

EPISTASIS EN LA VARIEDAD, LA CRUZA VARIETAL, EL COMPUESTO VARIETAL Y EL SINTÉTICO DE MAÍZ

EPISTASIS IN THE VARIETY, VARIETAL CROSS, COMPOSITE VARIETY AND SYNTHETIC OF MAIZE

Fidel Márquez-Sánchez[†]

Centro Regional Universitario Occidente, Universidad Autónoma Chapingo. Rosario Castellanos 2332, Col. Residencial la Cruz. 44950, Guadalajara, Jalisco, México.

NOTA de la RFM: Por el lamentable y reciente fallecimiento del autor, las correcciones sugeridas por los árbitros y el editor técnico fueron efectuadas por los editores de estilo para ajustarlo también al formato de la revista, cuidando siempre de mantener la información anotada por el propio autor. Si un especialista detectara algún error técnico, puede solicitar una copia digital del documento original, previa justificación.

RESUMEN

Aquí se presentan los arreglos epistáticos que ocurren en la variedad de polinización libre, así como en la cruz a varietal, el compuesto varietal y el sintético, de maíz (*Zea mays* L.) con base en el modelo de Holland. Para el análisis se involucran 2 loci con 2 alelos cada uno. Al comparar los rendimientos teóricos de la variedad contra la cruz a varietal y el del compuesto varietal contra los sintéticos, la superioridad de la variedad y del compuesto varietal se debe principalmente a la mayor cantidad de efectos epistáticos dominantes heterocigóticos así como a las interacciones epistáticas en donde se encuentran involucrados.

Palabras clave: *Zea mays*, epistasia, variedad, cruz a varietal, compuesto varietal.

SUMMARY

Epistatic effects are derived for the open-pollinated variety, the variety cross, the variety composite and the synthetic variety in maize (*Zea mays* L.), according to the Holland method. In this paper 2 loci and 2 alleles in each locus are considered. Comparisons showed that yield in the variety cross is higher than in the variety, and that yield in the composite variety is higher than in the synthetic. These results are mainly attributed to a higher amount of epistatic dominant heterozygous effects in the variety cross and the variety composite, as well as to the epistatic interactions whenever they are involved.

Index words: *Zea mays*, epistasia, variety, variety cross, composite variety.

INTRODUCCIÓN

En esta contribución se presentan los arreglos epistáticos para la variedad de polinización libre (V), la cruz a varietal (CV) y el compuesto varietal (CMV) en maíz (*Zea mays* L.). La epistasia se calculó conforme al modelo de 2 loci cada uno con 2 alelos, con una frecuencia génica de 0.5. La frecuencia génica se tomó de un estudio de Goodrich *et al.* (1975) quienes con un modelo de simulación calcularon que V tendría una frecuencia génica de 0.5 y estaría en equilibrio (Falconer, 1981).

Además de conocer la acción teórica de la epistasia sobre el rendimiento de grano de las poblaciones de maíz mencionadas, los resultados pueden tener aplicación en el mejoramiento de esta especie. Para ello deben diseñarse metodologías de campo que aprovechen al máximo la presencia de la epistasia. En el presente estudio se calcularon los arreglos epistáticos de variedades de polinización libre que no han sido sometidas al mejoramiento genético (V), así como los arreglos en el cruzamiento entre dos variedades (la cruz a varietal, CV), y para poblaciones que incluyen diversas variedades, es decir al compuesto varietal (CPV). Los arreglos epistáticos en cada población se hicieron con los valores genotípicos adecuados para el caso de dominancia completa, en términos de los efectos aditivos, los efectos dominantes y los efectos de las interacciones epistáticas.

El modelo epistático multiplicativo se calculó de acuerdo con Holland (2001), con el que primero se obtienen los efectos genéticos estadísticos (EGE) en función de las frecuencias génicas de cada uno de los 2 loci involucrados (A y B). En el presente estudio se supusieron de 0.5, para después observar cómo se afectan los arreglos epistáticos con frecuencias génicas diferentes a 0.5.

