

Bioagro 29(2): 83-94. 2017

EPISTASIS PARA PRODUCCIÓN DE GRANOS Y CARACTERES DE LA PLANTA EN UNA POBLACIÓN DE MAÍZ TROPICAL

Rubén J. Silva Díaz¹, Pedro J. García Mendoza², Diego Velásquez Faleiro y Silva³
y Cláudio Lopes de Souza Junior⁴

RESUMEN

En maíz, estudios sobre la importancia de la epistasia en la herencia de caracteres cuantitativos han mostrado resultados contradictorios; por lo tanto, es de gran relevancia determinar la influencia de los efectos epistáticos involucrados en la herencia de esos caracteres en el cultivo. En tal sentido, esta investigación fue desarrollada para (a) detectar la presencia de epistasia, (b) confirmar la importancia de la interacción epistasia por ambientes y (c) estimar los efectos epistáticos en plantas F_2 para producción de granos y caracteres de la planta utilizando el diseño triple *test cross* en una población de maíz tropical formada a partir de dos líneas genéticamente divergentes. Cien progenies $F_{2,3}$ retrocruzadas a ambas líneas parentales y a la F_1 fueron evaluadas en once ambientes. La epistasia fue detectada para todos los caracteres, con excepción del acame total. Para producción de granos, altura de planta e intervalo entre florecimientos la epistasia del tipo aditiva x dominante y/o dominante x dominante fue más importante que la epistasia aditiva x aditiva; mientras, para altura de mazorca, posición relativa de la mazorca y floración masculina y femenina, ambos tipos de epistasia fueron importantes. La interacción epistasia con ambientes fue significativa para la floración femenina e intervalo entre florecimientos. Fueron identificados efectos epistáticos no-unidireccionales significativos en plantas F_2 para todos los caracteres. Los resultados sugieren que, en la población estudiada, la epistasia constituye un componente importante de la varianza genética; por consiguiente, el modelo aditivo dominante no es suficiente para describir la variación genética de los caracteres estudiados.

Palabras clave adicionales: Caracteres cuantitativos, interacciones no alélicas, triple *test cross*, *Zea mays*

ABSTRACT

Epistasis for grain yield and plant traits in a tropical maize population

In maize, studies on the importance of epistasis in the inheritance of quantitative traits have shown contradictory results; therefore, it is of great importance to determine the influence of epistatic effects involved in the inheritance of these characters in the crop. Thus, this research was conducted to (a) verify the presence of epistasis, (b) to verify the importance of epistasis by environment interaction and (c) to estimate epistatic effects in plants F_2 for grain yield and plant traits using the triple test cross design in a tropical maize population developed from two inbred lines genetically divergent. One hundred $F_{2,3}$ progenies backcrossed to both parental lines and F_1 were evaluated in eleven environments. Epistasis was detected for all traits, except for root and stalk lodging. For grain yield, plant height and anthesis-silking interval the additive x dominance and/or dominance x dominance epistasis were more important than additive x additive epistasis; however, for ear height, ear placement, days to anthesis and days to silk emergence, both types of epistasis were important. Epistasis by environment interaction was significant for days to silk emergence and anthesis-silking interval. Significant epistatic non-unidirectional effects were identified in F_2 plants for all traits. The results suggest that, in the studied population, epistasis is an important component of genetic variance; therefore, the dominant additive model is not sufficient to describe the genetic variation of the studied traits.

Additional key words: Non allelic interactions, triple test cross, quantitative traits, *Zea mays*

Recibido: Marzo 25, 2016

Aceptado: Diciembre 15, 2016

¹ Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, INIA-Guárico, Valle de la Pascua, estado Guárico, Venezuela.

e-mail: rjsilva@inia.gob.ve

² Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, INIA-Portuguesa, Araure, estado Portuguesa, Venezuela.

e-mail: pgarcia@inia.gob.ve

³ Syngenta Semillas Ltda., Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. e-mail: diego_velasquez.silva@syngenta.com.

⁴ Universidad de São Paulo, Escuela Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, São Paulo, Brasil.

e-mail: clsouza@usp.br

INTRODUCCIÓN

Las interacciones inter-génicas o no-alélicas, conocidas como epistasis, son aquellas que se producen cuando el efecto del alelo de un locus enmascara el efecto del alelo de otro locus, o sea, es la interacción entre genes donde un gen interfiere en la expresión fenotípica de otro gen. El desarrollo y la importancia de la epistasis en los procesos evolutivos de las especies y en el mejoramiento genético de plantas han sido discutidos desde el inicio de los estudios en genética. Para caracteres de importancia económica en varios cultivos, incluyendo el maíz, la presencia de la epistasis ha sido relatada, indicando que ella desempeña un papel importante en la herencia de caracteres cuantitativos (Saleem et al., 2005; Zafar et al., 2008; Barona et al., 2012). Sin embargo, algunas investigaciones realizadas en maíz han señalado que la epistasis no constituye un componente importante en la varianza genética de caracteres cuantitativos complejos (Hinze y Lamkey, 2003; Yu y Bernardo, 2004; Mihaljevic et al., 2005). La mayoría de los estudios de herencia de los caracteres cuantitativos considera apenas los efectos aditivos y de dominancia en los modelos genético-estadísticos y no toman en cuenta la epistasis por juzgarla un fenómeno raro y de poca importancia, aunque los estudios no proporcionen una prueba válida para tal suposición (Kearsey y Jinks, 1968). El grado de importancia atribuido a los efectos epistáticos parece ser perjudicado por el tipo de abordaje experimental y modelo genético utilizado (Stubber y Moll, 1971). Otro motivo por el cual la epistasis ha sido poco considerada es la gran complejidad asociada a los modelos genéticos cuando en ellos se incluyen los efectos epistáticos, elevando el grado de dificultad en los análisis genético-estadísticos, además de las complejidades generadas en el manejo de los experimentos. Sin embargo la principal causa de desestimar la epistasis está en la multicolinealidad existente entre los coeficientes de las varianzas epistáticas y de las varianzas aditiva y dominante, lo que dificulta la estimación de los componentes de la varianza genética de manera aislada (Bernardo, 2002). No obstante, la falta de capacidad de estimar los componentes de la varianza genética epistática no implica la ausencia de ellos, o su pequeña importancia en la herencia de los caracteres cuantitativos (Hallauer, 2007).

