

LÍNIES PURES D'ELEVADA PRODUCCIÓ VERSUS HÍBRIDS, EN EL BLAT DE MORO

F. Casañas / L. Bosch

*Departament d'Agronomia
Escola d'Enginyeria Tècnica Agrícola de Barcelona*

F. Nuez

*Departamento de Genética
Escuela Superior de Ingenieros Agrónomos de Valencia*

RESUM

Es revisen bibliogràficament els aspectes principals del control genètic de la producció i la precocitat en el blat de moro. Descartada la superdominància i l'epistàsia en les poblacions naturals, queda la dominància dins de «locus» com a principal responsable de l'heterosi, la qual cosa està en desacord amb la freqüent epistàsia detectada en analitzar línies pures i els seus híbrids en relació a la producció. Es revisen dades pròpies que presten suport a la hipòtesi que les característiques poc productives de les línies pures i la seva manca de correspondència entre Aptitud Combinatòria General (A.C.G.) i fenotip, és deguda a la presència de gens detrimentals recessius que en homozigosi

bloquejarien la resta del genotip. Versemblantment les línies amb una bona A.C.G. tindrien nombrosos gens dominant fixats però emmascarats parcialment o totalment pels detrimentals que no afectarien la precocitat. L'epistàsia detectada en l'encreuament entre línies s'explicaria també com a conseqüència del trencament dels homozigots detrimentals. Així, en els híbrids, es produiria un salt qualitatiu que en les anàlisis estadístiques es manifestaria com epistàsia. Finalment s'especula amb la possibilitat d'obtenir línies pures d'elevada producció mitjançant la depuració dels detrimentals. Això demanaria un canvi d'estratègia en la mecànica d'obtenció de línies pures.

RESUMEN

Se revisan bibliográficamente los aspectos principales del control genético de la producción y la precocidad en el maíz. Descartada la superdominancia y la epistasia en las poblaciones naturales, queda la dominancia

dentro de «locus» como principal responsable de la heterosis, lo cual está en desacuerdo con la frecuente epistasia detectada al analizar líneas puras y sus cruzamientos con respecto a la producción. Se revisan datos

propis que apoyan la hipòtesis de que las características poco productivas de las líneas puras y su falta de correspondencia entre la Aptitud Combinatoria General (A.C.G.) y fenotipo, es debida a la presencia de genes detrimentales recesivos que en homozigosis bloquearían al resto del genotipo. Verosímelmente las líneas con buena A.C.G. tendrían numerosos dominantes fijados pero enmascarados parcial o totalmente por los detrimentales que no afectarían al carácter precocidad. La epistasia detectada en los cru-

ces de líneas se explicarían también como consecuencia de que al deshacerse los homozigotos detrimentales en los híbridos se produciría un salto cualitativo en la expresión de la producción que en los análisis estadísticos se manifestaría como epistasia. Finalmente se especula con la posibilidad de obtener líneas puras de elevada producción mediante la depuración de los detrimentales. Ello exigiría un cambio de estrategia en la mecánica de obtención de líneas puras.

SUMMARY

The main aspects of the genetic control of yield and precocity of maize are reviewed bibliographically. Discarding overdominance and epistasis in the natural populations, the dominance within the «locus» is left as the main factor responsible for heterosis. This does not agree with the frequent epistasis detected when the yield of inbreds and their crosses is analyzed. We revise our own data; data supporting the hypothesis that the non-very productive characteristics of the inbreds and their lack of correspondence between the General Combining Ability (G.C.A.) and their phenotypes, is due to the presence of recessive detrimental genes which block the rest of the genotype in homozy-

gosis. Probably, the inbreds with a good G.C.A. would have numerous fixed dominant genes but partially or totally masked by the detrimental genes, that would not affect the precocity. The epistasis detected in the crosses of inbreds would also be explained as a consequence from the following fact: in disappearing the detrimental homozygotes in the hybrids, there would be a qualitative improvement in yield that would manifest itself as epistasis in the statistical analysis. Finally, we reflect on the possibility of obtaining high yielding inbreds of corn through the purge of the detrimental genes. That would mean a change in the methods used nowadays to obtain them.

INTRODUCCIÓ

Pràcticament tota la millora genètica del blat de moro en els darrers 50 anys ha estat associada amb l'obtenció d'híbrids. L'increment de producció aconseguit a través d'aquest mètode ha estat espectacular, la qual cosa es pot constatar en nombrosos experiments de comparació de materials procedents de diverses èpoques [RUSSELL (1974 i

1984); DUVICK (1977)]. Paral·lelament el coneixement de la base genètica responsable de l'heterosi associada a l'encreuament entre línies pures s'ha incrementat des de les primeres hipòtesis fetes per SHULL (1908 i 1909).

Els híbrids es van fer populars gràcies a la seva alta producció i resistència a l'ajagut fins i tot en condicions culturals adver-

ses [STEEL (1978)], juntament amb la seva uniformitat i repetitivitat. Es coneixia però molt poc sobre les causes que feien els híbrids tan productius, especulant-se sobre la influència que la dominància, superdominància i epistàsia hi tenien. Tot el procés es mantenia a un nivell completament pràctic, i es va descobrir ben aviat que en creuar línies no emparentades, i especialment seguint certs patrons heteròtics, s'obtenien resultats molt bons [WU (1939); HAYES i JOHNSON (1939); ECKHARDT i BRYAN (1940); COWAN (1943); MOLL et al. (1962); HOEGEMEYER, (1974)].