En el caso de los efectos aditivos para el locus A, el del alelo A_1 (α_1) es igual al promedio ponderado en el cual la mitad de las veces A_1 se une con A_1 para producir A_1A_1 , y la mitad de las veces A_1 se une con A_2 para producir A_1A_2 ; el efecto aditivo del alelo A_2 (α_2) es igual al promedio ponderado en el cual la mitad de las veces A_2 se une con A_1 para producir A_1A_2 , y la mitad de las veces A_2 se une con A_2 para producir A_2A_2 . Los efectos dominantes (δ) están relacionados con los efectos aditivos A_1 y A_2 , como sigue: $\delta_{11} = vg(A_1A_1) - A_1 - A_1 - m$, $\delta_{12} = vg(A_1A_2) - A_1 - A_2 - m$, y $\delta_{22} = vg(A_2A_2) - A_2 - A_2 - m$, en donde vg significa valor genotípico y m es la media de la población.

Un arreglo genotípico debe contener los efectos aditivos de los loci y los correspondientes efectos dominantes; por ejemplo, en $A_X A_Y = \alpha_X^A + \alpha_Y^A + \delta_{XY}^A$, el superíndice significa el locus A y los subíndices los alelos del caso. Se puede apreciar que el coeficiente del efecto dominante es la mitad de la suma de los coeficientes de los efectos aditivos; esto aplica también cuando se calculan las proporciones de los efectos epistáticos, aunque no para los cálculos de cruza varietales (CV) y de compuestos varietales (CPV).

En la aplicación de la epistasia en los tres tipos de poblaciones analizadas en el presente estudio en el mejoramiento de variedades de maíz, el autor no encontró artículos publicados que disertaran sobre el tema.

MATERIALES Y MÉTODOS

En la variedad

La variedad de polinización libre (V) puede provenir del apareamiento aleatorio del genotipo heterocigótico $A_X B_J A_W B_K$ en el que las frecuencias génicas son 0.5. En la Figura 1 se muestra el apareamiento aleatorio del genotipo referido mediante los gametos $A_X B_J$, $A_X B_K$, $A_W B_J$ y $A_W B_K$, que tienen frecuencias implícitas de 1/4, por lo que las frecuencias de la progenie son de 1/16.

En dicha Figura 1, los coeficientes parciales de cada locus (A o B) se pueden exponer como sigue: 4 α_X^A , 8 α_X^A , 4 α_W^A , 4 α_J^B , 8 α_J^B , 8 α_K^B y 4 α_K^B , de manera que los valores numéricos de los efectos genéticos estadísticos (EGE) en ambos loci son:

$$4 \alpha_X^A + 4 \alpha_X^A + 4 \delta_{XX}^A + 8 \alpha_X^A + 8 \alpha_W^A + 8 \delta_{XW}^A + 4 \alpha_J^B + 4 \alpha_J^B + 4 \delta_{JJ}^B + 8 \alpha_J^B + 8 \alpha_K^B + 8 \delta_{JK}^B + 4 \alpha_W^A + 4 \alpha_W^A + 4 \delta_{WW}^A + 4 \alpha_K^B + 4 \alpha_K^B + 4 \delta_{KK}^B$$

Que al conjuntar los términos semejantes, se expresa como:

$$16 \alpha_X^A + 16 \alpha_W^A + 4 \delta_{XX}^A + 4 \delta_{WW}^A + 8 \delta_{XW}^A + 16 \alpha_J^B + 16 \alpha_K^B + 4 \delta_{JJ}^B + 4 \delta_{KK}^B + 8 \delta_{JK}^B$$

Al dividir a los coeficientes entre el del valor máximo, 16 (la frecuencia de cada casilla de la Figura 1), se obtienen los EEG como proporciones:

$$EGE = \alpha_X^A + \alpha_W^A + 1/4 \delta_{XX}^A + 1/4 \delta_{WW}^A + 1/2 \delta_{XW}^A + \alpha_J^B + \alpha_K^B + 1/4 \delta_{JJ}^B + 1/4 \delta_{KK}^B + 1/2 \delta_{JK}^B$$