La gran implicación de la epistasis en los programas de mejoramiento genético de plantas reside en el hecho que, en su presencia, los estimados de los componentes de la varianza genética aditiva y de dominancia quedan sesgados, lo que resulta en interpretaciones incorrectas en los estimados de parámetros genéticos importantes, como el coeficiente de heredabilidad y la respuesta esperada con la selección (Eta-Ndu y Openshaw, 1999). La epistasis como importante base genética de caracteres complejos ha sido sugerida en estudios de genética cuantitativa clásica así como en recientes estudios de mapeamiento de QTL (Bocianowski, 2014), en los que se consideran componentes del rendimiento tales como caracteres relacionados a la forma del grano (Liu et al., 2014; Zhang et al., 2014; Jiang et al., 2015). Metodologías biométricas tales como el análisis de medias generacionales (Mather y Jinks, 1971), análisis trialelo y cuadrialelos (Rawlings y Cockerham, 1962a; 1962b) y el método triple *test cross* TTC (Kearsey y Jinks, 1968) proporcionan información acerca de todos los tipos de componentes de la varianza genética. Estudios en los que se utilizó el método TTC, en diversos cultivos, han permitido analizar la arquitectura genética y detectar la presencia de epistasis en caracteres de importancia agronómica (Bhatti et al., 2006; Moreto et al., 2011; Barona et al., 2012). El método TTC desarrollado como una extensión del diseño III de Comstock y Robinson (1952) es aplicable a cualquier población independiente de su sistema reproductivo y de su frecuencia alélica y genotípica. En ausencia de epistasis, el método proporciona estimados de la varianza aditiva y de dominancia con igual precisión y en este caso, el modelo aditivo-dominante es suficiente para describir la variación genética de esos caracteres.

En maíz, el TTC ha sido utilizado para detectar la presencia de la epistasis, pero las investigaciones no han presentado resultados conclusivos al respecto de la importancia de los efectos epistáticos sobre los diversos caracteres evaluados. Por lo tanto, es necesaria la obtención de mayor información que posibilite un mejor entendimiento de la herencia de esos caracteres, principalmente en germoplasma de origen tropical, donde la información disponible es limitada. Por consiguiente, los objetivos de este estudio fueron (a) detectar los efectos epistáticos para la producción de granos y algunos caracteres

morfológicos de la planta en maíz, utilizando el diseño TTC; (b) verificar la importancia de la interacción epistasia con ambientes y (c) detectar los efectos epistáticos en cada genotipo F_2 para esos caracteres.

MATERIALES Y MÉTODOS

En este estudio fueron utilizadas las líneas endogámicas L-08-05F y L-38-05D, ambas desarrolladas por el programa de mejoramiento de maíz del departamento de genética de la Escuela Superior de Agricultura Luíz de Queiroz (ESALQ) de la Universidad de São Paulo (USP). Estas líneas son divergentes para diversos caracteres de importancia agronómica, pertenecen a grupos heteróticos distintos y presentan buena capacidad de combinación. La línea L-08-05F presenta granos duros de coloración anaranjada y fue extraída de la población IG-1 (Santos et al., 2005). La línea L-38-05D presenta granos dentados de coloración amarilla y fue extraída de un híbrido simple (Aguiar et al., 2003).

Plantas de la generación F_1 , provenientes del cruzamiento entre las líneas endogámicas L-08-05F (L_1) y L-38-05D (L_2), fueron autofecundadas, generando la población F_2 . Una muestra de 100 plantas de la población F_2 fue autofecundada, dando origen a 100 progenies $F_{2,3}$. Las progenies $F_{2,3}$ fueron retrocruzadas con ambas líneas progenitoras y con la generación F_1 , generando 300 progenies de retrocruzamientos, según el diseño TTC. Las progenies de retrocruzamientos fueron obtenidas en tres campos aislados de despanojamiento, en el año agrícola 2007-2008. Las progenies $F_{2,3}$ fueron utilizadas como hembras, y ambas líneas progenitoras y la generación F_1 como machos, usando una relación hembras/macho 3:1.

Las 300 progenies de retrocruzamiento fueron evaluadas en los años agrícolas 2008-2009 y 2009-2010 en tres localidades diferentes en el municipio de Piracicaba - SP, y en dos épocas de siembra. Dos localidades situadas en la Estación Experimental Anhembi (22° 50' S; 48° 01' W) y otra en la Estación Experimental Caterpillar (22° 43' S; 47° 36' W), del Departamento de Genética de la Escuela Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" (ESALQ/USP). La primera época correspondió a la temporada habitual de siembra comercial del cultivo en cada localidad, mientras la segunda época de siembra se realizó por lo

menos 30 días después de la primera. La combinación de cada año, localidad y época de siembra fue considerada como un ambiente distinto, totalizando 11 ambientes de evaluación, una vez que, para el año 2009-2010, en la localidad Anhembi II fue sembrado sólo un experimento en la primera época. El manejo agronómico de los experimentos fue el recomendado para el cultivo en cada localidad.

Las 300 progenies provenientes de los tres retrocruzamientos fueron sembradas en un mismo experimento, utilizando el diseño experimental alfa-látice 15 x 20, en esquema factorial con dos factores y dos repeticiones por ambiente. En ese esquema, un factor correspondió a las progenies de retrocruzamiento, referentes a la i -ésima planta F_2 (con i variando de 1 a 100), en cuanto el otro, a las generaciones de retrocruzamientos, referentes al l -ésimo progenitor o generación F_1 (con l variando de 1 a 3). Cada parcela estuvo constituida de una hilera de 4,0 m, sembrada con 40 semillas; después de 30 días, se realizó el entresaque, quedando 20 plantas en la parcela. El espaciamiento fue de 0,20 m entre plantas y 0,80 m entre parcelas (≈ 62.500 plantas·ha⁻¹). Fueron evaluados los caracteres producción de granos (PG) ajustado al 15% de humedad, porcentaje de acame de raíz y de tallo (ART), floración masculina (FM) y femenina (FF), intervalo entre florecimientos (IF) como la diferencia entre FF y FM, alturas de la planta (AP) y de la mazorca (AM), y la posición relativa de la mazorca (PRM) como el cociente entre AM/AP. El número total de plantas de la parcela fue utilizado como co-variable para el análisis de los datos de la producción de granos y acame total. Los caracteres PG y ART fueron evaluados en los 11 ambientes, y los demás caracteres en 10 ambientes. Los análisis de varianza conjunta fueron realizados utilizando las medias ajustadas de las progenies de retrocruzamientos y los cuadrados medios de los errores efectivos de cada experimento, usando el modelo:

$$Y_{ijklm} = \mu + p_i + e_m + r_{j(m)} + b_{k(jm)} + (pe)_{lm} + g_l + (pg)_{li} + (ge)_{lm} + (pge)_{ilm} + \bar{e}_{ijklm}$$

donde Y_{ijklm} : se refiere al valor observado de la i -ésima progenie, en la j -ésima repetición, en el k -ésimo bloque, en la l -ésima generación de retrocruzamientos del m -ésimo ambiente; μ : es el efecto de la media general; p_i : es el efecto aleatorio de las progenies, con $i = 1, 2, \dots, 100$; e_m : es el efecto aleatorio del ambiente, con $m = 1, 2, \dots, 11$; $r_{j(m)}$ es el efecto aleatorio de la repetición

j en el ambiente m , con $j = 1, 2$; $b_{k(jm)}$; es el efecto aleatorio del bloque k dentro de la repetición j del ambiente m , con $k = 1, 2, \dots, 20$; $(pe)_{im}$: es el efecto aleatorio de la interacción entre la progenie i con el ambiente m ; g_l : es el efecto fijo de la generación de retrocruzamientos l , con $l = 1, 2, 3$; $(pg)_{il}$: es el efecto aleatorio de la interacción entre la progenie i con la generación de retrocruzamiento l ; $(ge)_{lm}$: es el efecto aleatorio de la interacción entre la generación de retrocruzamientos l con el ambiente m ; $(pge)_{ilm}$: es el efecto aleatorio de la interacción entre la progenie i con la generación de retrocruzamientos l en el ambiente m ; $\bar{\epsilon}_{ijklm}$: es el error medio efectivo. Todas las fuentes de variación excepto la media general y la fuente generaciones de retrocruzamiento fueron consideradas de efectos aleatorios. La prueba de F aproximada por Satterthwaite (1946) fue utilizada para probar la fuente de variación generación de retrocruzamientos y sus respectivos desdoblamientos, en virtud que se deben hacer combinaciones lineales de los cuadrados medios a fin de obtener los estadísticos de prueba F apropiados para estas fuentes.

