

## MÉTODO DE CRUZAS EN MAÍZ AxB DE EDMUNDO TABOADA RAMÍREZ\*

### AxB MAIZE CROSSING METHOD OF EDMUNDO TABOADA RAMÍREZ

Abel Muñoz Orozco

Dr., Profesor Investigador Titular del Programa de Genética del IREGEP, Colegio de Postgraduados. 56230 Montecillo, Edo. de Méx., México.

#### RESUMEN

En el presente trabajo se hace una revisión de las principales contribuciones de Edmundo Taboada Ramírez, pionero en el campo de la investigación y la enseñanza agrícola en México. Se ubica y en cierta medida se relaciona el contexto en que generó el Método de Cruzas AxB, para la obtención de variedades estabilizadas, así como el trabajo sobre el equilibrio genético, que es el sustento teórico de dicho método. También se hace un análisis de varias investigaciones contemporáneas, que resaltan el valor de la contribución de Taboada. Finalmente, se discute la importancia de reenfocar los programas de mejoramiento de maíz, considerando la preservación de los recursos genéticos de maíz, la sustentabilidad y el uso de éstos en bien de las clases más necesitadas, que por cierto han sido las que generaron la diversidad genética fundamental a través del tiempo.

**Palabras clave:** Mejoramiento genético de maíz, variedades estabilizadas, equilibrio genético, selección familiar, variedades de polinización libre.

#### ABSTRACT

The main contributions of Edmundo Taboada Ramírez, pioneer in the field of research and teaching of agriculture in México is reviewed. The focus is to discuss the proper relationships between his Ax B crossing method for the

development of stable maize varieties and his work on genetic equilibrium, and the theoretical support of the method. An analysis is made on contemporary research that enhances the value of Taboada's contribution.

Finally, the importance of re-focusing the actual maize breeding program taking into consideration the sustained conservation of genetic resources and its use to improve the well being of poor farmers and the important contribution in the development of valuable genetic diversity across many generation.

**Key words:** Maize genetic improvement, stabilized varieties, genetic equilibrium, families, open pollinated varieties

#### INTRODUCCIÓN

Con el paso del tiempo, resulta importante dar un vistazo retrospectivo a las contribuciones originales, para afinar los enfoques actuales para el mejoramiento genético de maíz. Ello adquiere mayor relevancia en condiciones como las que prevalecen en la transición de esta centuria o de este milenio a otro, caracterizado por fuertes desequilibrios ecológicos, que propician el deterioro de los recursos físicos y la extinción de especies de manera irreversible, a través de toda la escala filogenética, además de amenazar

\* Fecha de recepción: 24 de enero del 2000  
Fecha de aceptación: 29 de febrero del 2000

la sobrevivencia tanto por las diferentes formas de intoxicación, como por los procesos de polarización que dejan sin alimento a millones de seres humanos. Asimismo, genera la erosión del conocimiento, imposibilitando su análisis y utilización para el objetivo que motivó su creación.

Ante la tendencia dominativa y ambición ilimitada de las corrientes del exterior, que sin el debido análisis y control, acentúan más los desequilibrios, se considera de interés revisar las contribuciones de Edmundo Taboada Ramírez, en un contexto general, para luego ubicar y estudiar su Método de Cruzas AxB para la obtención de variedades mejoradas permanentes, cuyos resultados aún trascienden hasta nuestros días, y junto con varios logros actuales permiten inferir que cobran nueva vigencia.

### ALGUNOS DATOS BIOGRÁFICOS

Edmundo Taboada Ramírez nació en Ciudad Guzmán, Jal., el 12 de diciembre de 1906. Estudió de 1922 a 1928, en la Escuela Hermanos Escobar y en la Escuela Nacional de Agricultura, hoy Universidad Autónoma Chapingo; tomó cursos de postgrado en la Universidad de Cornell (1932-1933), en la Central Experiment Farm, de Ottawa, Canadá, y en la Universidad de Minnesota, E.U.A. (1933); fue profesor de Genética General, Genética Aplicada y Experimentación e Investigación Agrícola (1936-1937). Fue pionero y fundador de la investigación agrícola moderna en México; estableció la red de campos experimentales en el país y fungió como jefe del departamento correspondiente de la Secretaría de Agricultura (1941-1946); fundó el antiguo Instituto de Investigaciones Agrícolas (IIA), del cual fue director. Taboada desempeñó los cargos de secretario del Instituto de la Investigación Científica de México (1951-1954) y el de Secretario del Consejo Nacional de Investigación (1965-1975). Entre otros logros sobresalientes, desarrolló el método de obtención de variedades estabilizadas en maíz, y propugnó porque el agricultor mexicano usara sus propias simientes mejoradas, dependiendo lo menos posible del mercado de semillas. El Colegio de Postgraduados, en la obra "Las Ciencias Agrícolas y sus Protagonistas" (1984), publicó una síntesis biográfica de Taboada, de la cual se ha extractado la información precedente. Fidel Márquez Sánchez planteó en la década de los 80's ante el Comité Académico del entonces Centro de Genética la iniciativa aprobada, de que una de las aulas de dicha unidad