Si se considera que el arreglo genotípico de los efectos epistáticos es multiplicativo (Holland, 2001), es decir, que los coeficientes de los genotipos provienen del producto de los dos coeficientes involucrados, la ecuación para calcular tales efectos en V es:

$$V = m + \alpha_X^A + 1/4 \delta_{XX}^A + \alpha_W^A + 1/4 \delta_{WW}^A + 1/2 \delta_{XW}^A + \alpha_J^B + 1/4 \delta_{JJ}^B + \alpha_K^B + 1/4 \delta_{KK}^B + 1/2 \delta_{JK}^B + \alpha_{XJ}^A + \alpha_{XK}^A + \alpha_{WJ}^A + \alpha_{WK}^A + 1/4 \alpha \delta_{XJJ} + 1/4 \alpha \delta_{XKK} + 1/2 \alpha \delta_{XJK} + 1/4 \alpha \delta_{WJJ} + 1/4 \alpha \delta_{WKK} + 1/2 \alpha \delta_{WJK} + 1/4 \delta \alpha_{XXJ} + 1/4 \delta \alpha_{XXK} + 1/4 \delta \alpha_{WWJ} + 1/4 \delta \alpha_{WWK} + 1/2 \delta \alpha_{XWJ} + 1/2 \delta \alpha_{XWK} + 1/16 \delta \delta_{XXJJ} + 1/16 \delta \delta_{XXKK} + 1/8 \delta \delta_{XXJK} + 1/16 \delta \delta_{WWJJ} + 1/16 \delta \delta_{WWKK} + 1/8 \delta \delta_{WWJK} + 1/8 \delta \delta_{XWJJ} + 1/8 \delta \delta_{XWKK} + 1/4 \delta \delta_{XWJK}$$

La comprobación de que los cálculos de los coeficientes de los efectos epistáticos son correctos, se hizo como sigue:

$$(2 \alpha + \delta)^2 = 4 \alpha \alpha + 2 \alpha \delta + 2 \delta \alpha + \delta \delta = 9 \text{ interacciones epistáticas.}$$

En la crza varietal

La crza varietal (CV) es el cruzamiento de dos variedades. Una de ellas se describió arriba, la $A_X B_J A_W B_K$ (Cuadro 1), con los gametos $A_X B_J$, $A_X B_K$, $A_W B_J$ y $A_W B_K$; la otra variedad proviene del apareamiento aleatorio del genotipo $A_N B_P A_Y B_O$, con los gametos: $A_N B_P$, $A_N B_O$, $A_Y B_P$ y $A_Y B_O$. La CV se forma del cruzamiento entre las dos series de gametos (Figura 2) en las que están implícitas las frecuencias de los gametos y las progenies.

En el CV hay 8 alelos de cada tipo en cada locus, por lo que los números de cada alelo se dividen entre 8 a fin de obtenerlos como proporciones, y así se podrán asignar correctamente los tipos de alelos a los híbridos; en seguida

	$A_X B_J$	$A_X B_K$	$A_W B_J$	$A_W B_K$
$A_X B_J$	$A_X A_X B_J B_J$	$A_X A_X B_J B_K$	$A_X A_W B_J B_J$	$A_X A_W B_J B_K$
$A_X B_K$	$A_X A_X B_J B_K$	$A_X A_X B_K B_K$	$A_X A_W B_J B_K$	$A_X A_W B_K B_K$
$A_W B_J$	$A_X A_W B_J B_J$	$A_X A_W B_J B_K$	$A_W A_W B_J B_J$	$A_W A_W B_J B_K$
$A_W B_K$	$A_X A_W B_J B_K$	$A_X A_W B_K B_K$	$A_W A_W B_J B_K$	$A_W A_W B_K B_K$

Figura 1. Apareamiento aleatorio de $A_X B_J A_W B_K$ para obtener la variedad (V).

	$A_N B_P$	$A_N B_O$	$A_Y B_P$	$A_Y B_O$
$A_X B_J$	$A_X B_J A_N B_P$	$A_X B_J A_N B_O$	$A_X B_J A_Y B_P$	$A_X B_J A_Y B_O$
$A_X B_K$	$A_X B_K A_N B_P$	$A_X B_K A_N B_O$	$A_X B_K A_Y B_P$	$A_X B_K A_Y B_O$
$A_W B_J$	$A_W B_J A_N B_P$	$A_W B_J A_N B_O$	$A_W B_J A_Y B_P$	$A_W B_J A_Y B_O$
$A_W B_K$	$A_W B_K A_N B_P$	$A_W B_K A_N B_O$	$A_W B_K A_Y B_P$	$A_W B_K A_Y B_O$

Figura 2. Entrecruzamiento entre dos variedades para formar una cruz varietal.

se dividieron los coeficientes obtenidos entre el del valor máximo y se conjuntaron los términos comunes, de manera que el arreglo genotípico resultante se ilustra en la Figura 2.