Amb el temps el coneixement sobre el mecanisme que controla la producció del blat de moro ha augmentat. En primer lloc hi ha cada dia més evidència que la superdominància es pot descartar [ROBINSON et al. (1949-1955-1956); LINDSEY et al. (1962); GARDNER (1963); MOLL et al. (1964); LANTIN i HALLAUER (1981); STANGLAND et al. (1983)]. També sembla que l'epistàsia intervé molt poc en l'expressió de la producció en poblacions naturals en equilibri [EBERHART et al. (1966); STUBER et al. (1966); STUBER i MOLL (1969); SILVA i HALLAUER (1975)], encara que les anàlisis que inclouen línies pures i els híbrids obtinguts del seu encreuament en poden presentar valors elevats [BAUMAN (1959); GORSLINE (1961); SPRAGUE et al. (1962); STUBER i MOLL (1974); MORENO i DUDLEY (1981)]. Així la causa que queda com a principal responsable de l'heterosi per a producció és la dominància bé parcial o bé total dins de «locus» [HALLAUER i MIRANDA (1981); SMITH (1983); STANGLAND et al. (1983)]. La bona relació lineal entre grau d'heterosi i producció establerta en diversos materials reforçaria aquesta idea [MOLL et al. (1965); HALLAUER i SEARS (1973); GOOD i HALLAUER (1977); SCHNELL (1984)].

Aquesta conclusió ens permet imaginar —com ja va fer KIESELBACH (1922)— una combinació homozigòtica que reunís tots els al·lels dominants; una combinació d'aquest tipus hauria de produir tant com el millor

híbrid. Tot i així, encara que les línies que s'utilitzen avui en dia són més vigoroses i productives que les emprades per obtenir els primers híbrids, són lluny d'acostar-se als híbrids actuals. Sembla que les noves línies pures estan de moment distants d'acumular molts gens dominants per a la producció o bé és que hi ha algun condicionament addicional que limita el valor intrínsec dels homozigots.

Aquesta situació contrasta fortament amb l'evidència que tenim sobre el control de la precocitat. Per a aquest caràcter l'estructura genètica de la variació sembla similar a la de la producció en el sentit que l'heterosi pot ésser atribuïda al resultat de la dominància parcial a molts «loci» [NANDA i CHASE (1967); DANIEL (1973); ROOD i MAJOR (1981)]. Respecte a la precocitat hi ha hagut però un important progrés en l'obtenció de línies, i es disposa en l'actualitat de línies de cicle molt curt i de línies de cicle molt llarg, mentre que com ja s'ha comentat, no disposem encara de línies molt productives. A l'origen del diferent comportament de la precocitat i la producció és probable que hi hagi, a més de la diferent complexitat genètica dels dos caràcters, l'estructura genètica de les varietats de pol·linització lliure en les quals s'han realitzat la major part dels estudis de genètica quantitativa; poblacions que per altra banda són les que han servit d'origen per a l'obtenció de les principals línies de la història del blat de moro.

A través d'aquest treball pretenem revisar dades experimentals pròpies, procedents de l'encreuament entre línies pures públiques, proposant explicacions a la diferència de comportament entre el caràcter precocitat i el caràcter producció. A partir d'aquí es reflexiona també sobre les implicacions que això ha tingut i pot tenir en la millora del blat de moro, ja que la producció és el caràcter més important en la majoria de programes de millora d'aquesta espècie.

MATERIAL I MÈTODES

Es van emprar 74 línies públiques de diversos orígens agrupades en quatre conjunts que feien referència al seu cicle i al tipus de gra (llis o dentat), ja que l'objectiu principal d'aquest experiment era establir la relació entre la distància en el sistema que governa la precocitat i la producció de l'híbrid (CASAÑAS et al., 1985).

Les 74 línies (veure Taules 1 i 2), es van creuar seguint el patró cicle curt-gra llis $\times$ cicle llarg-gra dentat (híbrids del grup $C \times L$) i cicle mitjà-gra llis $\times$ cicle mitjà-gra dentat ($M_1 \times M_2$). No es van realitzar tots els encreuaments possibles com s'observa a les Taules 1 i 2, però se'n van fer un nombre suficient per tenir una àmplia mostra d'híbrids dels dos grups.

L'assaig dels 460 híbrids juntament amb

les 74 línies parentals es va fer a Torrebonica (Vallès Occidental) en condicions de regadiu, i seguint un model de blocs aleatoritzats (20 blocs) amb un representant de cada genotip dintre de cada bloc. La densitat de plantació era de 15.625 plantes/ha.

Durant el desenvolupament de l'experiment es van controlar (a més d'altres que no es consideren aquí) els següents caràcters: 1) Dia de l'emissió de pol·len que permetia calcular els dies des de la sembra fins a la floració masculina; 2) Producció de panotxa, expressada en grams de matèria seca per planta. A partir dels resultats individuals vàrem calcular les mitjanes de cada un dels caràcters per a cada genotip, que són les que es fan servir en la discussió dels resultats.

RESULTATS I DISCUSSIÓ

En les Taules 1, 2, 3 i 4 s'exposen els valors mitjans de producció i precocitat per a tots els genotips (parentals i híbrids) en els grups d'encreuament $C \times L$ i $M_1 \times M_2$. L'ordenació de les línies parentals s'ha fet tenint en compte el seu fenotip per a producció (Taules 1 i 2) i precocitat (Taules 3 i 4). En aquestes Taules s'han assenyalat també els híbrids que es desvien 1s, 2s i 3s de la mitjana general.

Aparentment els dos caràcters semblen comportar-se de la mateixa manera, ja que considerant dominància cap a elevada producció i precocitat, els resultats són completament paral·lels (els híbrids més primerencs o més productius apareixen en la intersecció de línies amb una bona regularitat en la precocitat i producció de les seves descendències). En altres paraules, són línies amb una gran quantitat acumulada de gens dominants per a la producció i la precocitat, la qual cosa

es posa de manifest en l'homogeneïtat de les seves descendències.

