

ESTIMACION DE LA VARIANZA AMBIENTAL INTRAPARCELAR EN EL DISEÑO I DE CAROLINA DEL NORTE

ESTIMATION OF THE WITHIN PLOT ENVIRONMENTAL VARIANCE IN THE DESIGN I OF NORTH CAROLINA

Jaime Sahagún Castellanos¹

RESUMEN

La variación de origen ambiental que se produce entre las plantas de una misma parcela es de importancia teórica y aplicada en el mejoramiento genético de los cultivos. El problema de contar con un estimador de la varianza asociada a este tipo de variabilidad no ha sido totalmente resuelto puesto que de los estimadores existentes unos se basan en materiales genéticos y/o condiciones diferentes de las que se tienen en un programa de mejoramiento particular, en tanto que otros que si bien no adolecen de este problema no han sido caracterizados en términos de sus bondades como estimadores. En este estudio, utilizando el diseño I de Carolina del Norte, mediante la solución de un sistema de ecuaciones entre cuadrados medios y sus valores esperados, éstos en términos de varianzas aditiva, de dominancia y de variación inter e intraparcelar, se identificó un estimador de la varianza ambiental intraparcelar que no tiene los problemas antes mencionados. Adicionalmente, se determinó la varianza de este estimador y la manera de estimarla.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Varianza genética, heredabilidad, respuesta a la selección, esperanzas de cuadrados medios, componentes de varianza genéticos, *Zea mays* L.

SUMMARY

The environmental variation within plots is of theoretical and applied importance in plant breeding. So far, a fully satisfactory estimator of the corresponding variance has not yet been developed; among the existing estimators whereas some are based on genetic materials and/or conditions different from

those of real interest in a particular plant breeding program, others which do not have these problems have not been characterized in terms of their goodness as estimators. In this study, for the design I, the solution of the equations between mean squares and their expected values, when these are expressed only in terms of the additive, dominance, and environmental between and within plots variance, an estimator was identified which does not have the difficulties previously mentioned. In addition, the variance of the new estimator and a formula to estimate it were determined.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Genetic variance, heritability, response to selection, expected mean squares, design I, components of genetic variance, *Zea mays* L.

INTRODUCCION

Los diseños de apareamiento de Carolina del Norte (Comstock y Robinson, 1948, 1952) han sido frecuentemente utilizados para la estimación de componentes de varianza genéticas. Estas estimaciones, a su vez, son necesarias para estimar la heredabilidad e inclusive la respuesta que se esperaría para cada una de diversas metodologías de selección. Sin embargo, si bien las estimaciones de las componentes de varianzas genéticas son necesarias, no son suficientes. Estimaciones de diversos componentes de varianza ambiental y aun de la interacción entre genotipos y ambientes, dependiendo de la estrategia de selección que se utilice, también pueden ser requeridas.

¹ Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo, CP 56230 Chapingo, México.

En el caso de maíz (*Zea mays* L.), el diseño I de Carolina del Norte ha sido frecuentemente utilizado para estimar componentes de varianza genéticas con el fin de contribuir a la determinación del valor genotécnico de diversas poblaciones. Comstock y Robinson (1948, 1952), sin embargo, no describieron un procedimiento para estimar la varianza ambiental intraparcelar (σ_{WE}^2). Esta componente de varianza es una pieza de información que además de constituir una medida de la magnitud de la variación ambiental, no deseada, en el interior de la parcela (de naturaleza similar a la del error experimental), puede ser utilizada en las fórmulas de predicción de la parte de la respuesta a la selección combinada debida a la selección de individuos dentro de familias seleccionadas (Márquez, 1985; Fehr, 1987).

Si bien Comstock y Robinson (1948, 1952) no se ocuparon de la estimación de la varianza ambiental intraparcelar, otros autores sí lo han hecho. Entre las formas que se han sugerido para estimarla se encuentra el uso de información producida al evaluar varios individuos de un mismo genotipo (una línea pura o un híbrido formado por dos líneas puras, por ejemplo) desarrollados en una misma unidad experimental; la varianza calculada para estos individuos es un estimador de la varianza ambiental intraparcelar (Falconer, 1989). Este procedimiento presenta al menos dos desventajas: En primer lugar, demanda de parcelas experimentales adicionales cuando el material genético de interés no es homogéneo y, segundo, la variación ambiental reflejada por el genotipo homogéneo no necesariamente es la que reflejaría el material genético en estudio (Adams y Shank, 1959). Bridges y Knapp (1987), por su parte, simplemente asignan a σ_{WE}^2 el valor de 1/6 del valor de la varianza del error intraparcelar. Desde luego, σ_{WE}^2 es un parámetro que depende de un conjunto de condiciones propias de la situación en

turno, ignorar esto puede ser riesgoso. Al parecer, no es necesario afrontar estos problemas cuando de la población de interés se realizan cruzamientos de acuerdo con el diseño I que se evalúan en experimentos de campo y se toman datos individuales.