Entonces, la ecuación para calcular los efectos epistáticos en CV, queda como:

$$CV = m + \alpha_X^A + \alpha_N^A + \delta_{XN}^A + \alpha_W^A + \delta_{WN}^A + \alpha_Y^A + \delta_{XY}^A + \delta_{WY}^A + \alpha_J^B + \alpha_P^B + \delta_{JP}^B + \alpha_K^B + \delta_{KP}^B + \alpha_O^B + \delta_{JO}^B + \delta_{KO}^B + \alpha_{XJ}^A + \alpha_{XP}^A + \alpha_{XK}^A + \alpha_{XO}^A + \alpha_{NJ}^A + \alpha_{NP}^A + \alpha_{NK}^A + \alpha_{NO}^A + \alpha_{WJ}^A + \alpha_{WP}^A + \alpha_{WK}^A + \alpha_{WO}^A + \alpha_{YJ}^A + \alpha_{YP}^A + \alpha_{YK}^A + \alpha_{YO}^A + \alpha_{XJP}^A + \alpha_{XKP}^A + \alpha_{XJO}^A + \alpha_{XKO}^A + \alpha_{NJP}^A + \alpha_{NKP}^A + \alpha_{NJO}^A + \alpha_{NKO}^A + \alpha_{WJP}^A + \alpha_{WKP}^A + \alpha_{WJO}^A + \alpha_{WKO}^A + \alpha_{YJP}^A + \alpha_{YKP}^A + \alpha_{YJO}^A + \alpha_{YKO}^A + \alpha_{XNJ}^A + \alpha_{XNP}^A + \alpha_{XNK}^A + \alpha_{XNO}^A + \alpha_{WNJ}^A + \alpha_{WNP}^A + \alpha_{WNK}^A + \alpha_{WNO}^A + \alpha_{XYJ}^A + \alpha_{XYP}^A + \alpha_{XYK}^A + \alpha_{XYO}^A + \alpha_{WYJ}^A + \alpha_{WYP}^A + \alpha_{WYK}^A + \alpha_{WYO}^A + \delta\delta_{XNJP} + \delta\delta_{XNKP} + \delta\delta_{XNJO} + \delta\delta_{XNKO} + \delta\delta_{WNJP} + \delta\delta_{WNKP} + \delta\delta_{WNJO} + \delta\delta_{WNKO} + \delta\delta_{XYJP} + \delta\delta_{XYKP} + \delta\delta_{XYJO} + \delta\delta_{XYKO} + \delta\delta_{WYJP} + \delta\delta_{WYKP} + \delta\delta_{WYJO} + \delta\delta_{WYKO}$$

Cuya comprobación será: $(4\alpha + 4\delta)^2 = 16\alpha\alpha + 16\alpha\delta + 16\delta\alpha + 16\delta\delta = 64$ interacciones epistáticas.

En el compuesto varietal

El compuesto varietal (CPV) se forma a partir del apareamiento aleatorio de las plantas provenientes de una mezcla de semillas de diversas variedades de polinización libre. El CPV se usa ampliamente en los bancos de germoplasma y en el mejoramiento genético de maíz; por ejemplo, una CPV puede corresponder al compuesto integrado por variedades de una misma raza, o bien al compuesto de variedades resistentes a alguna enfermedad.

Se ha indicado que una variedad de polinización libre (V), en el modelo de 2 loci con 2 alelos, puede provenir del apareamiento aleatorio del genotipo $A_X B_J A_Y B_K$, el cual se puede considerar como un híbrido simple del cruzamiento entre 2 líneas homocigóticas ($A_X A_X B_J B_J$ y $A_Y A_Y B_K B_K$). Por tanto, si el CPV consistiera de una sola variedad se formaría a partir del apareamiento aleatorio de 2 líneas derivadas de dicho compuesto.