Respecte a la producció NC230, F83, F576, SD115, C103, etc. són un bon exemple d'aquestes línies que suposadament tenen acumulats al·lels dominants; respecte a la precocitat totes les línies primerenques són un bon exemple d'aquest fet.

Malgrat que l'experiment no es va dissenyar originàriament per discernir aquestes qüestions i per tant el cicle dels materials emprats interfereix en l'expressió final de la producció, creiem que hi ha alguns fets especialment rellevants en aquesta comparació que fem entre l'herència de la precocitat i la de la producció.

En primer lloc, la mitjana dels valors de producció dels híbrids respecte a la de les línies parentals és extraordinàriament diferent. Hi ha una heterosi mitjana a $C \times L$ i a $M_1 \times M_2$, molt més alta que en la preco-

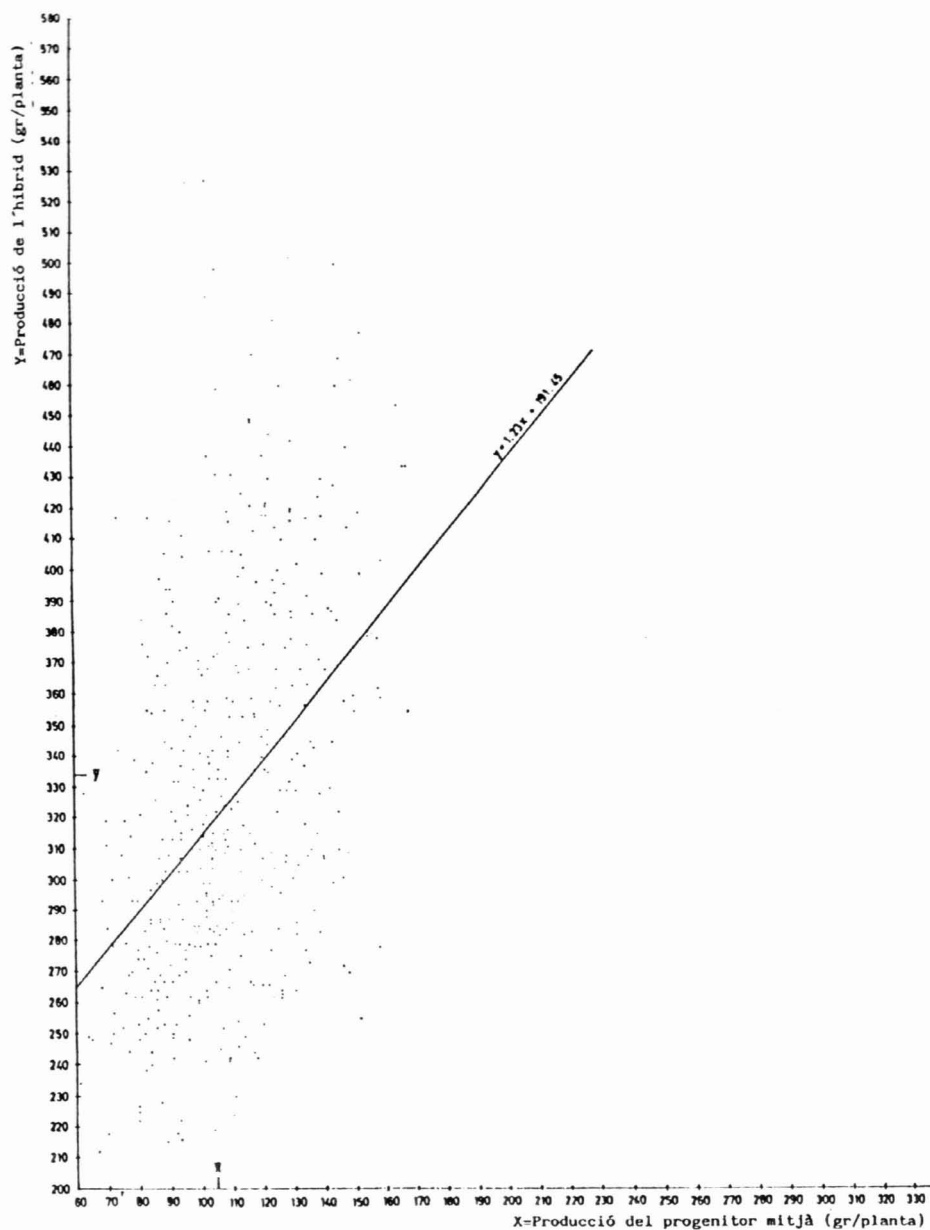


Figura 1. — Distribució dels punts i recta de regressió «producció de l'híbrid-producció del progenitor mitjà».