Estimados de efectos epistáticos. En el análisis de la varianza conjunta del diseño TTC, las fuentes de variación generaciones de retrocruzamiento (G_{RC}) y las interacciones generaciones de retrocruzamiento por ambientes ($G_{RC} \times E$), progenies por generaciones de retrocruzamiento ($P \times G_{RC}$) y generaciones de retrocruzamiento por progenies por ambientes ($G_{RC} \times P \times E$) fueron descompuestas para probar la epistasis. La suma de cuadrados de la fuente de variación generación de retrocruzamiento fue descompuesta en dos contrastes ortogonales: (G_{RC1} vs G_{RC2}) y ($G_{RC1} + G_{RC2} - 2G_{RC3}$), denominados C_1 y C_2 , respectivamente. El contraste C_2 prueba la epistasis del tipo aditiva x aditiva (Ep_{aa}), siendo el mismo igual a cero en ausencia de ese tipo de epistasis y diferente de cero si la epistasis está presente (Kearsey y Jinks, 1968). La suma de cuadrados de la fuente de variación progenies por generaciones de retrocruzamiento fue también desdoblada en dos contrastes ortogonales $P \times C_1$ y $P \times C_2$, de los cuales el primero prueba la variación de los efectos de dominancia y el segundo los efectos epistáticos aditivo x dominante y/o dominante x dominante (Ep_{ad+dd}). La sumatoria de la suma de cuadrados de las

fuentes de variación, ($G_{RC1} + G_{RC2} - 2G_{RC3}$) y ($P \times C_2$), fue calculada para obtener la suma de cuadrados de la epistasis total (SQ_{ET}). A partir de la suma de cuadrados de las fuentes de variación que estiman la interacción entre los efectos epistáticos aditivo x aditivo y los ambientes ($C_2 \times E$) y entre los efectos epistáticos aditivo x dominante y/o dominante x dominante con ambientes ($P \times C_2 \times E$) se obtuvo la suma de cuadrados de la interacción entre los efectos epistáticos totales con ambiente ($SQ_{ET \times E}$). Para probar la significancia de la epistasis aditiva x aditiva, la epistasis aditiva x dominante y/o dominante x dominante y, la epistasis total, fueron utilizados respectivamente las siguientes pruebas de F :

$$F_{(Ep_{aa})} = QM_{C_2} / (QM_{C_2 \times E} + QM_{P \times C_2} - QM_{P \times C_2 \times E})$$

$$F_{(Ep_{ad+dd})} = QM_{P \times C_2} / QM_{Error Medio Efectivo}$$

$$F_{(ET)} = QM_{ET} / QM_{Error Medio Efectivo}$$

donde QM_{C_2} es el cuadrado medio del contraste C_2 ; $QM_{C_2 \times E}$ es el cuadrado medio de la interacción del contraste C_2 con ambientes, $QM_{P \times C_2}$ es el cuadrado medio de la interacción entre las progenies con el contraste C_2 y $QM_{P \times C_2 \times E}$ el cuadrado medio de la interacción triple entre las progenies con el contraste C_2 con ambientes. En las pruebas de F de la epistasis aditiva x dominante y/o dominante x dominante y de la epistasis total, se utilizó, como denominador apropiado, el cuadrado medio del error medio efectivo, ya que los cuadrados medios de la interacción ($P \times C_2 \times E$) y de la epistasis total con ambientes no fueron significativos. También las pruebas de F para cada una de las interacciones entre los efectos epistáticos con ambientes fueron calculadas por:

$$F_{(Ep_{aa \times E})} = QM_{C_2 \times E} / QM_{Error Medio Efectivo}$$

$$F_{(Ep_{ad+dd \times E})} = QM_{P \times C_2 \times E} / QM_{Error Medio Efectivo}$$

$$F_{(ET \times E)} = QM_{ET \times E} / QM_{Error Medio Efectivo}$$

En la prueba de F entre la epistasis aditiva con ambientes, fue utilizado, como denominador apropiado, el cuadrado medio del error medio efectivo, ya que el cuadrado medio de la interacción ($P \times C_2 \times E$) no fue significativo. Los contrastes ortogonales, ($G_{RC1} + G_{RC2} - 2G_{RC3}$) y ($P \times C_2$), obtenidos en los análisis de la varianza, que proporcionan las sumas de cuadrados necesarias para probar, respectivamente, los efectos de la

epistasia aditiva x aditiva y de la epistasia aditiva x dominante y/o dominante x dominante, corresponden a los contrastes propuestos por Kearsley y Pooni (1998).

La estimación de los efectos epistáticos en plantas F_2 se realizó una vez confirmada la presencia de la epistasia por los análisis de varianza del diseño TTC realizado para los diferentes caracteres. Los efectos epistáticos (EE_i) fueron estimados para la i -ésima planta F_2 , conforme lo sugerido por Kearsley y Jinks (1968), utilizando el siguiente contraste: ($EE_i = \bar{G}_{RC1_i} + \bar{G}_{RC2_i} - 2\bar{G}_{RC3_i}$), donde EE_i es el efecto epistático de la i -ésima planta F_2 , siendo igual a cero en la ausencia de epistasia y diferente de cero en la presencia de esta; \bar{G}_{RC1_i} , \bar{G}_{RC2_i} y \bar{G}_{RC3_i} se refieren a la media general del retrocruzamiento de la i -ésima planta F_2 para el progenitor L_1 (L-08-05F), para el progenitor L_2 (L-38-05D) y para la generación F_1 (L-08-05F x L-38-05D), respectivamente.