La proposición anterior se basa en el razonamiento siguiente: Pongamos como marco de referencia la evaluación de familias formadas de acuerdo con el diseño I de Carolina del Norte en un experimento en bloques al azar. Con datos individuales, el análisis de varianza, exceptuando bloques, tendrá cuatro fuentes de variación ("machos", "hembras dentro de machos", "error interparcelar" y "error intraparcelar"), en tanto que las componentes de varianza que se podrían identificar en un primer análisis son cinco (la de "machos", "hembras dentro de machos", "error interparcelar", "error ambiental intraparcelar" y la de origen genético entre los miembros de cada familia). En ausencia de epistasis, sin embargo, las tres componentes de varianza de tipo genético se pueden reducir a sólo dos (varianza aditiva y varianza de dominancia). Así, en términos del método usual para producir estimadores de componentes de varianza, se genera un sistema de cuatro ecuaciones y cuatro incógnitas que debe admitir una solución única: Un estimador para cada componente de varianza.

Suponiendo que la lógica anterior es correcta, este estudio se realizó con el fin principalmente de generar y caracterizar un estimador de la varianza ambiental intraparcelar con base en sólo la información que se produce al evaluar en un experimento de campo las familias formadas según el diseño I de Carolina del Norte.

MARCO TEORICO Y RESULTADOS

Comstock y Robinson (1948) describieron la formación de las familias que, según el

diseño I de Carolina del Norte son necesarias para estudiar la estructura de variabilidad genética de una población. Este procedimiento y su teoría se describen brevemente a continuación. En forma independiente se realizan dos muestreos al azar; una muestra se formará por m machos y la otra por mf hembras. El esquema de apareamiento indica que cada macho se aparee con una submuestra exclusiva de f hembras, lo cual genera m familias de medios hermanos (MH) y f familias de hermanos completos (HC) para cada macho. Si las mf progenies se evalúan en un experimento en bloques al azar, la explicación de la observación correspondiente al individuo l , hijo de la hembra j del macho i en la repetición k (Y_{ijkl}) se puede hacer en la forma

$$Y_{ijkl} = \mu + M_i + F_{j(i)} + R_k + E_{ijk} + n_{ijkl} \quad (1)$$

en donde los subíndices i , j , k y l corren de 1 a m , f , r y n , respectivamente. μ es la media general y R_k es el efecto de la k -ésima repetición. $F_{j(i)}$ y M_i son el efecto de la hembra j del macho i y de éste. E_{ijk} y n_{ijkl} son términos aleatorios asociados con la variación entre y dentro de parcelas, respectivamente. A excepción de μ , todos los términos del lado derecho del modelo son considerados como variables aleatorias independientes que siguen una distribución normal con media cero. Las varianzas de M_i , $F_{j(i)}$, $E_{(ijk)}$ y n_{ijkl} se denotarán por σ_m^2 , $\sigma_{f/m}^2$, σ_e^2 y σ_w^2 , respectivamente.

El modelo de población a que se hará referencia en este estudio será el de una población grande de individuos diploides que se reproducen por apareamiento aleatorio, con comportamiento meiótico normal, dos alelos por locus, ausencia de epistasis, ausencia de ligamiento o, si lo hubiera, con

equilibrio en sus fases de repulsión y de acoplamiento (Comstock y Robinson, 1948).

Por la naturaleza del diseño, las progenies de cada macho, en conjunto, constituyen una familia de MH mientras que cada cruza genera una familia de HC. Además, la covarianza de medios hermanos [COV(MH)] y la de hermanos completos [COV(HC)] son según Márquez (1985) de la forma

$$\text{COV(MH)} = \sigma_m^2 = (1/4) \sigma_A^2 \quad (2)$$

$$\text{COV(HC)} = \sigma_m^2 + \sigma_{f/m}^2 = (1/2) \sigma_A^2 + (1/4) \sigma_D^2 \quad (3)$$

en donde σ_A^2 y σ_D^2 son la varianza aditiva y de dominancia, respectivamente.