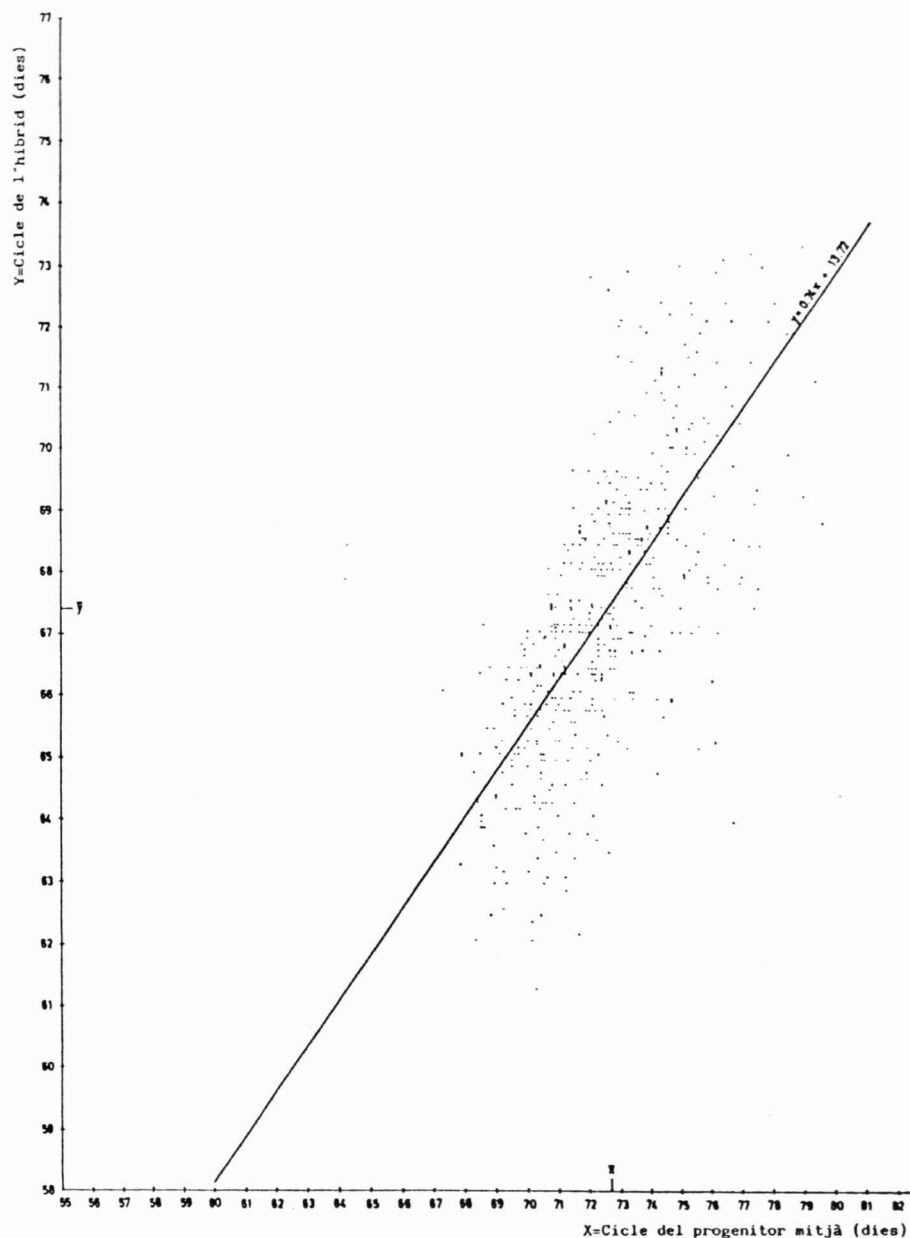


Figura 2. — Distribució dels punts i recta de regressió «cicle de l'híbrid-cicle del progenitor mitjà».

citat (veure la Taula 5 i les Figures 1 i 2). Aquesta diferència en el grau d'heterosi expressat en % d'increment respecte al valor del progenitor mitjà (200% contra 7% en $M_1 \times M_2$) es podria explicar considerant el nombre de «loci» implicats. Probablement un elevat nombre de «loci» afecta la producció, ja que aquest és un caràcter conseqüència de molts altres —ALLARD (1960) assenyala que si més no hi ha 15 grups de gens que hi intervenen—, mentre que per a la precocitat diverses estimacions donen valors entre quatre i cinc [HALLAUER (1965); DANIEL (1973); BONAPARTE (1977)]. Tot i així, a través d'un model d'aquest tipus seria difícil justificar els casos en els quals la producció de l'híbrid fos significativament superior a la suma dels dos parentals (100% d'increment heteròtic respecte al progenitor mitjà). Valors superiors a aquest prestarien suport a la hipòtesi que en les línies pures de blat de moro hi ha quelcom (presumiblement gens detrimentals recessius en homozigosi), que interfereix a través dels processos de desenvolupament en l'expressió de la producció. Aquest és el cas del nostre experiment on s'arriba a valors del 200% d'heterosi (Taula 2).

Un altre aspecte diferencial entre aquests dos caràcters és la relació entre el fenotip de la línia i el presumible nombre d'al·lels dominants que té. En el cas de la precocitat les línies amb un nombre més gran d'al·lels dominants (detectats a través dels seus encreuaments) són les que tenen un fenotip més primerenc (F192, CG8, F196, F7, etc.). Per contra, l'acumulació de gens dominants per a producció no coincideix necessàriament amb un bon fenotip de la línia per aquest caràcter. Per exemple, la NC230 no és una línia gaire productiva. En altres paraules, podem acceptar que l'Aptitud Combinatòria General de les línies per als dos caràcters està associada a la quantitat de gens dominants que tenen, la qual cosa es manifesta en el fenotip pel que fa a la precocitat i en canvi no s'hi manifesta pel que fa a la producció.

Els aspectes diferencials entre precocitat i producció que hem vingut assenyalant fins aquí queden reforçats per la diferent resposta que presenten ambdós caràcters a la consanguinitat forçada en poblacions naturals. En efecte, la consanguinitat influeix molt més la producció que la precocitat [GOOD i HALLAUER (1977)]. Això reforça la idea que ambdós caràcters difereixen essencialment en el fet que en el control de la producció es troben implicats gens detrimentals recessius que no interfereixen amb la precocitat. La presència d'aquests gens detrimentals recessius seria responsable de la ràpida depressió consanguínia, de la diferència de magnitud entre la producció de les línies i els híbrids, i de la manca de correspondència entre el fenotip de la línia i el nombre de gens dominants que té. El fet que els detrimentals recessius emmascarin la resta del genotip quan es troben en homozigosi dificulta seleccionar cap a línies de blat de moro amb molts o pocs gens dominants per a producció. El manteniment de gens detrimentals recessius en poblacions naturals es pot interpretar com un mecanisme destinat a preservar l'al·logàmia. La ràpida depressió consanguínia manifestada en autofecundar poblacions de pol·linització lliure i que arriba fins a la no viabilitat de les plantes [MORENO (1979 i 1980); LIMA, et al. (1984)], seria una conseqüència de la presència d'aquests gens.