La significancia de la epistasia al nivel de plantas F_2 fue obtenida por la prueba de t según Eta-Ndu y Openshaw (1999) y calculada por:

$$t_i = \frac{|\bar{G}_{RC1_i} + \bar{G}_{RC2_i} - 2\bar{G}_{RC3_i}|}{\sqrt{\frac{6QM_{\bar{\epsilon}}}{JL}}}$$

donde t_i es la prueba de t de dos colas para la i -ésima planta F_2 , el numerador de la ecuación es el valor absoluto del efecto epistático (EE_i) de la i -ésima planta F_2 , ($QM_{\bar{\epsilon}}$) es el cuadrado medio del error medio efectivo, δ es la sumatoria de los coeficientes al cuadrado del efecto epistático, J es el número de repeticiones y L , el número de ambientes.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados, por medio del programa computacional SAS versión 8.2 (Cary, NC, USA).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de varianza combinado detectó diferencias significativas ($P \leq 0,01$) para ambientes, progenies y para las interacciones entre progenies por ambientes y progenies por generaciones de retrocruzamientos, para todos los caracteres. Tales resultados indicaron, la presencia de variabilidad entre los ambientes de evaluación, variabilidad

genética entre las progenies, y que las progenies presentaron comportamiento diferencial tanto entre los ambientes de evaluación como entre las generaciones de retrocruzamientos, respectivamente (Cuadro 1).

La fuente de variación de generaciones de retrocruzamiento fue significativa ($P \leq 0,01$ ó $P \leq 0,05$) para todos los caracteres, excepto para la altura de la mazorca, y mostró que hubo diferencias entre las medias de las generaciones de retrocruzamientos. El contraste 1, (G_{RC1} vs G_{RC2}), fue altamente significativo ($P \leq 0,01$) para los caracteres ART, FM, IF, AP y PRM, indicando diferencias entre las medias de las generaciones de retrocruzamientos uno y dos para esos caracteres. El contraste 2 ($G_{RC1} + G_{RC2} - 2G_{RC3}$) presentó diferencias significativas para los caracteres FM, FF, AM y PRM, mostrando que la media de los dos progenitores fue diferente de la media de la F_1 para dichos caracteres. La fuente de variación de generaciones de retrocruzamiento por ambientes presentó diferencias significativas ($P \leq 0,01$) en todos los caracteres, indicando que el desempeño de las generaciones de retrocruzamientos no fue constante en los ambientes de evaluación. La interacción del contraste C_1 con ambientes fue significativa para todos los caracteres, indicando que las diferencias en comportamiento entre las generaciones de retrocruzamientos uno y dos no se mantuvieron constantes en los ambientes de evaluación; la interacción del contraste C_2 con ambientes fue no significativa para todos los caracteres, mostrando que la diferencias entre la media de los dos progenitores y la media de la F_1 se mantuvo en todos los ambientes. La interacción entre progenies y los contrastes C_1 y C_2 fueron significativas para todos los caracteres, excepto para ART en la interacción ($P \times C_2$), indicando que los desvíos de C_1 y C_2 no fueron constantes entre las progenies. La interacción triple entre progenies, generaciones de retrocruzamiento y ambientes fue no significativa para todos los caracteres, mostrando que la interacción de progenies por generaciones de retrocruzamiento se mantuvo constante en los diversos ambientes. También las fuentes de variación ($P \times C_1 \times E$) y ($P \times C_2 \times E$) presentaron diferencias no significativas para todos los caracteres, excepto la interacción ($P \times C_2 \times E$) para FF y IF, indicando que las interacciones ($P \times C_1$) y ($P \times C_2$) se mantuvieron constantes en los diversos ambientes (Cuadro 1).

Cuadro 1. Cuadrados medios (CM), media general y coeficiente de variación (CV) para producción de granos y caracteres de la planta en la población F_2 de maíz (L 08-05F x L 38-05D)

Fuentes de variación	Grados de libertad		Cuadrados Medios								
			PG (Mg·ha ⁻¹)	ART (%)	FM (días)	FF (días)	IF (días)	AP (cm)	AM (cm)	PRM ¹	
Ambientes (E)	9 ^(a)	10 ^(b)	1147,52	** 457,38	** 3313,40	** 3548,92	** 160,38	** 213.838,72	** 167.082,87	** 806,85	
Rep/Amb	10	11	13,32	** 14,98	** 51,52	** 53,55	** 3,23	** 7.616,94	** 4.497,13	** 23,52	
Bloques/Rep/Amb	380	418	3,38	** 2,30	** 4,48	** 5,32	** 1,21	** 755,20	** 447,11	** 2,40	
Progenies (P)	99	99	59,55	** 8,03	** 118,14	** 127,48	** 9,04	** 5.306,23	** 2.487,56	** 10,46	
P x Amb	891	990	3,30	** 3,36	** 4,65	** 5,35	** 2,09	** 395,99	** 234,08	** 1,83	
Generac. de RC (G_{RC})	2	2	74,78	* 642,06	** 570,97	** 54,68	* 383,61	** 10.118,69	** 1.097,83	** 138,31	
G_{RC1} vs G_{RC2} (C_1)	1	1	145,21	1.273,19	** 1.035,65	** 19,98	766,79	** 20.200,53	** 472,00	233,85	
$G_{RC1} + G_{RC2} - 2G_{RC3}$ (C_2)	1	1	4,34	10,94	106,28	** 89,38	** 0,43	36,85	1.723,66	** 42,77	
$G_{RC} \times E$	18	20	6,01	** 16,56	** 5,54	** 7,74	** 6,64	** 658,99	** 374,47	** 2,61	
$C_1 \times E$	9	10	10,71	** 30,93	** 9,62	** 13,11	** 12,44	** 1.258,07	** 659,13	** 4,38	
$C_2 \times E$	9	10	1,30	2,18	1,46	2,37	0,83	59,90	89,81	0,84	
$P \times G_{RC}$	198	198	19,22	** 2,09	** 10,76	** 11,78	** 1,35	** 550,69	** 239,70	** 1,12	
$P \times C_1$	99	99	34,06	** 2,88	** 15,66	** 16,68	** 1,52	** 906,60	** 364,35	** 1,33	
$P \times C_2$	99	99	4,38	** 1,31	5,87	** 6,87	** 1,19	194,78	** 115,05	** 0,91	
$P \times G_{RC} \times E$	1.782	1.980	1,14	1,31	1,44	1,62	0,87	74,26	49,24	0,59	
$P \times C_1 \times E$	891	990	1,20	1,39	1,51	0,68	0,32	73,90	47,40	0,62	
$P \times C_2 \times E$	891	990	1,08	1,24	1,36	2,56	** 1,43	** 74,63	51,07	0,55	
Epistasia total (ET)	100	100	4,38	** 1,40	6,88	** 7,70	** 1,18	* 193,20	** 131,14	** 1,33	
ET x E	900	1000	1,08	1,25	1,36	2,56	** 1,42	** 74,48	51,46	0,56	
Error Medio Efectivo	2.610	2.871	1,33	1,45	1,65	1,98	0,93	131,96	80,30	0,73	
Media General			6,45	2,21	67,04	67,75	0,73	202,90	107,35	0,52	
CV (%)			17,87	54,39	1,92	2,08	132,74	5,66	8,35	5,15	