Por esta razón, el CPV se forma con el doble del número de líneas que el número de variedades. Por ejemplo, si el CPV fuera de 3 variedades se formaría a partir del apareamiento aleatorio de 6 líneas. Si en lugar de las líneas el CPV se hace con un compuesto de híbridos simples, correspondería a un compuesto con el doble del número de líneas. De acuerdo con los resultados de Márquez-Sánchez (2010), un sintético (SIN) de n líneas corresponde a un CPV de $n/2$ variedades, por lo que el arreglo epistático general del CPV es:

$$CPV \text{ (de } n/2 \text{ variedades o del SIN de } n \text{ líneas)} = m + \alpha_X^A + \alpha_M^A + \dots + \alpha_n^A + \alpha_J^B + \alpha_K^B + \dots + \alpha_n^B + 1/2n \delta_{XX}^A + 1/2n \delta_{MM}^A + \dots + 1/2n \delta_{nn}^A = 6/12 = 0.5 + 1/2n \delta_{JJ}^B + 1/2n \delta_{KK}^B + \dots + 1/2n \delta_{nn}^B + 1/n \delta_{XM}^A + \dots + 1/n \delta_{(n-1)n/2}^A + 1/n \delta_{JK}^B + \dots + 1/n \delta_{(n-1)n}^B + n^2 \alpha\alpha + (n^2/2)\alpha\delta + (n^2/2)\delta\alpha + (n/2)^2 \delta\delta.$$

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Con el auxilio de la Figura 1, los resultados se discuten cuando $p = 0.5$ y con frecuencias génicas diferentes a 0.5. Así, cuando hay dominancia completa $\alpha_1 = vg(A_1 A_1) - m$, y como la media genotípica se incrementa conforme avanzan las frecuencias génicas, entonces α_1 se reduce hasta llegar a cero cuando $p = 1$. Algo similar ocurre con α_2 , aunque en este caso sus valores son siempre negativos e iguales a cero cuando $p = 0$ y $p = 1$.

Holland (2001) ejemplifica los cálculos con $p = 0.5$ y $p = 0.1$; sin embargo, no menciona modificación alguna para calcular los efectos aditivos, dominantes y de las interacciones epistáticas para la frecuencia $p = 0.1$, o para cualquier frecuencia génica diferente a 0.5.

Al observar los arreglos epistáticos de V y CV (Cuadro 1), además de la media se muestra la suma de los efectos α para el locus A y para el locus B. Esto permite conocer el valor de $\alpha_1 + \alpha_2$ y no sólo los efectos α aislados; $\alpha_1 + \alpha_2$ es igual a cero cuando $p = 0.5$, y adquiere un valor mínimo cuando $p = 0.75$; además, $\alpha_1 + \alpha_2$ desciende desde 8 hasta cero cuando $p = 1$. De lo anterior se puede concluir que el rendimiento de variedades con poco mejoramiento genético serán altamente influenciadas por los efectos aditivos epistáticos, pero cuando

Cuadro 1. Magnitud de los efectos epistáticos aditivos y dominantes en la variedad (V) y la cruza varietal (CV), con frecuencias génicas de 0 a 1.

p	m	α_1	α_2	$\alpha_1 + \alpha_2$	δ_{11}	δ_{12}	δ_{22}	$\delta_{11} + \delta_{12} + \delta_{22}$
0	2.00	8.00	0	8.00	-8	0	0	-8.00
0.1	3.52	6.48	-0.72	5.76	-6.48	0.72	-0.08	-5.84
0.2	4.88	5.12	-1.28	3.84	-5.12	1.28	-0.32	-4.16
0.3	6.08	3.92	-1.68	2.24	-3.92	1.68	-0.72	-2.96
0.4	7.12	2.88	-1.92	0.96	-2.88	1.92	-1.28	-2.24
0.5	8.00	2.00	-2.00	0	-2.00	2.00	-2.00	-2.00
0.6	8.72	1.28	-1.92	-0.64	-1.28	1.92	-2.88	-2.24
0.7	9.28	0.72	-1.68	-0.96	-0.72	1.68	-3.92	-2.96
0.8	9.68	0.32	-1.28	-0.96	-0.32	1.28	-5.12	-4.16
0.9	9.92	0.08	-0.72	-0.64	-0.08	0.72	-6.48	-5.84
1.0	10.00	0	0	0	0	0	-8.00	-8.00

p se encuentra alrededor de 0.5 tales efectos aditivos afectan poco al rendimiento.