Volem remarcar que si aquesta hipòtesi és certa i si el nombre de gens detrimentals implicats no fos gaire elevat, la possibilitat d'obtenir línies pures d'elevada producció s'hauria de reconsiderar. De fet en les matrius d'encreuaments que hem presentat es pot observar que algunes línies (independentment del seu fenotip) tenen una gran quantitat de gens dominants acumulats. Aquestes línies són les que tenen una reconeguda bona A.C.G. L'eliminació dels gens detrimentals s'hauria d'iniciar amb aquests materials que són presumiblement bons en una part important del seu genotip.

L'acceptació del punt de vista aquí expo-

sat implica, com ja han assenyalat alguns autors [SMITH (1984)], un cert criticisme respecte als mètodes emprats fins ara per a l'obtenció de les línies pures, basats en la recerca de grups complementaris que combinin bé i l'obtenció de línies dins d'aquests grups de complementarietat heteròtica. Amb aquest procediment difícilment aconseguirem acumular molts gens dominants en la mateixa línia encara que l'híbrid en pugui tenir molts.

La mescla de poblacions i la neteja dels gens detrimentals a través de cicles de selecció S_1 o S_2 podria ésser un camí a seguir. Potser un camí més lent i no tant espectacular com la hibridació però que podria subministrar a molts països un material homogeni, valuós i constant generació darrera generació.

TAULA 1

RESULTATS DE PRODUCCIÓ MITJANA DE LES LÍNIES I ELS HÍBRIDS EN L'EXPERIMENT
CICLE CURT-GRA LLIS (C) × CICLE LLARG-GRA DENTAT (L)

C	F71 102	F59 98	F212 92	F83 91	F225 80	F215 78	CG14 76	F227 75	F1649 70	F226 69	F228 68	CG8 64	F131 63	F65 54	F7 54	F201 51	F2 50	F196 34	192 32
L																			
B59	198	364	309	358	500***	328.		342	308	318		346	329	328	264		322	367*	321
B73	198		269	322	383*	281		290	277	337		286	303	270	264	283	303	315	
27-Q	163		281	268			338	252	266	242		281	248	265	240	313	294	285	278
51HK89	153	395*		308				312	245	325		359	309	279	219	286	262	313	221
NC232	150			421*				389	431**	353	342				295				251
F570	147		277	265	346		293	254	270	242	294	244	285		240	278	266		
BHMD	141	421*	306	447**		415*			335	372			356	358	355	316		396*	287
Mo15	136			317	405*			294	283	311			367*	277	273	287	279	266	263
B65	128			289				294	261	260		248	262	248	242	272	262	261	252
B84	120		316	390*	493***	325		330	321	341	380*		318	299	287	326	362	292	285
B37	117	376*		405*								270	286	276	258	296	286	263	252
NC230	114			489***	527***			403*	382*	382*	415*		405*	416*	372*		384*	417*	
B57	110			329	298			331	308	252	280		307	274	237	320			
B52	105		264	293					252					221	276		243		
Z1	102		269	346				363		260			334		269		244	265	212
Mo17	89			292	370*			376*	247	250	261		319	299	249	311	283	259	234
B49	72		278																236
CI31A	60		274	300						248					248	309			217

* $> \bar{x} + s$; ** $> \bar{x} + 2s$; *** $> \bar{x} + 3s$

$\bar{x} = 308$; $s = 58$

TAULA 2

RESULTATS DE PRODUCCIÓ MITJANA DE LES LÍNIES I ELS HÍBRIDS EN L'EXPERIMENT
CICLE MITJÀ-GRA LLIS (M_1) $\times$ CICLE MITJÀ-GRA DENTAT (M_2)

M_2	M_1	IUK-22 177	F564 146	F481 134	F576 130	F522 120	F485 120	F483 116	00-11 111	F502 106	4-RE 105	00-79 91	F534 87	F575 86	IUK-5 83	3-RE 81	F208 81	F120 79	0-10 74	F431 68	F64 42
F549	198			434*	453*	280	278	361	378	254		459**	386	329			307	392	358		340
F542	169		378	418*	461**	300	309		418*			502**		306	459**	361	309	397	402*	396	390
A632	166		379	355	413*	362	299	368		310		329	262	295	386		296	355		283	291
F546	157	355	399*	469**	428*	283				304		389	344	349	437*		300		399*	398	341
A639	149		440*	388	430*	273	363	367	363	307		419*	355	312	449*		331			311	255
M14	140	403*	345	315	344	263	377				357	386	253	310	369	397	230	322		342	342
F497	139	359		386	375	301	384		392	312		383	302	275	406*		286	379		311	322
C103	130	477**	410*		415*	414*	481**	443*	417*	352	470**		339		333	459**	266				298
SD115	124		416*	442*	410*	430*	418*	376	412*	400*		406*	282	310	377		274	320			355
WF9	122	301	357	375	356	336			358	294	307	326		283	298		279	366		351	282
A641	114	271	387	267	390	266	243		367	293		437*		371			287		303	313	313
B65	101	399*		354	374	357		419*	335	314		324	306	337		358	267	394	336		298
Oh43	99	424*		420*	342	224		324	322	339	368	410*	215	292	389	385	252	354			246
IUK-07	97		266		317	333	315	347	292	290			217	278			215	283		278	218
A619	85		282	286	322	333	338	317	284	279		313	228	263	353		240	268		278	248
F113	81	392	425*		430*	313		350	375	314			286	243					266	307	277
W64A	79	332	345		372	304	309		270	269	302	338	271	255		292	225	339	269		289
F230	57		355	302	374	302	350	366	308	250		341	256	278	318		196	293		328	226