De acuerdo con los cuadrados medios y con sus respectivos valores esperados (Cuadro 1), el método de momentos para estimar componentes de varianza en el diseño I produce los estimadores σ_w^2 , σ_e^2 , $\sigma_{f/m}^2$ y σ_m^2 :

$$\hat{\sigma}_w^2 = \text{CM}(W),$$

$$\hat{\sigma}_e^2 = \frac{\text{CM}(E) - \text{CM}(W)}{n}$$

$$\hat{\sigma}_{f/m}^2 = \frac{\text{CM}(F/M) - \text{CM}(E)}{mf}$$

y

$$\hat{\sigma}_m^2 = \frac{\text{CM}(M) - \text{CM}(F/M)}{mf},$$

respectivamente. Relacionando las dos últimas de estas expresiones con los resultados (2) y (3), se obtiene que

Cuadro 1. Información general para la estimación de componentes de varianza genéticas en el diseño I.

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	Esperanzas de cuadrados medios
Repeticiones	r-1		
Machos (M)	m-1	CM(M)	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + m\sigma_{f/m}^2 + mf\sigma_m^2$
Hembras (F)/M	m(f-1)	CM(F/M)	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + m\sigma_{f/m}^2$
Error interparcelar	(mf-1)(r-1)	CM(E)	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2$
Error intraparcelar	mfr(n-1)	CM(W)	σ_w^2
Total	mfrn-1		

los estimadores de los componentes de varianza genética son

$$\hat{\sigma}_A^2 = 4 \hat{\sigma}_m^2 \tag{5}$$

y

$$\hat{\sigma}_D^2 = 4 [\hat{\sigma}_{f/m}^2 \hat{\sigma}_m^2] \tag{6}$$

Hasta este punto, el problema de estimar σ_{WE}^2 no ha sido explícitamente resuelto, toda vez que, de acuerdo con lo que se muestra en la primera de las cuatro ecuaciones en (4), lo que se tiene es un estimador de σ_w^2 y no de sus partes: σ_{WG}^2 y σ_{WE}^2 (varianza genética y varianza ambiental intraparcelar). Con el fin de resolver este problema a continuación se considerarán los resultados siguientes, generados de las expresiones (2) y (3):

$$\sigma_m^2 = (1/4) \sigma_A^2 \tag{6}$$

y

$$\sigma_{f/m}^2 = (1/4)(\sigma_A^2 + \sigma_D^2). \tag{7}$$

Ahora bien, es claro que sólo las familias generadas por las cruzas que involucran al menos un progenitor heterocigótico, son heterogéneas genéticamente. Por otra parte, en una población con apareamiento aleatorio con frecuencias génicas de p y q para B y b, respectivamente, las frecuencias de las cruzas BBxBb, Bbxbb y BbxBb serán de $4p^3q$, $4pq^3$ y $(2pq)^2$, respectivamente. Así, si los valores genotípicos asociados a BB, Bb y bb se denotan con a, d, y -a, respectivamente, la varianza dentro de familias tiene, en principio, la expresión

$$\begin{aligned} \sigma_{WG}^2 &= 4p^3q [a^2/2 + d^2/2 - ((1/2)(a+d))^2] + \\ &\quad (2pq)^2 [(1/2)a^2 + (1/2)d^2 - \\ &\quad ((1/2)(d))^2] + 4pq^3 [d^2/2 + a^2/2 - \\ &\quad ((1/2)(d-a))^2] \\ &= (2p^3q - p^3q + 2pq^3 - pq^3 + 2(pq)^2) \\ &\quad a^2 + (2pq^3 - 2p^3q) ad + (2p^3q - \\ &\quad p^3q + 2pq^3 - pq^3 + 2(pq)^2 - (qp)^2) \\ &\quad d^2. \tag{8} \end{aligned}$$

Si a los términos del lado derecho de esta ecuación se les designa, en el orden en que aparecen, con las letras A, B y C resulta que

$$\begin{aligned}
 A &= (2p^3q - p^3q + 2pq^3 + 2(pq)^2)a^2 \\
 &= (p^3q + pq^3 + 2(pq)^2)a^2 \\
 &= pq a^2, \tag{9}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 B &= (2pq^3 - 2p^3q)ad \\
 &= 2pq(q-p)ad \tag{10}
 \end{aligned}$$

y

$$\begin{aligned}
 C &= (2p^3q - p^3q + 2pq^3 - pq^3 + 2(pq)^2 - (pq)^2)d^2 \\
 &= (p^3q + p q^3 + (pq)^2)d^2 \\
 &= pq(p^2 + q^2 + 3pq - 2pq)d^2 \\
 &= pq(q - p)^2 d^2 + (3/4)(2pqd)^2. \tag{11}
 \end{aligned}$$