académica llevara el nombre del Ing. Edmundo Taboada Ramírez.

El IIA tuvo su origen en el Departamento de Campos Experimentales, que funcionó entre 1940 y 1946; ambos estuvieron bajo la dirección de Taboada. De esta manera la investigación agrícola moderna adquirió una estructura institucional, aunque ya para 1934 existía la Estación Experimental del Yaqui Son., donde Taboada empezó a prestar sus servicios. De igual manera, funcionaban otros pequeños campos experimentales, en varios de los primeros distritos de riego (INIA, 1985).

Además de las oficinas centrales, el IIA contaba con más de 39 campos o estaciones experimentales, en las que se desarrollaba investigación relacionada con maíz, trigo, arroz, frijol, caña de azúcar, algodón, cacao, ajonjolí, hule (IIA, 1958), papa, olivo, higuera, cáñamo y guayule, entre otros (INIA, 1985).

Las estaciones y campos experimentales que a continuación se mencionan contaban con laboratorios de análisis de suelos, aguas, fertilizantes e insecticidas, para complementar las investigaciones: Zacatepec, Mor.; Matamoros, Coah.; Delicias, Chih.; Mexicali, B. C.; San Luis Río Colorado, Son.; Cd. Obregón, Son.; Culiacán, Sin.; Los Mochis, Sin.; Antúnez, Mich.; Rosario Izapa y Puyacatengo, Chis. La estación de Zacatepec, además, contaba con un laboratorio para complementar los trabajos de caña de azúcar. Las estaciones de Matamoros, Delicias, Mexicali, San Luis y Cd. Obregón, tenían además laboratorios para el estudio de la fibra de algodón. El resto de las unidades de investigación, consideradas como campos experimentales solamente, estaban ubicadas en: Caborca, Son.; Cd. Guzmán, Jal.; Briseñas y El Rosario, Mich.; Francisco I. Madero, Dgo.; Calera, Zac.; Tlanepantla Edo. de Méx.; León e Irapuato, Gto.; y Chapingo Edo. de Méx., Raíces, N. L.; Saltillo, Coah.; Babicora, Chih.; El Palmar, Ver.; Pabellón, Ags.; Iguala, Gro. (IIA 1958); El Yaqui, Son.; Llera, Tamps.; Querétaro, Qro. (INIA 1985), más otros de menor relevancia.

Una información más amplia de las actividades que realizaban y de los principales resultados, se puede apreciar en el volumen 1 de la serie Renglón Agrícola Mexicano, el cual se enfocó a la investigación agrícola (IIA, 1958); así mismo, en la semblanza de nuestro personaje, publicada por el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas en 1985 (INIA, 1985). Por cierto, son de los pocos

documentos que condensan las importantes labores que desarrollaron, la organización y los enfoques que los orientaron.

Lo anterior da idea de la diversidad de regiones ecológicas cubiertas, de los aspectos analíticos enfocados y de los principales cultivos investigados, lo cual refleja la amplia visión y filosofía del director, quien fue el elemento fundamental en la creación y desarrollo de dicha institución.

## MÉTODO DE CRUZAS AxB

### Terminología y tipo de variedades del IIA

El IIA manejó tres tipos de variedades de maíz: criollas o variedades ordinarias, variedades mejoradas permanentes, e híbridas (IIA, 1958). Las mejoradas permanentes fueron

el producto de la aplicación del Método de Cruzas AxB, primero a partir de criollos sobresalientes, y después a partir de híbridos comerciales o cruzas entre líneas destacadas. A las variedades mejoradas permanentes, derivadas de los híbridos comerciales o de cruzas entre líneas destacadas, las designaron específicamente Variedades Estabilizadas. Las variedades ordinarias y las mejoradas permanentes son Variedades de Polinización Libre Permanentes, porque están en equilibrio genético; su semilla puede usarse cada año, sin que reduzcan su capacidad de rendimiento.