* $> \bar{x} + s$; ** $> \bar{x} + 2s$

$\bar{x} = 338$; $s = 60$

TAULA 3

RESULTATS DEL NOMBRE MITJÀ DE DIES FINS A L'EMISSIÓ DE POL·LEN (CICLE),
DE LES LÍNIES I ELS HÍBRIDS,
EN L'EXPERIMENT CICLE CURT-GRA LLIS (C) × CICLE LLARG-GRA DENTAT (L)

L	C	CG8	F201	F192	F7	F196	F226	F2	F71	F65	CG14	F227	F212	F131	F225	F215	F1649	F228	F59	F83
		59,6	60	60,7	60,9	61,1	61,1	62,2	62,8	63,4	64,2	64,2	64,7	64,8	64,9	65	65	66,4	66,8	68,5
Mo17	76		65,1	62,1**	64,3*	65,1	64,1*	65,2		64,9		66,8	66,2	65,7			67,1	66,4		66,5
Mo15	77,1		66,4	62,5*	63,6*	63,5*	64,4	65,7		63,2*		67,7	66,4	66,7			67,5			67,2
F570	77,2	64,8	64*		65,5		64,3*	65,1			67	66,1	66,4	67,2			67,2	67,6	68,6	66,8
B37	77,8	63,9*	66,5	63,2*	65,9	66,3		66,7	66,1	66,2				66,5						68,7
B73	79,1	64,8	65		65,9	65,7	65,3	65,9		65,3		66,1	67,1	67,2	65,2		67,2		69,4	66,8
51HK89	79,6	64,6	65,1	62,1**	64,4	63,9	65,3	64,6	66	63,8*		64,7	66	66,6			68,3			
Z1	80			61,3**	65,3	65	64,2*	64,1*				65	66,4	66,4					67	
B65	80,1	64,2*	63,8*	63,4*	65,8	63,7	65	66,6		63,4*		66,5	66,9	66,3			65,8			
B57	80,4		66,4		63*		64,3*			64,7		66,3	68	68			68,1	68,6		68,8
B84	81		66,5	63,1*	64,3*	65,3	65	65,6		63,8*		65,7	66,7	67,5	66,5		67	69,6	69,1	67,1
27-Q	81,5	65,1	67	65,9	68	66,5	66,9	68,2		65,8	70,5	66,8	69	72,2			69,1		69,5	
B1MD	81,9		67,5	65,8	66,5	67,5	67,2		68,9	67,5			68,7	73		69,1	68,2		71,3	
B59	82	64,5		62,9*	65,8	66	65,2	65,8	67	64,6		66,5	65,2	67,1		66,1	67,1		69,1	68,6
NC230	84,5				67,4	69,5	67,2	68,7		68,6		68,8	69,1	69,7			69	72,5		68,2
B49	84,6			63,5*															69,6	
NC232	84,8			66	68,8		67,3					69,5	70,3				70,6	68,2		
CI31A	88		68,2	64,8	66,8		67,7						67,8						71,5	
B52	90,5				65,2			65,3		64*			67,8				68,5		70	

* < $\bar{x} - s$; ** < $\bar{x} - 2s$

$\bar{x} = 66,4$; $s = 2$

TAULA 4

RESULTATS DEL NOMBRE MITJÀ DE DIES FINS A L'EMISSIÓ DE POL·LEN (CICLE),
DE LES LÍNIES I ELS HÍBRIDS,
EN L'EXPERIMENT CICLE MITJÀ-GRA LLIS (M₁) × CICLE MITJÀ-GRA DENTAT (M₂)

M ₂	M ₁	F64	F431	F208	F481	00-91	F576	F120	F502	F522	F485	F564	F483	IUK-5	F575	00-79	IUK22	3-RE	0-10	4-RE	F534
		66,2	67,7	68,6	69,5	70,1	70,1	70,2	70,7	71,1	71,9	72,3	73,2	73,8	74,8	75,8	76,5	77,7	78,3	78,8	79,5
F113	69,5	63,3	63,9*			66,3	65,2*		64,9*	65,9		65,6*	66,5		66,5		67,2		67,1		65,7
F230	69,8	65,1*	65,5*	65,1*	66	66,5	66,9	65,2*	66,9	66,5	68,1	66,8	67,1	68,7	69,5	68,2					66
IUK-07	71,8	63**	64,2*	62,4**		67,5	67,1	63,5*	66,9	67,5	68,8	65,8	67,3		67,8						67,2
A619	72,4	62,6**	66,5	62,5**	66	67,1	67,2	63,1**	65,6*	66,8	67,2	66,7	68,1	68,1	68,6	67,2					67,9
F546	72,5	65,3*	67	64,7*	67,1		67,7		68,5	68,7		67,2		68,3	68,6	68,7	71,4		70,4		68
A639	72,6	63**	65,8	65,1*	67,2	66,4	68,4		67,2	67,1	70,3	66,4	66,7	67,5	68,6	67,8					66,3
A641	72,6	64,2*	67,1	64,3*	65,8	68,5	68,2		67,3	68,8	68,1	67,5			68,5	68,3	71,3		67,1		
W64A	73,1	65,8		66,1		69,7	69,1	66,4	68,6	67,3	68,1	67,4			72	69,8	70,1	68,1	68,4	72,2	67,1
M14	74,2	65,5*	67,5	64,6*	68,5		69,7	66,4		69,7	69,7	69,2		71	72,5	70,4	72,1	70,6		73,2	70,8
F542	74,2	66,4	67	65*	67,1	67,1	67,5	65,9		69,6	71,6	69,3		68,6	71	70,4		70,5	70,3		
A632	74,5	64,3*	67,7	64,3*	67,1		68,1	63,7*	68,6	73,2	69,3	66,1	69,4	68,2	68,9	67,1					67,9
SD115	74,7	66,5		65,4*	66,5	69	68	65,1*	68,8	69,2	67,9	67,8	68,4	70	68,7	68					68
Oh43	74,8	64,8*		62,2**	67,4	67,2	68,5	66,3	69,4	67			68,8	67,8	72,3	69,1	71,3	69,3		72,2	68,5
F497	75,4	67,2	66,1	64,8*	68,2	69	69,2	66,5	70,7	69,6	70,5			70,9	73,1	70	70,2				67,7
F549	75,7	66		64,1*	68,2	68,7	68,5	65,3*	69,5	71,5	72,1		71,3		70,1	71,7			70,5		69,4
WF9	76,8	68,2	69	65,4*	68,7	69	68,4	66	69,8	69,4		69,4		71,8	72	73	72,5			73,1	
C103	79,5	68,8		68,3		71,1	70,1		71,1	71,6	72,3	68,7	71,5	72,5			72,2	72,1		73,4	71,2
B65	80	69,2		66	68,8	70,8	68,6	67,5	70	70,5			71,1		73,3	75,2	72,5	72	69,3		68,9