Así, substituyendo los resultados (9)-(11) en (8), sucede que de acuerdo con las expresiones para σ_A^2 y σ_D^2 (Falconer, 1989):

$$\begin{aligned}
 \sigma_{WG}^2 &= pqa^2 + 2pq(q - p)ad + pq(q - p)^2d^2 \\
 &\quad + (3/4)(2pqd)^2 \\
 &= pq(a^2 + 2(q - p)ad + (q - p)^2d^2) \\
 &\quad + (3/4)(2pqd)^2 \\
 &= pq[a + (q - p)d]^2 + (3/4)(2pqd)^2 \\
 &= (1/2) \sigma_A^2 + (3/4) \sigma_D^2. \tag{12}
 \end{aligned}$$

De acuerdo con los resultados (6), (7) y (12), para el diseño I el sistema de ecuaciones de cuadrados medios con sus valores esperados (Cuadro 1) adquiere la forma

$$\begin{aligned}
 &(\frac{1}{2} + \frac{m}{4} + \frac{mf}{4})\sigma_A^2 + (\frac{3}{4} + \frac{m}{4})\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 + n\sigma_e^2 = CM(M) \\
 &(\frac{1}{2} + \frac{m}{4})\sigma_A^2 + (\frac{3}{4} + \frac{m}{4})\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 + n\sigma_e^2 = CM(F/M) \\
 &(\frac{1}{2})\sigma_A^2 + (\frac{3}{4})\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 + n\sigma_e^2 = CM(E) \\
 &(\frac{1}{2})\sigma_A^2 + (\frac{3}{4})\sigma_D^2 + \sigma_{WE}^2 = CM(W) \tag{13}
 \end{aligned}$$

Estimación de Componentes de Varianza Genética y Ambiental

En términos matriciales, las ecuaciones en (13) se pueden expresar como $AV = C$. La matriz de coeficientes de los componentes de varianza A, tiene su inversa A^{-1} de la forma

$$A^{-1} = \frac{1}{f_m} \begin{bmatrix} 4 & -4 & 0 & 0 \\ -4 & 4(1+f) & -4f & 0 \\ 1 & -1-3f & 3f & mf \\ 0 & 0 & rf & -rf \end{bmatrix},$$

V es el vector cuyos elementos son σ_A^2 , σ_D^2 , σ_{WE}^2 y σ_e^2 , en tanto que los elementos del vector C son CM(M), CM(F/M), CM(E) y CM(W). Así, la solución al sistema de ecuaciones expresado en (13) resulta ser

$$\begin{aligned}
 \hat{\sigma}_A^2 \\
 \hat{\sigma}_D^2 \\
 \hat{\sigma}_{WE}^2 \\
 \hat{\sigma}_e^2
 \end{aligned}
 = \frac{1}{f_m} \begin{bmatrix} 4 & -4 & 0 & 0 \\ -4 & 4(1+f) & -4f & 0 \\ 1 & -1-3f & 3f & mf \\ 0 & 0 & rf & -rf \end{bmatrix} \begin{matrix} CM(M) \\ CM(F/M) \\ CM(W) \\ CM(E) \end{matrix}$$

Más explícitamente:

$$\begin{aligned}
 \hat{\sigma}_A^2 &= 4[CM(M) - CM(F/M)]/mf \\
 \hat{\sigma}_D^2 &= 4[-CM(M) + (1+f)CM(F/M) - fCM(E)]/mf \\
 \hat{\sigma}_{WE}^2 &= \{CM(M) - (1+3f)CM(F/M) + (3f)CM(E) + (nfr)CM(W)\}/mf \\
 \hat{\sigma}_e^2 &= [CM(E) - CM(W)]/n \tag{14}
 \end{aligned}$$