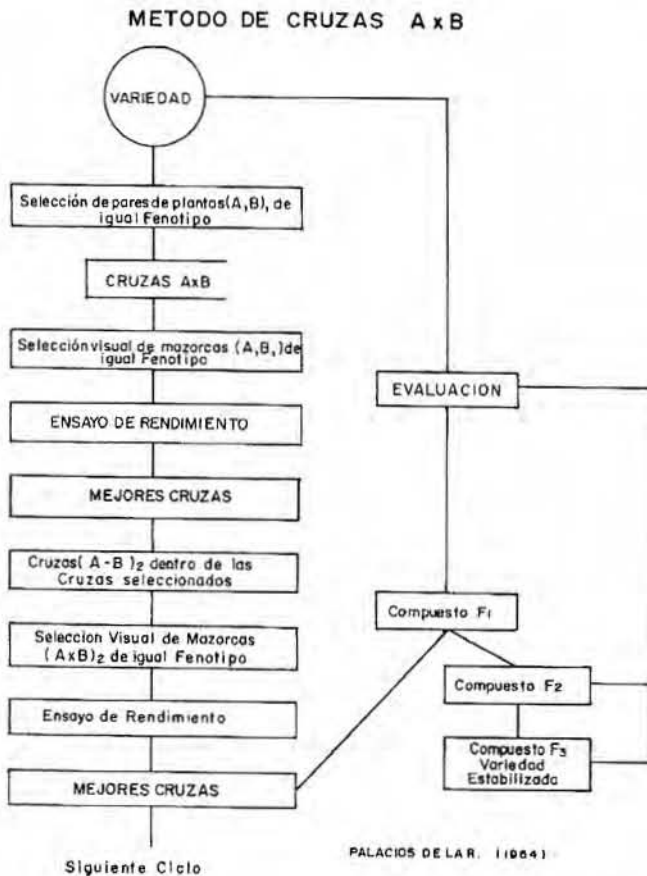


Figura 1. Esquema del Método de cruzas AxB del Ing. Edmundo Taboada Ramírez, según lo presentó en su tesis el Ing. Gilberto Palacios de la Rosa.

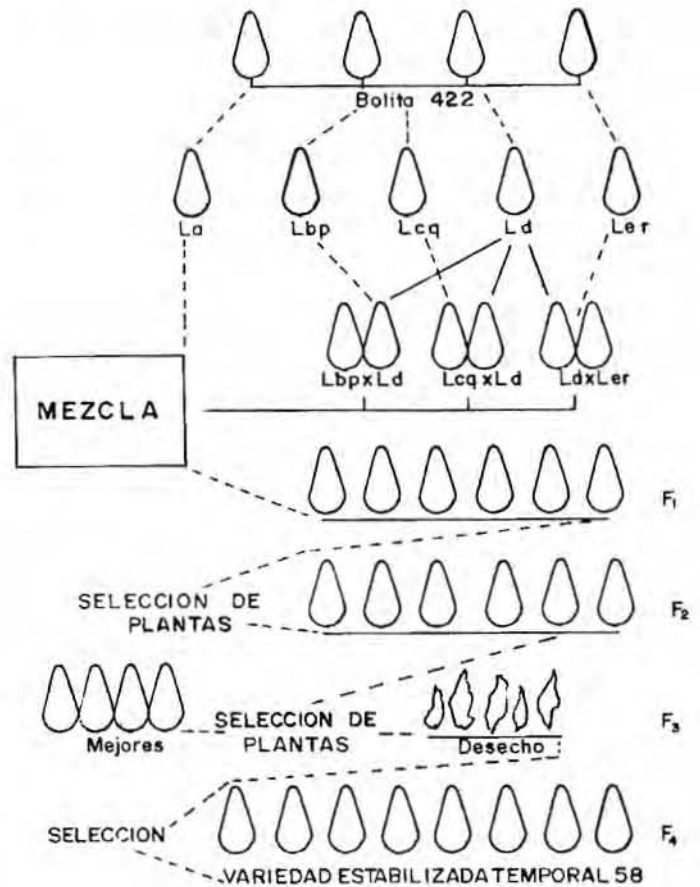


Figura 2. Proceso de Formación de la Variedad Estabilizada Temporal 58, apropiada para siembras de secano del estado de Michoacán, región de el bajo, Ciénaga de Chapala, y estados de Durango, Aguascalientes y Zacatecas. Instituto de Investigaciones Agrícolas. Campo Agrícola Experimental León, Gto. \*