* < $\bar{x} - s$; ** < $\bar{x} - 2s$

$\bar{x} = 68,1$; $s = 2,4$

TAULA 5

MITJANES DELS VALORS DELS PROGENITORS MITJANS I ELS HÍBRIDS
A CADA GRUP D'ENCREUAMENTS, PER ALS CARÀCTERS CICLE I PRODUCCIÓ.
GRAU D'HETEROSI EXPRESSAT COM A PERCENTATGE D'INCREMENT
RESPECTE AL VALOR MITJÀ DEL PROGENITOR MITJÀ.

	Progenitors mitjans C×L	Híbrids C×L	Progenitors mitjans M ₁ ×M ₂	Híbrids M ₁ ×M ₂	Progenitors mitjans C×L + M ₁ ×M ₂	Híbrids C×L + M ₁ ×M ₂
Producció mitjana	100.2	308.4	112.7	337.9	107.5	323
Precocitat mitjana	71.9	66.5	73.1	68.2	72.6	67.4
Mitjana del grau d'heterosi per a producció	207.6%		199.8%		200.6%	
Mitjana del grau d'heterosi per a precocitat	7.6%		6.8%		7.2%	

C = Cicle curt-gra llis

L = Cicle llarg-gra dentat

M₁ = Cicle mitjà-gra llisM₂ = Cicle mitjà-gra dentat

AGRAÏMENTS

Aquest assaig va rebre l'ajut de la «Caixa de Pensions de Catalunya i Balears» i de la «Caixa Rural Provincial de Barcelona».

BIBLIOGRAFIA

- ALLARD, R.W. (1960) - *Principles of plant breeding*. Wiley, New York.
- BAUMAN, L.F. (1959) - *Evidence of mon-allelic gene interaction in determining yield, ear eight, and kernel row number in corn*. Agron. Jour. 51:531-534.
- BONAPARTE, E.E.N.A. (1977) - *Diallel analysis of leaf number and duration to mid-silk in maize*. Can. Jour. Genet. Cytol. 19:251-258.
- CASAÑAS, F.; BOSCH, L.; NUEZ, F. (1985) - *Differences in days to flower between in-breds, and grain yield of single crosses among them*. Maize Genetics Cooperation News Letter 59:20.
- COWAN, J.R. (1943) - *The value of double-cross hybrids involving inbreds of similar and diverse origin*. Sci. Agric. 23:287-296.
- DANIEL, L. (1973) - *Biometrical and genetic analysis of flowering time in maize*. Zölsegttermesztési Kutató Intézet Bulletinje 8:114-115.
- DUVICK, D.N. (1977) - *Genetic rates of gain in hybrid maize yields during the past 40 years*. Maydica 22:186-196.
- EBERHART, J.A.; MOLL, R.H.; ROBINSON, H.F.; COCKERHAM, C.C. (1966) - *Epistatic and other genetic variances in two varieties of maize*. Crop Sci. 6:275-280.
- ECKHARDT, R.C.; BRYAN, A.A. (1940) - *Effect of method of combining the four inbred lines of a double-cross of maize upon the yield and variability of the resulting double-crosses*. J. Am. Soc. Agron. 32:347-353.
- GARDNER, C.O. (1963) - *Estimates of genetic parameters in cross-fertilized plants and their implications in plant breeding*. A W.D. Hanson i H.F. Robinson, editors, Statistical Genetics and Plant Breeding. Nas-NCR. p.p. 225-252.
- GOOD, R.L.; HALLAUER, A.R. (1977) - *Inbreeding depression in maize by selfing and full-sibbing*. Crop Sci. 17:935-940.
- GORSLINE, G.W. (1961) - *Phenotypic epistasis for ten quantitative characters in maize*. Crop Sci. 1:55-58.
- HALLAUER, A.R. (1965) - *Inheritance of flowering in maize*. Genetics 52: 129-137.
- HALLAUER, A.R.; MIRANDA, F.O. (1981) - *Quantitative genetics in maize breeding*. Iowa State Univ. Press.
- HALLAUER, A.R.; SEARS, J.H. (1973) - *Changes in quantitative traits associated with inbreeding in a synthetic variety of maize*. Crop Sci. 13:327-330.
- HAYES, H.K.; JOHNSON O.J. (1939) - *The breeding of improved selfed lines of corn*. J. Am. Soc. Agron. 31:710-724.
- HOEGEMEYER, T.C. (1974) - *Selection among and within full-sib families for the development of single crosses in maize (Zea mays L.)*. Ph. D. dissertation. Iowa State Univ. Ames, Iowa.

