer, A. R. and J. B. Miranda Fo. 1981. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press, Ames, Iowa. 468 p.

Li, C. C. 1978. First Course in Population Genetics. 2a. Ed. The Boxwood Press, California. 631 p.

Márquez S., F. 1988. Genotecnia Vegetal. Tomo II. AGT Editor. México. 665 p.

Vázquez M., A. 1969. Influencia de las generaciones avanzadas de las cruzas simples en el comportamiento de cruzas dobles de maíz. Tesis de Ing. Agr. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México.