Con respecto a los efectos epistáticos dominantes, en el Cuadro 3 se muestran δ_{11} , δ_{12} , δ_{22} y la suma $\delta_{11} + \delta_{12} + \delta_{22}$. El efecto δ_{12} es siempre positivo excepto cuando $p = 0$ y $p = 1$, y su valor máximo igual a 2 se encuentra en $p = 0.5$. Se observa que el valor máximo de la suma $\delta_{11} + \delta_{12} + \delta_{22}$ se encuentra cuando $p = 0.5$, que es igual a -2 .

Finalmente, los valores de las interacciones epistáticas que involucren al mismo tipo de efecto ($\alpha\alpha$ y $\delta\delta$) en los casos de V y CV, así como los que involucren a ambos efectos ($\alpha\delta$ y $\delta\alpha$), dependerán del valor de cada uno; es decir, el valor de la interacción $\alpha\delta$ dependerá de los valores específicos de α y de δ .

El mayor problema en los CPV es conocer el promedio de las frecuencias génicas de las variedades que lo conforman. Tal es el caso de las variedades nativas o “criollas” sin selección. Pero si se tratara de variedades mejoradas por el agricultor, con frecuencias iguales o ligeramente mayores a 0.5, el arreglo genotípico se aproximaría bastante a lo que aquí se ha obtenido. Con una frecuencia génica igual a 0.5, correspondería a un CPV hecho con híbridos simples.

Según la teoría de los sintéticos (Márquez-Sánchez, 2010), los efectos δ son de dos tipos: el dominante homocigótico (δ_{xx}) y el dominante heterocigótico (δ_{xy}); conforme se incrementa el número de líneas se reduce el tipo δ_{xx} y se incrementa el tipo δ_{xy} . En estas condiciones, si una variedad original equivaliera a un sintético conformado por un alto número de líneas, se esperaría que tuviera un alto número de efectos δ_{xy} , y consecuentemente tendría el rendimiento más alto de todos los sintéticos que se extrajeran de ella.

Sin embargo, esto no es así porque en la práctica agronómica los sintéticos se hacen con líneas seleccionadas de alta aptitud combinatoria general, por lo que siempre tendrían rendimientos superiores a los de la variedad original. Una situación similar sucedería con el CPV generado a partir de híbridos simples de alto rendimiento.

Al comparar a V con CV cuando ambas tuvieran el mismo número de líneas, en las siguientes ecuaciones se observa que en CV existen sólo 8 efectos dominantes heterocigóticos del tipo δ_{xy} , mientras que en V el total de efectos dominantes homocigóticos δ_{xx} es igual a 1 así como los efectos δ_{xy} :

$$V = m + \alpha_X^A + 1/4 \delta_{XX}^A + \alpha_W^A + 1/4 \delta_{WW}^A + 1/2 \delta_{XW}^A + \alpha_J^B + 1/4 \delta_{JJ}^B + \alpha_K^B + 1/4 \delta_{KK}^B + 1/2 \delta_{JK}^B + 16 \alpha\alpha + 16 \alpha\delta + 16 \delta\alpha + 16 \delta\delta$$

$$CV = m + \alpha_X^A + \alpha_N^A + \delta_{XN}^A + \alpha_W^A + \delta_{WN}^A + \alpha_Y^A + \delta_{XY}^A + \delta_{WY}^A + \alpha_J^B + \alpha_P^B + \delta_{JP}^B + \alpha_K^B + \delta_{KP}^B + \alpha_O^B + \delta_{JO}^B + \delta_{KO}^B + 16 \alpha\alpha + 16 \alpha\delta + 16 \delta\alpha + 16 \delta\delta$$

Se infiere entonces que CV rinde más que V por la superioridad de CV en efectos heterocigóticos δ_{xy} .