Las formas generales de las varianzas de los estimadores de σ_A^2 y σ_D^2 las muestran Hallauer y Miranda (1981) y Becker (1992), entre otros. Para determinar la varianza del estimador de σ_{WE}^2 , se considerará, como ya se mencionó, que la variable respuesta sigue una distribución normal y que el modelo (1) es aleatorio. Para un cuadrado medio (CM) asociado a un modelo de estas características, Kempthorne (1957) indica que su

varianza [V(CM)] es de la forma

$$V(CM) = \frac{2[E(CM)]^2}{gl}$$

en donde gl representa los grados de libertad de ese cuadrado medio. Así, como los cuadrados medios involucrados en el estimador de σ_{WE}^2 son independientes,

$$\begin{aligned} \hat{\sigma}_{WE}^2 = & \frac{2[E[CM(M)]]^2}{(mf)^2(m-1)} + \frac{2(1+3f)^2}{(mf)^2} \\ & \frac{[E[CM(F/M)]]^2}{(f-1)m} + \frac{18f^2}{(mf)^2} \\ & \frac{[E[CM(E)]]^2}{(mf-1)(r-1)} + \frac{2[E[CM(W)]]^2}{mfr(n-1)} \end{aligned} \quad (15)$$

De acuerdo con la teoría para el modelo bajo análisis, un estimador de esta varianza es

$$\begin{aligned} \hat{V}[\hat{\sigma}_{WE}^2] = & \frac{2}{(mf)^2} \left\{ \frac{[CM(M)]^2}{m+1} + \right. \\ & \frac{(1+3f)^2 [CM(F/M)]^2}{fm-m+2} + \\ & \left. \frac{9f^2 [CM(E)]^2}{(mf-1)(r-1)+2} + \frac{2[CM(W)]^2}{mfr(n-1)+2} \right\} \end{aligned} \quad (16)$$

Evidentemente, partiendo de esta fórmula se puede estimar la desviación estándar de las estimaciones que, a su vez, dan idea de la precisión de éstas.

DISCUSION

La fórmula para el estimador de σ_{WE}^2 ($\hat{\sigma}_{WE}^2$) en (14), escrita como una combinación lineal de cuadrados medios independientes, es muy conveniente desde el punto de vista de la derivación de la varianza de $\hat{\sigma}_{WE}^2$. Sin embargo, cuando el fin es estimar

σ_{WE}^2 , $\hat{\sigma}_{WE}^2$ puede escribirse en una forma más expedita para fines de cálculo. Después de haber derivado la Ec. (14) el autor fue enterado de que Márquez (1985) había utilizado un estimador de σ_{WE}^2 más compacto de la forma

$$\hat{\sigma}_{WE}^2 = \hat{\sigma}_W^2 - (1/2)\hat{\sigma}_A^2 - (3/4)\hat{\sigma}_D^2 \quad (17)$$

Considerando las ecuaciones para σ_A^2 , σ_D^2 y σ_{WE}^2 en (14) y realizando un poco de álgebra se encontrará que el estimador aquí derivado y el mostrado en (17) son el mismo en realidad. Esto implica, desde luego, que las propiedades que se discutan para el estimador aquí derivado son las mismas que las que tiene (17).

El procedimiento aquí utilizado para la derivación del estimador del componente de varianza ambiental intraparcelar, método de momentos (llamado también de análisis de varianza), tiene la particularidad de producir estimadores insesgados cuando se tienen datos balanceados (Searle, 1971, 1987). Además, cuando la variable estudiada sigue una distribución normal, de entre los estimadores insesgados, los que produce el método de momentos son los de varianza más pequeña o, en otros términos, los más precisos.

La precisión en la estimación de componentes de varianza es un aspecto crítico en la teoría y práctica del mejoramiento genético. Usualmente la precisión es baja (Hallauer y Miranda, 1987). En el diseño I, la precisión de σ_{WE}^2 como se puede apreciar en la Ec. (16), resulta ser directamente proporcional a r, n, f y m. Sin embargo, ganar precisión mediante incrementos en r, n, f y m presenta el inconveniente de requerir un mayor costo y más trabajo de campo. En ocasiones, para un experimento ya establecido se opta por hacer muestreo de parcelas para estimar la varianza intraparcelar total (Comstock y Robinson, 1948), varianza

ambiental intraparcelar (Márquez, 1985), etc. Parte de una buena estrategia para aumentar la precisión para una cantidad fija de recursos, sería la determinación de la combinación de valores de m , n , f y r que minimizarán la varianza del estimador. Un enfoque similar ha sido utilizado por Sprague y Federer (1951) para maximizar la respuesta a la selección. Márquez-Sánchez y Hallauer (1970) estudiaron la estimación de componentes de varianza genéticos en el diseño I encontrando que para un número fijo de 256 familias al menos ocho hembras para cada macho deberían ser utilizadas en lugar de las cuatro que propusieron Comstock y Robinson (1948).