* y ** significativo al 0,05 y 0,01 de probabilidad por la prueba de F, respectivamente. ^(a) y ^(b) se refiere a los grados de libertad para 10 y 11 ambientes, respectivamente; ¹ CM multiplicados por 10^3 . PG: Producción de granos, ART: Porcentajes de plantas acamadas y quebradas, FM: Floración masculina, FF: Floración femenina, IF: Intervalo de floración, AP: Altura de la planta, AM: Altura de la mazorca; PRM: Posición relativa de la mazorca

Las medias generales de las generaciones de retrocruzamientos con las líneas parentales y con la F_1 difirieron significativamente ($P \leq 0,05$) para todos los caracteres (Cuadro 2). La generación de retrocruzamientos con la línea L-08-05F presentó mayor PG, ART, IF y PRM comparado con los retrocruzamientos realizados con la línea L-38-05D, mientras que los retrocruzamientos con la línea L-38-05D mostraron mayor AP y FM más tardía; por otro lado, los retrocruzamientos con la F_1 mostraron medias generales intermedias entre las dos líneas parentales para todos los caracteres, excepto para FF y AM, donde presentaron los mayores valores (Cuadro 2). Estos resultados corroboran la diversidad genética de las líneas endogámicas L-08-05F y L-38-05D y la buena capacidad de combinación entre ellas, así como también mayor complementariedad, para PG, ART, IF y PRM, entre los alelos de la línea L-08-05F y los alelos de la L-38-05D, como lo sugirieron Hallauer y López (1979). En tal sentido, el

retrocruzamiento con el padre superior ha sido mencionado como una alternativa para incrementar el mantenimiento de combinaciones epistáticas favorables en programas de mejoramiento de líneas (Wolf y Hallauer, 1997). Sin embargo, ninguna relación ha sido encontrada entre la epistasia y el desempeño de los *test crosses* de la generación F_3 ni retrocruzamientos con los parentales de la población (Etn-Ndu y Openshaw, 1999).

La evidencia de la presencia de epistasia es indicada en el Cuadro 1 por la significancia de los cuadrados medios del contraste 2, de la interacción ($P \times C_2$) y por las desviaciones de la epistasia total. En el análisis de varianza combinado, los cuadrados medios de la epistasia total y de la epistasia del tipo no aditiva fueron altamente significativos ($P \leq 0,01$) para PG, FM, FF, AP, AM, PRM y significativos ($P \leq 0,05$) para el intervalo entre florecimientos; sin embargo, no se detectó

epistasia total ni epistasia no aditiva para el carácter acame. Los cuadrados medios de la fuente de variación ($G_{RC1} + G_{RC2} - 2G_{RC3}$) fueron altamente

significativos ($P \leq 0,01$) para FM, FF, AP y PRM, indicando presencia de epistasia del tipo aditiva x aditiva para estos caracteres.

Cuadro 2. Medias generales (\bar{x}), intervalos de confianza (IC)^a y de variación (IV)^b de las generaciones de retrocruzamiento (G_{RC1} , G_{RC2} y G_{RC3}) para producción de granos (PG), acame (ART), caracteres de floración (FM, FF, IF) y estatura (AP, AM, PRM) a través de diferentes ambientes

Caracteres	Parámetro	G_{RC1}	G_{RC2}	G_{RC3}
PG (Mg·ha ⁻¹)	\bar{x}	6,65	6,29	6,41
	IC	6,41 - 6,89	6,05 - 6,52	6,18 - 6,65
	IV	4,05 - 10,54	4,54 - 10,48	4,80 - 9,73
ART (%)	\bar{x}	7,35	2,63	4,24
	IC	7,06 - 7,91	2,07 - 2,92	3,83 - 4,68
	IV	1,57 - 15,48	0,60 - 7,01	1,20 - 8,63
FM (días)	\bar{x}	66,43	67,45	67,22
	IC	66,24 - 66,63	67,25 - 67,65	67,03 - 67,42
	IV	62,73 - 69,63	62,28 - 70,54	62,53 - 70,09
FF (días)	\bar{x}	67,60	67,74	67,93
	IC	67,38 - 67,81	67,52 - 67,96	67,71 - 68,14
	IV	63,60 - 71,61	62,79 - 70,98	63,69 - 70,93
IF (días)	\bar{x}	1,17	0,30	0,72
	IC	1,03 - 1,32	0,15 - 0,44	0,57 - 0,86
	IV	0,32 - 2,33	-0,72 - 1,63	-0,17 - 2,13
AP (cm)	\bar{x}	200,71	205,21	202,79
	IC	198,97 - 202,45	203,46 - 206,95	201,05 - 204,53
	IV	173,79 - 229,58	183,60 - 231,77	182,24 - 224,08
AM (cm)	\bar{x}	107,32	106,63	108,11
	IC	106,08 - 108,56	105,39 - 107,87	106,87 - 109,35
	IV	87,93 - 127,02	95,69 - 120,26	92,16 - 126,56
PRM	\bar{x}	0,531	0,515	0,529
	IC	0,528 - 0,534	0,512 - 0,518	0,526 - 0,528
	IV	0,490 - 0,564	0,485 - 0,553	0,490 - 0,565

^a Intervalo de confianza al 5% de probabilidad, ^b intervalo de variación (Limite inferior; Limite superior)

Resultados similares fueron obtenidos por Nehvi et al (2009). También Sofi (2007) detectó efectos epistáticos para la altura de la mazorca mientras que Wolf y Hallauer (1997) detectaron epistasia para los caracteres PG, ART, FM, FF, AP y AM. La presencia de epistasia para PG, FM, FF, AP y AM en maíz también ha sido informada en la literatura utilizando análisis de medias generacionales (Iqbal et al., 2010; Haq et al., 2013; Shahrokhi et al., 2013).

Para aquellos caracteres que presentaron significancia en ambos tipos de epistasia (FM, FF, AM y PRM), los cuadrados medios de los efectos aditivo x aditivo fueron muy superiores en magnitud, cuando son comparados a los aditivo x dominante y/o dominante x dominante (Cuadro 1), lo cual indica la presencia de epistasia en la población para los caracteres estudiados. Para la PG, IF y AP los efectos epistáticos aditivo x

dominante y/o dominante x dominante son más importantes que los aditivo x aditivo, indicando que la epistasia no fijable o no heredable juega un papel importante en la herencia de estas características, por lo tanto, para explotar este tipo de epistasia el mejoramiento de híbridos puede ser empleando epistasia no aditiva para producción de granos también ha sido reportada en la literatura (Darrah y Hallauer, 1972; Wolf y Hallauer, 1997).

En cuanto para FM, FF, AM y PRM, la epistasia aditiva x aditiva es más importante, siendo favorable el desarrollo de cultivares homocigotos o líneas puras. Sofi et al (2006) reportaron significancia de ambos tipos de epistasia para PG, siendo de mayor importancia la epistasia aditiva x aditiva; en estos casos podrían ser utilizados esquemas de selección recurrente tanto intra como interpoblacional.