En la comparación con los sintéticos, el sintético de 2 líneas es igual a V puesto que ésta es la segunda generación del cruzamiento de las líneas homocigóticas $A_X B_X A_X B_X$ y $A_W B_W A_W B_W$ que produce la cruza simple $A_X B_X A_W B_W$ que por polinización libre se deriva a V. Al emplear subíndices numéricos en lugar de letras mayúsculas para 2 líneas, así como para extender los efectos aditivos para el sintético de 4 líneas, el arreglo epistático del sintético de 2 líneas es (según Márquez-Sánchez, 2010):

$$\text{SINTÉTICO de 2 líneas} = m + \alpha_1^A + \alpha_2^A + \alpha_1^B + \alpha_2^B + 1/4 \delta_{11}^A + 1/4 \delta_{22}^A + 1/2 \delta_{12}^A + 1/4 \delta_{11}^B + 1/4 \delta_{22}^B + 1/2 \delta_{12}^B + 4 \alpha\alpha + 2 \alpha\delta + 2\delta\alpha + \delta\delta$$

y el de V es:

$$V = m + \alpha_1^A + 1/4 \delta_{11}^A + \alpha_2^A + 1/4 \delta_{22}^A + 1/2 \delta_{12}^A + \alpha_1^B + 1/4 \delta_{11}^B + \alpha_2^B + 1/4 \delta_{22}^B + 1/2 \delta_{12}^B + 4 \alpha\alpha + 2 \alpha\delta + 2\delta\alpha + \delta\delta$$

Se observa que en ambos casos los arreglos epistáticos son iguales, como se mencionó en párrafos anteriores.

Como señaló Márquez-Sánchez (2010), para comparar el sintético de 4 líneas con el CPV de 2 variedades se debe obtener primero el CPV de 2 variedades (V1 y V2), el cual proviene del apareamiento aleatorio del compuesto balanceado de V1 y V2, como se ilustra en la Figura 3:

	V1	V2
V1	V11	V22
V2	V12	V22

Figura 3. Apareamientos aleatorios entre la variedad V1 y la variedad V2, para obtener un compuesto varietal (CPV).

La variedad V1 se mostró antes en la Figura 1; la variedad V2 se usó para producir a la craza varietal CV en la Figura 2; y el cruzamiento de V1 por V2 se muestra en la Figura 4.

Los números de los genes provenientes de V1, V2 y V12, son:

$$32 A_X + 32 B_J + 32 A_W + 32 B_K + 16 A_N + 16 B_P + 16 A_Y + 16 B_O$$

Al dividir entre el coeficiente más alto la ecuación se transforma a:

$$A_X + B_J + A_W + B_K + 1/2 A_N + 1/2 B_P + 1/2 A_Y + 1/2 B_O$$

Y al considerar los híbridos para cada locus en V1, V2 y V12, los EGE son:

$$\text{EGE} = \alpha_X^A + \alpha_W^A + 1/2 \alpha_N^A + 1/2 \alpha_Y^A + 1/4 \delta_{XX}^A + 1/4 \delta_{WW}^A + 1/4 \delta_{NN}^A + 1/4 \delta_{YY}^A + 1/2 \delta_{XW}^A + 1/2 \delta_{XN}^A + 1/2 \delta_{XY}^A + 1/2 \delta_{WN}^A + 1/2 \delta_{WY}^A + 1/2 \delta_{NY}^A + \alpha_J^B + \alpha_K^B + 1/2 \alpha_P^B + 1/2 \alpha_O^B + 1/4 \delta_{JJ}^B + 1/4 \delta_{KK}^B + 1/4 \delta_{PP}^B + 1/4 \delta_{OO}^B + 1/2 \delta_{JK}^B + 1/2 \delta_{JP}^B + 1/2 \delta_{JO}^B + 1/2 \delta_{KP}^B + 1/2 \delta_{KO}^B + 1/2 \delta_{OP}^B$$

Cuando se usan números en los subíndices se obtiene:

$$\text{CPV de 2 VARS} = m + \alpha_1^A + \alpha_2^A + 1/2 \alpha_3^A + 1/2 \alpha_4^A + 1/4 \delta_{11}^A + 1/4 \delta_{22}^A + 1/4 \delta_{33}^A + 1/4 \delta_{44}^A + 1/2 \delta_{12}^A + 1/2 \delta_{13}^A + 1/2 \delta_{14}^A + 1/2 \delta_{23}^A + 1/2 \delta_{24}^A + 1/2 \delta_{34}^A + \alpha_1^B + \alpha_2^B + 1/2 \alpha_3^B + 1/2 \alpha_4^B + 1/4 \delta_{11}^B + 1/4 \delta_{22}^B + 1/4 \delta_{33}^B + 1/4 \delta_{44}^B + 1/2 \delta_{12}^B + 1/2 \delta_{13}^B + 1/2 \delta_{14}^B + 1/2 \delta_{23}^B + 1/2 \delta_{24}^B + 1/2 \delta_{34}^B + 9 \alpha\alpha + 12 \alpha\delta + 12 \delta\alpha + 16 \delta\delta$$