- KIESSELBACH, T.A. (1922) - *Corn investigations*. Nebraska Agric. Exp. Stn. Res. Bull. 20:5-151.
- LANTIN, M.M.; HALLAUER, A.R. (1981) - *Response to reciprocal fullsib and mass selection in corn (Zea mays L.)*. Proc. Iowa Acad. Sci. 88:172-178.
- LIMA, M.; MIRANDA, J.B.; BOLLER, P. (1984) - *Inbreeding depression in brazilian populations of maize (Zea mays L.)*. Maydica 29:203-217.
- LINDSEY, M.F.; LONNQUIST, J.H.; GARDNER, C.O. (1962) - *Estimates of genetic variance in open-pollinated varieties of Corn-belt corn*. Crop Sci. 2:105-108.
- MOLL, R.H.; LINDSEY, M.F.; ROBINSON, H.F. (1964) - *Estimates of genetic variance and level of dominance in maize*. Genetics 49:411-423.
- MOLL, R.H.; SALHUANA, W.S.; ROBINSON, H.F. (1962) - *Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize*. Crop. Sci. 2:197-198.
- MOLL, R.H.; LONNQUIST, J.H.; VELEZ FORTUNO, J.; JOHNSON, E.C. (1965) - *The relationship of heterosis and genetic divergence in maize*. Genetics 52:139-144.
- MORENO, J. (1979) - *Objetivos del programa de mejora genética de maíces adaptados a zonas húmedas*. Simposio sobre mejora genética de maíz. Mabegondo.
- MORENO, J. (1980) - *Variétés de Maïs adaptées au Nord-ouest de l'Espagne*. Phosphore et Agriculture. 80:55-62.
- MORENO, J.; DUDLEY, J.W. (1981) - *Epistasis in related and unrelated maize hybrids determined by three methods*. Crop Sci. 21:644-651.
- NANDA, D.K.; CHASE, S.S. (1967) - *Inheritance of leaf number, anthesis, and plant height in maize*. Agron. Abstr. 15 Madison.
- ROBINSON, H.F.; COMSTOCK, R.E.; HARVEY, P.H. (1949) - *Estimate of heretability and degree of dominance in corn*. Agron. Jour. 41:353-359.
- ROBINSON, H.F.; COMSTOCK, R.E.; HARVEY, P.H. (1955) - *Genetic variation in open-pollinated varieties of corn*. Genetics 40:45-60.
- ROBINSON, H.F.; COMSTOCK, R.E.; HARVEY, P.H. (1956) - *Dominance versus overdominance: evidence from crosses between open pollinated varieties of maize*. Am. Nat. 90.
- ROOD, S.B.; MAJOR, D.J. (1981) - *Inheritance of tillering and flowering-time in early maturing maize*. Crop Sci. 21:875-878.
- RUSSELL, W.A. (1974) - *Comparative performance of maize hybrids representing different eras of maize breeding*. Twenty-ninth Annual Corn and Sorghum Res. Conf., 29:81-101.
- RUSSELL, W.A. (1984) - *Agronomic performance of maize cultivars representing different eras of breeding*. Maydica 29:375-390.
- SCHNELL, F.W. (1984) - *A source of bias in estimating heterozygosity-performance relationships from back-cross-derivatives in maize*. Maydica 29:409-417.
- SHULL, G.H. (1908) - *The composition of a field of maize*. Am. Breed. Assoc. Report 4:296-301.
- SHULL, G.H. (1909) - *A pure line method of corn breeding*. Am. Breed. Assoc. Report 5:51-59.
- SILVA, J.C.; HALLAUER, A.R. (1975) - *Estimation of epistatic variance in Iowa Stiff Stalk Synthetic maize*. Jour. Hered. 66:290-296.
- SMITH, O.S. (1983) - *Evaluation of recurrent selection in BSSS, BSCB1, and BS13 maize populations*. Crop Sci. 23:35-46.

- SMITH, O.S. (1984) - *Comparison of effects of reciprocal recurrent selection in the BSSS (R), BSCB1 (R), and BS6 populations*. Maydica 29:1-8.
- SPRAGUE, G.F.; RUSSELL, W.A.; PENNY, L.H.; HORNER, T.W.; HANSON, W.D. (1962) - *Effects of epistasis on grain yield in maize*. Crop. Sci. 2:205-208.
- STANGLAND, G.R.; RUSSELL, W.A.; SMITH, O.S. (1983) - *Evaluation of the performance and combining ability of selected lines derived from improved maize population*. Crop. Sci. 23:647-651.
- STEEL, L. (1978) - *The hybrid Corn Industry in the United States*. In D.B. Walden ed. Corn breeding and genetics. John Wiley and Sons. New York. p.p..
- STUBER, C.W.; MOLL, R.H. (1969) - *Epistasis in maize. I. F_1 hybrids and their S_1 progeny*. Crop Sci. 9:124-127.
- STUBER, C.W.; MOLL, R.H. (1974) - *Epistasis in maize. IV Crosses among lines selected for superior intervariety single cross performances*. Crop Sci. 14:314-317.
- STUBER, C.W.; MOLL, R.H.; HANSON, W.D. (1966) - *Genetic variances and interrelationships of six traits in a hybrid population of zea mays*. Crop Sci. 6:455-458.
- WU, S.K. (1939) - *The relationship between the origin of selfed lines and their value in hybrid combinations*. J. Am. Soc. Agron. 31:131-140.