Los efectos de la interacción de la epistasia

total con ambientes fueron no significativos para todos los caracteres, con excepción de FF e IF, lo cual indica que los efectos epistáticos no interactuaron con los ambientes, o sea, el efecto de la epistasis total, en general, presentó un comportamiento estable en los ambientes evaluados para la mayoría de los caracteres (Cuadro 1). Las fuentes de variación ($C_2 \times E$) y ($P \times C_2 \times E$) fueron no significativas para todos los caracteres, con excepción de FF e IF, que presentaron diferencias significativas ($P \leq 0,01$) para ($P \times C_2 \times E$) (Cuadro 1), indicando que la epistasis de los tipos aditiva x aditiva y aditiva x dominante y/o dominante x dominante no interactuó con los ambientes; es decir, los efectos se mostraron estables en los diversos ambientes, para la mayoría de los caracteres. Resultados similares fueron obtenidos por Silva (2011).

Con relación a los estimados de efectos epistáticos en plantas F_2 , se identificaron efectos epistáticos significativos para producción de granos en 25 plantas F_2 (25 % del total), de las cuales 15 presentaron efectos positivos y 10 efectos epistáticos negativos, con valores que variaron entre $-2,26$ y $3,34 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ (Cuadro 3). El efecto epistático negativo actuó en el sentido de disminuir la producción de granos en una determinada planta F_2 , la cual alcanzó a producir $2,26 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$, y los efectos epistáticos positivos en aumentar la producción de granos para otra planta F_2 , la cual produjo $3,34 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$. Para los caracteres FM, FF, IF, AP, AM y PRM se observaron, respectivamente, efectos epistáticos significativos en 30, 28, 8, 12, 14 y 14 plantas F_2 , lo que evidencia la importancia de esos efectos en los caracteres de la planta a nivel de individuo.

De la misma forma que para PG, los caracteres de la planta también mostraron efectos epistáticos positivos y negativos, con mayor proporción de los efectos negativos. Esto indica que el efecto epistático a nivel individual es bidireccional, es decir, para algunas plantas F_2 actúa en el sentido de disminuir estas características y para otras en aumentarlas, aunque predomina el efecto negativo. Como mínimo, 8 % de las plantas presentó efectos epistáticos significativos, teniendo los caracteres FM, FF y PG el mayor número de plantas F_2 (30, 28 y 25 %, respectivamente) con interacciones interalélicas en la población. Silva (2011), al evaluar *test crosses* obtenidos del cruzamiento con dos probadores reportó 27, 25 y 23 % de plantas F_2 con efectos

epistáticos significativos para FF, FM y PG, respectivamente, así como efectos epistáticos significativos, tanto positivos como negativos, para esos caracteres. Eta-Ndu y Openshaw (1999), usando el diseño TTC también con dos probadores, encontraron evidencias de efectos epistáticos positivos y negativos para producción de granos en maíz. Etan-Ndu y Openshaw (1999) y Silva (2011) concluyen que la utilización de un mayor número de probadores para evaluar las progenies de retrocruzamientos, generadas del diseño triple *test cross*, aumenta la posibilidad de detectar la epistasis en la población F_2 . Sin embargo, a pesar de que los resultados de este trabajo fueron obtenidos de la misma población utilizada por Silva (2011), pero usando el diseño original de Kearsey y Jinks (1968), se identificó un número similar de plantas F_2 con efectos epistáticos significativos para los caracteres FM, FF y PG, y menores para los demás caracteres. Singh y Gupta (2008) informaron la presencia de epistasis para producción de granos, floración y estatura de la planta en tres poblaciones de maíz; no obstante, detectaron presencia de epistasis para el intervalo entre floraciones solamente en dos de las poblaciones.

Para todos los caracteres, los efectos epistáticos presentaron tanto valores positivos como negativos, indicando que los mismos no son unidireccionales (Cuadro 3). No obstante el carácter PG fue el único en que el número de plantas con efectos epistáticos positivos superó (en 50 %) al de plantas con efectos epistáticos negativos, entendiéndose que la mayor cantidad de plantas con efectos epistáticos positivos para PG, en la población bajo estudio, estaría actuando en el sentido de contribuir para el incremento de la expresión del carácter, lo que podría explicar la elevada heterosis informada por Aguiar et al. (2003) en el cruzamiento de las líneas L08-05F y L38-05D.

En relación a los caracteres de la floración (FM y FF) y estatura (AP, AM y PRM), la mayor cantidad de plantas que presentaron efectos epistáticos negativos estaría actuando en el sentido de disminuir la expresión de esos caracteres, lo que es deseable en el mejoramiento del cultivo maíz. El intervalo entre la floración femenina y masculina tuvo igual cantidad de plantas con efectos epistáticos positivos y negativos, por lo que el mismo pudiera disminuirse u aumentarse en la población.

Cuadro 3. Efectos epistáticos significativos de plantas F₂ para producción de granos (PG), floración (FM, FF, IF) y estatura (AP, AM, PRM) obtenidos para cada carácter de las medias de los 11 ambientes y dos repeticiones ($G_{RC1} + G_{RC2} - 2G_{RC3}$)

Planta F ₂	PG (Mg·ha ⁻¹)	Planta F ₂	FM (días)	Planta F ₂	FF (días)	Planta F ₂	IF (días)	Planta F ₂	AP (cm)	Planta F ₂	AM (cm)	Planta F ₂	PRM
3	1,73**	3	-1,45*	1	1,70*	3	-1,80**	6	12,55*	7	-14,00**	9	-0,04**
4	1,68**	4	-2,35**	3	-3,25**	25	1,20*	7	-15,90*	9	-17,20**	14	-0,05**
5	-2,16**	15	-1,45*	4	-2,05**	33	-1,25*	9	-15,80*	14	-10,60*	19	0,03*
19	-1,21*	22	-2,70**	15	-1,65*	51	1,45**	27	-13,95*	25	-11,95*	21	-0,04**
20	1,68**	24	-2,75**	22	-2,80**	83	-1,25*	29	-23,05**	27	-9,80*	25	-0,03*
22	2,60**	29	1,55*	24	-3,20**	87	1,40**	44	-13,40*	29	-14,10**	32	-0,04*
24	2,87**	31	-2,55**	29	1,95*	88	1,30*	48	22,95**	44	-15,25**	35	-0,04**
26	1,27*	35	-4,10**	31	-3,20**	90	-1,05*	65	-12,55*	48	15,75**	40	-0,03*
29	-2,26**	36	-1,45*	35	-3,35**			69	12,95*	55	-12,05*	44	-0,04**
31	2,20**	37	-1,95**	38	-3,55**			77	-12,80*	59	-12,25*	55	-0,06**
32	-1,24*	38	-4,20**	46	-1,55*			97	13,35*	64	-10,40*	59	-0,05**
33	-1,77**	43	1,45*	51	1,55*			99	14,70*	65	-9,95*	66	-0,03*
37	-1,28*	46	-2,25**	52	-2,20**					77	-10,30*	79	-0,03*
46	1,48*	47	-1,85**	53	-2,45**					99	9,65*	84	-0,04*
48	1,33*	48	-1,55*	56	-2,35**								
52	1,33*	53	-2,50**	60	1,60*								
63	1,87**	56	-1,70*	63	-2,65**								
69	1,28*	58	-1,60*	68	-2,55**								
70	3,34**	60	1,85**	69	-1,85*								
76	-1,94**	63	-2,70**	70	-3,15**								
77	-2,08**	68	-2,30**	72	-1,60*								
78	1,54*	69	-1,65*	76	2,50**								
80	1,59**	70	-3,15**	78	-3,70**								
86	-1,60**	73	-1,80*	80	-1,90*								
98	-2,08**	76	3,40**	85	2,60**								
		77	1,70*	87	2,50**								
		78	-3,70**	88	2,25**								
		80	-1,45*	98	2,90**								
		85	2,50**										
		98	1,95**										
NPT	25		30		28		8		12		14		14
NPEE	15		7		9		4		5		2		1
NPEE	10		23		19		4		7		12		13
IV	-2,26 ; 3,34		-4,20 ; 3,40		-3,70 ; 2,90		-1,80 ; 1,45		-23,05 ; 22,95		-17,20 ; 15,75		-0,06 ; 0,03