De acuerdo con Márquez-Sánchez (2010), el arreglo epistático del sintético de 4 líneas es:

$$\text{SINTÉTICO de 4 líneas} = m + \alpha_1^A + \alpha_2^A + \alpha_3^A + \alpha_4^A + 1/8 \delta_{11}^A + 1/8 \delta_{22}^A + 1/8 \delta_{33}^A + 1/8 \delta_{44}^A + 1/4 \delta_{12}^A + 1/4 \delta_{13}^A + 1/4 \delta_{14}^A + 1/4 \delta_{23}^A + 1/4 \delta_{24}^A + 1/4 \delta_{34}^A + \alpha_1^B + \alpha_2^B + \alpha_3^B + \alpha_4^B + 1/8 \delta_{11}^B + 1/8 \delta_{22}^B + 1/8 \delta_{33}^B + 1/8 \delta_{44}^B + 1/4 \delta_{12}^B + 1/4 \delta_{13}^B + 1/4 \delta_{14}^B + 1/4 \delta_{23}^B + 1/4 \delta_{24}^B + 1/4 \delta_{34}^B + 16 \alpha\alpha + 8 \alpha\delta + 8 \delta\alpha + 4 \delta\delta$$

Al comparar el SINTÉTICO de 4 líneas con el CPV de 2 variedades (V12), en el primero hay 4 efectos aditivos mientras que en el segundo hay 3; en el sintético hay 1/2 de efectos dominantes homocigóticos y en el compuesto varietal hay 1. Con respecto a los efectos dominantes, en el compuesto varietal hay 3 efectos y en el sintético hay 3/2. Por tanto, se espera que el compuesto varietal rinda más que el sintético, porque tiene el doble de efectos dominantes homocigóticos y heterocigóticos que el sintético. En relación con las interacciones epistáticas, excepto la interacción $\alpha\alpha$, las interacciones $\alpha\delta$, $\delta\alpha$ y $\delta\delta$ tienen mayores números en el compuesto varietal que en el sintético, lo que constituye un factor más en la superioridad del primero sobre el segundo.

CONCLUSIONES

La craza varietal rinde más que la variedad porque su arreglo epistático tiene mayor número de efectos dominantes heterocigóticos que la variedad. En forma similar, el compuesto varietal rinde más que el sintético debido a que

	$A_X B_J$	$A_X B_K$	$A_W B_J$	$A_W B_K$
$A_N B_P$	$A_N B_P A_X B_J$	$A_N B_P A_X B_K$	$A_N B_P A_W B_J$	$A_N B_P A_W B_K$
$A_N B_O$	$A_N B_O A_X B_J$	$A_N B_O A_X B_K$	$A_N B_O A_W B_J$	$A_N B_O A_W B_K$
$A_Y B_P$	$A_Y B_P A_X B_J$	$A_Y B_P A_X B_K$	$A_Y B_P A_W B_J$	$A_Y B_P A_W B_K$
$A_Y B_O$	$A_Y B_O A_X B_J$	$A_Y B_O A_X B_K$	$A_Y B_O A_W B_J$	$A_Y B_O A_W B_K$

Figura 4. Cruzamiento entre las variedades V1 y V2 para producir la craza V12.

su arreglo epistático tiene el doble de efectos dominantes tanto homocigóticos como heterocigóticos. El efecto epistático heterocigótico tiene su valor más alto cuando la frecuencia génica es igual a un medio, por lo que no es raro que los híbridos simples alcancen altos rendimientos.

BIBLIOGRAFÍA

- Falconer D. S. (1981)** Introduction to Quantitative Genetics. Longman. Hong Kong.
- Goodrich C. L., R. E. Stucker and W. A. Compton (1975)** Average gene frequency estimates in two open-pollinated cultivars of corn. *Crop Science* 6:746-749.
- Holland J. B. (2001)** Epistasis and Plant Breeding. *Plant Breeding Reviews* 21:27-92.
- Márquez-Sánchez F. (2010)** Epistasis en variedades sintéticas de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33:101-105.