Analicemos ahora, dentro del contexto de esta investigación, la respuesta a la selección combinada (en la que después de seleccionar entre familias se practica selección de individuos dentro de cada familia seleccionada). Para este caso, la respuesta esperada (R_C) se expresa como la suma de la respuesta a la selección entre familias R_B y la de individuos dentro de cada familia seleccionada R_W ; es decir, $R_C = R_B + R_W$ Hallauer y Miranda, 1981; Márquez, 1985; Fehr, 1987). Por ejemplo, si se practica selección entre familias de MH y de las familias seleccionadas se siembra una muestra de semilla y de cada una de estas muestras se hacen cruza masivas entre individuos seleccionados, evitando autofecundaciones y cruza entre individuos de una misma familia, resulta que (Márquez, 1985):

$$R_W = \frac{k_w (3/4) \sigma_A^2}{[\sigma_{WE}^2 + \sigma_G^2 - \sigma_M^2]^{0.5}} \quad (18)$$

en donde k_w es la intensidad de selección de individuos dentro de σ_G^2 y σ_M^2 son la varianza genética total y entre familias, respectivamente. Evidentemente, la magnitud de la respuesta a la selección de individuos dentro

de familias es una función inversa de la magnitud de σ_{WE}^2 , como era de esperarse. Lo mismo ocurre con otros ocho métodos de selección combinada que describe Márquez (1985).

Es claro, una mayor respuesta a la selección individual ocurrirá en la medida en que σ_{WE}^2 sea más pequeña; idealmente debería ser cero. En este sentido, la elección efectiva de material experimental homogéneo es una estrategia que debe producir mayor éxito en la selección. Sin embargo, σ_{WE}^2 no solamente refleja la heterogeneidad del suelo intraparcelar, también es afectada por las fallas que se cometen por no darle un mismo ambiente a cada uno de los individuos dentro de cada parcela (es decir, por heterogeneidad que se puede presentar en la profundidad de siembra, en el ataque de plagas y enfermedades, en el control de malezas, aplicación de fertilizantes, etc.) y aun por problemas de muestreo al representar a cada familia evaluada y por fallas en las mediciones. La técnica experimental es pues de considerable importancia en la magnitud de σ_{WE}^2 y, de aquí, en la eficiencia de la selección de individuos dentro de familias.

Como en el caso del coeficiente de variación asociado a la varianza del error experimental, a nivel intraparcelar también convendría calcular un coeficiente de variación con el fin de contar con un indicador de la calidad de la información producida por el experimento.

BIBLIOGRAFIA

- Adams, M. W. and D. B. Shank. 1959. The relationship of heterozygosity to homeostasis in mayze hybrids. *Genetics* 44:777-786
- Becker, W. A. 1984. *Manual of Quantitative Genetics*. Fourth edition. Academic enterprises. 184 pp.

- Bridges Jr., W.C. and S.J. Knapp. 1987.** Probabilities of negative estimates of genetic variances. *Theor. Appl. Genet.* 74:269-274.
- Comstock, R.E. and H.F. Robinson. 1948.** The components of genetic variance in a population of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4:254-266.
- _____ and _____. 1952. Estimation of average dominance of genes. In: *Heterosis*, J.W. Gowen (ed.). pp. 494-516. Iowa State University Press, Ames.
- Falconer, D.S. 1989.** *Introduction to Quantitative Genetics*. Third edition. Longman, Londres and New York. 438 pp.
- Fehr, W.R. 1987.** *Principles of Cultivar Development*. Vol. I. Theory and Techniques. Macmillan New York, 536 pp.
- Hallauer, A.R. and J.B. Miranda, Fo. 1981.** *Quantitative Genetics in Maize breeding*. Iowa State University Press. 468 pp.
- Kempthorne, O. 1957.** *An Introduction to Genetic Statistics*. Wiley. New York. 545 pp.
- Márquez S., F. 1985.** *Genotecnia Vegetal*. Tomo I. Métodos, Teoría, Resultados. AGT editor, S:A: 357 pp.
- Márquez-Sánchez, F. and A.R. Hallauer. 1970.** Influence of sample size on the estimation of genetic variances in a synthetic variety of maize. I. Grain Yield. *Crop. Sci.* 10:357-361.
- Searle, S.R. 1971.** *Linear Models*. Wiley, New York. 532 pp.
- _____ 1987. *Linear Models for Unbalanced Data*. Wiley, New York. 536 pp.
- Sprague, G.F. and W.T. Federer. 1951.** A comparison of variance components in corn yield trials. II. Error, Year x variety, location x variety, and variety components. *Agron. J.* 43: 531-541.