* y ** significativo al 0,05 y 0,01 de probabilidad por la prueba de t, respectivamente. NPT = Número de plantas totales; NPEE (+) y NPEE (-) = Número de plantas con efectos epistáticos positivos ó negativos, respectivamente; IV = intervalo de variación

Interacciones no-alélicas con signos positivos y negativos también han sido reportadas en cultivos como *Vigna radiata* L. (Khattak et al., 2001; 2002) y *Triticum aestivum* L. (Ketata et al., 1976).

Algunas plantas F₂ presentaron efectos epistáticos significativos para PG y otros caracteres simultáneamente. Diecisiete plantas F₂ presentaron efectos epistáticos significativos para PG y FM, lo que representó 44,74 % del total de plantas en que se detectó epistasia significativa para esos caracteres separadamente (25 y 30

plantas para PG y FM, respectivamente, y al menos 17 plantas con efectos epistáticos coincidentes para estos caracteres); de las 17 plantas, 16 presentaron efectos epistáticos con signos contrarios entre PG y FM (Cuadros 3 y 4), lo cual significa, que de las 16 plantas, aquellas en las que la epistasia actuaba en incrementar la producción de grano también actuaba en disminuir la floración masculina, y viceversa.

Para los caracteres PG y FF, en 15 de las plantas F₂ (39,47 %) se verificaron efectos

epistáticos significativos para los dos caracteres, presentando efectos epistáticos con signos contrarios para todas las plantas. La coincidencia de plantas F₂ con efectos epistáticos significativos para PG y los demás caracteres no superó cuatro plantas (12,12 %). Por otro lado, 22 plantas (61,11 %) fueron coincidentes en efectos epistáticos significativos para los caracteres FM y FF; en cuanto a los caracteres AP y AM, nueve plantas (52,94 %) mostraron epistasis significativa, pero siempre con signos coincidentes (Cuadros 3 y 4).

La coincidencia de plantas F₂ que presentaron epistasis, para dos caracteres simultáneamente, sugiere que los genes con efectos epistáticos que determinan determinado carácter, pueden también influenciar otro carácter; es decir, los genes con efectos epistáticos que afectan la producción de granos, pueden también estar afectando la floración masculina o femenina. Lo mismo puede

estar ocurriendo entre la floración masculina y la femenina y entre la altura de la planta y la de la mazorca.

La literatura reporta la coincidencia de plantas F₂ con epistasis para varios caracteres simultáneamente; por ejemplo, Durand et al. (2012) detectaron efectos pleiotrópicos en varios caracteres incluyendo floración, altura de planta y número de hojas. Silva (2011) identificó 47,37; 35,48; 13,64 y 13,51 % de las plantas F₂ de maíz que presentaban interacciones inter-alélicas significativas entre FM y FF, AP y AM, PG y PROL, y AM y PRM, respectivamente, sugiriendo la ocurrencia de epistasis pleiotrópica entre esos caracteres. Epistasis pleiotrópica también fue reportada por Khattak et al. (2001; 2002) para genotipos de *Vigna radiata* L. en los caracteres vainas por planta y semillas por planta, y entre vainas por planta y biomasa, respectivamente.

Cuadro 4. Números y porcentajes (entre paréntesis) de plantas F₂ con efectos epistáticos significativos coincidentes entre pares de caracteres (encima de la diagonal) y número total de plantas F₂ con efectos epistáticos para cada carácter por separado (abajo de la diagonal)

Caracteres	PG	FM	FF	IF	AP	AM	PRM
PG		17 (44,74)	15 (39,47)	2 (6,45)	4 (12,12)	3 (8,33)	2 (5,41)
FM	38		22 (61,11)	1 (2,70)	4 (10,53)	3 (7,32)	1 (2,33)
FF	38	36		4 (12,50)	2 (5,26)	1 (2,44)	1 (2,44)
IF	31	37	32		0 (0,00)	1 (4,76)	1 (4,76)
AP	33	38	38	0		9 (52,94)	2 (8,33)
AM	36	41	41	21	17		6 (27,27)
PRM	37	43	41	21	24	22	

Los resultados obtenidos en este trabajo donde algunas plantas F₂ presentaron efectos epistáticos significativos coincidentes para dos caracteres sugieren la presencia de epistasis pleiotrópica entre los pares de caracteres considerados.

CONCLUSIONES

Se detectaron efectos epistáticos para la producción de granos y algunos caracteres morfológicos de la planta en maíz.

Los efectos epistáticos totales, aditivos y no aditivos se mantuvieron constantes en los diferentes ambientes, indicando que la epistasis no es afectada por el ambiente. La epistasis del tipo no aditiva fue más importante que la aditiva para producción de granos.

Fueron identificados efectos epistáticos positivos o negativos a nivel de plantas F₂. La

bidireccionalidad de la epistasis sugiere que los efectos de la misma actúan aumentando o disminuyendo la expresión del carácter considerado.

La ocurrencia de plantas F₂ con efectos epistáticos significativos para varios caracteres simultáneamente sugiere que los genes con efectos epistáticos que determinan un carácter pueden también estar influenciando otro carácter, hecho que señala la posible existencia de epistasis pleiotrópica entre los genes que controlan esos caracteres.

LITERATURA CITADA

1. Aguiar, A., L. Carlini-Garcia, A. Resende, M. Santos, A. Garcia y C. de Souza Júnior. 2003. Combining ability of inbred lines of maize and stability of their respective single-crosses. *Scientia Agrícola* 60: 83-89.

2. Barona, M., J. Colombari Filho e I. Geraldi. 2012. Epistatic effects on grain yield of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill]. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 12: 231-236.
3. Bernardo, R. 2002. Breeding for Quantitative Traits in Plants. Stemma Press. Woodbury, MN, USA. 369 p.
4. Bhatti, M., F. Azhar, A. Alvi y M. Ayub. 2006. Triple test cross analysis of seed Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) yield and its components grown in salinized conditions. *International J of Agric and Biol.* 8: 820-823.
5. Bocianowski, J. 2014. Estimation of epistasis in doubled haploid barley populations considering interactions between all possible marker pairs. *Euphytica* 196: 105-115.
6. Comstock, R. E. y H. F. Robinson. 1952. Estimation of average dominance of genes. *In*: J.W. Gowen (ed.). *Heterosis*. Iowa State College Press. Ames. pp. 494-516 p.
7. Darrah, L. L. y A.R. Hallauer. 1972. Genetic effects estimated from generation means four diallel sets of maize inbreds. *Crop Science* 12: 615-616.
8. Durand, E., S. Bouchet, P. Bertin, A. Ressayre, P. Jamin, A. Charcosset et al. 2012. Flowering time in maize: Linkage and epistasis at a major effect locus. *Genetics* 190: 1547-1562.
9. Eta-Ndu, J. T. y S. J. Openshaw. 1999. Epistasis for grain yield in two F₂ populations of maize. *Crop Sci.* 39: 346-352.
10. Hinze, L. L. y K. R. Lamkey. 2003. Absence of epistasis for grain yield in elite maize hybrids. *Crop Sci.* 43: 46-56.
11. Hallauer, A.R. 2007. History, contribution, and future of quantitative genetics in plant breeding: lessons from maize. *Crop Sci.* 47: 4-19.
12. Hallauer, A.R. y E. López-Pérez. 1979. Comparisons among testers for evaluating lines of corn. *Annual Hybrid Corn Industry Research Conference, Chicago. Proceedings* 34: 57-75.
13. Haq, M. I., S. Ajmal, N. Kamal, S. Khanum, M. Siddique y M.Z. Kiani. 2013. Generation mean analysis for grain yield in maize. *The Journal of Animal & Plant Sciences* 23(4): 1146-1151.
14. Iqbal, M., K. Khan, H. Rahman y H. Sher. 2010. Detection of epistasis for plant height and leaf area per plant in maize (*Zea mays* L.) from generation analysis. *Maydica* 55: 33-39.
15. Jiang, L., M. Ge, H. Zhao y T. Zhang. 2015. Analysis of heterosis and quantitative trait loci for kernel shape related traits using triple testcross population in maize. *PLoS One* 10(4): e0124779.
16. Kearsey, M.J. y J.L. Jinks. 1968. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. *Heredity* 23: 403-409.
17. Kearsey, M.J. y H.S. Pooni. 1998. The genetical analysis of quantitative traits. Stanley Thones. London. 381 p.
18. Ketata, H., E.L. Smith, L.H. Edwards y R.W. Mcnew. 1976. Detection of epistatic, additive, and dominance variation in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop Sci.* 16:1-4.
19. Khattak, G.S., M.A. Haq, M. Ashraf y T. Mcneilly. 2001. Genetic basis of variation of yield, and yield components in mungbean (*Vigna radiate* (L.) Wilczek). *Hereditas* 134: 211-217.
20. Khattak, G.S., M.A. Haq, M. Ashraf, A.J. Khan y R. Zamir. 2002. Genetic architecture of secondary yield components in mungbean (*Vigna radiate* (L.) Wilczek). *Breed Sci.* 52: 235-241.
21. Liu, Y., L. Wang, C. Sun, Z. Zhang, Y. Zheng y F. Qiu. 2014. Genetic analysis and major QTL detection for maize kernel size and weight in multi-environments. *Theor. Appl. Genet.* 127: 1019-1037.
22. Mather, K. y L. Jinks. 1971. *Biometrical Genetics. The Study of Continuous Variation.* Chapman and Hall. London.
23. Mihaljevic, R., U.F. Utz y A.E. Melchinger. 2005. No evidence for epistasis in hybrid and per se performance of elite European flint maize inbreds from generation means and QTL analyses. *Crop Sci.* 45: 2605-2613.
24. Moreto, A.L., M.A. Ramalho y A.T. Bruzi. 2011. Epistasis in an Andean x Mesoamerican cross of common bean. *Euphytica* 186: 755-760.
25. Nehvi, F.A., A.M. Iqbal, S.A. Wani, A.A. Lone y M. A. Khan. 2009. Triple test cross analysis in maize (*Zea mays* L.) *Crop*

- Improvement 36: 25-28.
26. Saleem, M. Y., B.M. Atta, A.A. Cheema y M.A. Haq. 2005. Genetics of panicle-related traits of agronomic importance in rice through triple test cross analysis. *Spain J. Agric. Res.* 3: 402-409.
27. Santos, M.F., G.V. Môro, A.M. Aguiar y C.L. de Souza Júnior. 2005. Responses to reciprocal recurrent selection and changes in genetic variability in IG-1 and IG-2 maize populations. *Genet Mol. Biol.* 28: 781-788.
28. Satterthwaite, F.E. 1946. An approximate distribution of estimates of variance components. *Biom Bull* 2: 110-114.
29. Shahrokhi, M., S.K. Khorasani y A. Ebrahimi. 2013. Study of genetic components in various maize (*Zea mays* L.) traits, using generation mean analysis method. *International journal of Agronomy and Plant Production* 4(3): 405-412.
30. Silva, D.V. 2011. Epistasia em testecrosses de milho. Tesis. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo. 88 p.
31. Singh, S. y B. Gupta. 2008. Triple test cross analysis to detect of epistasis for morpho-physiological traits related to drought tolerance and yield components in maize (*Zea mays* L.). *J. of Res.* 7: 202-209.
32. Sofi, P.A. 2007. Genetic analysis of tassel and ear characters in maize (*Zea mays* L.) using triple test cross. *Asian J. Plant Sci.* 6: 881-883.
33. Sofi, P., A.G. Rather y S. Venkatesh. 2006. Triple test cross in maize (*Zea mays* L.). *Indian J. Crop. Sci.* 1: 191-193.
34. Stuber, C.W. y R.H. Moll. 1971. Epistasis in Maize (*Zea mays* L.). II: Comparison of Selected with Unselected Populations. *Genetics* 67: 137-149.
35. Rawlings, J.O. y C.C. Cockerham. 1962a. Triallelle analysis. *Crop Sci.* 2: 228-231.
36. Rawlings, J.O. y C.C. Cockerham. 1962b. Analysis of double cross hybrid populations. *Biometrics* 18: 229-244.
37. Wolf, P. y A.R. Hallauer. 1997. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. *Crop Sci.* 37: 763-770.
38. Yu, J. y R. Bernardo. 2004. Changes in genetic variances during advanced cycle breeding in maize. *Crop Sci* 44: 405-410.
39. Zafar, M., S.A. Khan, A. M. Chowdhry y A. M. Bhatti. 2008. Triple test cross analysis for salinity tolerance in wheat. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences* 45(3): 40-43.
40. Zhang, Z., Z. Liu, Y. Hu, W. Li, Z. Fu, D. Ding, H. Li, M. Qiao, y J. Tang. 2014 QTL analysis of kernel-related traits in maize using an immortalized F₂ population. *PLoS One* 9: e89645.