\* Esta figura es un dibujo elaborado a partir de la fotografía que aparece en la página 36 de la fuente: (IIA, 1958). Las notaciones a las líneas La, Lbp, Lcq, Ld y Ler fueron asignadas por el autor del presente ensayo.

Después de 1952 se dio mayor énfasis a la obtención de Variedades Estabilizadas. A continuación se analizará el uso del Método de Cruzas AxB en la obtención de variedades mejoradas permanentes a partir de criollos sobresalientes; después, al aplicarse en la obtención de Variedades Estabilizadas, y posteriormente con la teoría del equilibrio genético, tres contribuciones desarrolladas por Edmundo Taboada.

### Esquema general del Método de cruzas AxB

Se parte de una variedad sobresaliente, en cuya población se seleccionan pares de plantas (A,B), de fenotipo similar, las cuales se cruzan (AxB), según se aprecia en la Figura 1 (Palacios 1964). Durante la cosecha se realiza una preselección y se eliminan aquellas cruzas AxB de aspecto indeseable; luego, se llevan a ensayo de rendimiento para elegir las mejores, con lo cual concluye un ciclo. Dentro de las cruzas seleccionadas, se repite la operación para generar nuevas cruzas, que serían (AxB)<sub>2</sub>, que junto con su ensayo y selección, constituyen el segundo ciclo. La integración de un compuesto y su recombinación, al menos hasta F<sub>2</sub>, permiten lograr la variedad mejorada permanente. El esquema de la Figura 1, fue dado a conocer de manera más amplia por la revista *Chapingo* en 1985. Tanto la

descripción dada por Palacios (1964 y 1985), como la que se refiere en la semblanza del maestro Taboada (INIA, 1985), se han integrado con las comunicaciones verbales de los colaboradores sobrevivientes. Entre variedades ordinarias sobresalientes y mejoradas permanentes destacan no menos de 28, las cuales se enlistan en el Cuadro 1, bajo la denominación de Variedades de Polinización Libre.

### Esquema de Variedades Estabilizadas o Híbridos Estabilizados

La Figura 2 ha sido reproducida a partir de una fotografía, un tanto borrosa, que aparece en el Informe del IIA (IIA 1958). Dado lo reducido de la figura original, fue difícil descifrar con precisión los números de las genealogías de las líneas, por lo cual el autor de este trabajo adoptó una simbología para representarlas, de tal manera que no cambiara la esencia del esquema y en cambio permitiera su adecuada interpretación. Se agregó el término "Híbridos Estabilizados", el cual fue escuchado en algunas descripciones verbales del procedimiento, y en cierta medida precisa más el enfoque del esquema y su diferenciación del descrito previamente. En este caso, el Método de Cruzas AxB fue aplicado en el híbrido Temporal

**Cuadro 1. Variedades de polinización libre más destacadas del IIA.**

Región	Variedad	Días a madurez	Rend. (t ha <sup>-1</sup> )	Región	Variedad	Días a madurez	Rend. (t ha <sup>-1</sup> )
I	CH-III		3	IV	1093	110-120	4.3
I	V-936		2	IV	950		5.2
I	V-1022	125-140	4	IV	LL-III		4
I	V-1042		4	IV	LL-IV		3
II	CH-II	160-170	5	IV	1149	80-90	3
II	Q-I	120-140	4	IV	906		3
II	Q-V	120-140	4	IV	1042		2.7
II	Q-VI	110-130	3	IV	1278		2.6
III	L-II	125-135		IV	781	100-110	3
III	Br-I	130-140	4	IV	1198		2.5
III	L-V	120-135	4	IV	Costeño		
III	Bol-422	110-115	3	IV	Iguala V		
IV	1225		4.8	IV	Iguala VI		
IV	1219		4.2	IV	Cafime		

Región I, para zonas de 2300 a 2600 msnm, adecuadas para siembras de temporal. Región II, para lugares entre 2300 y 1800 msnm, adecuadas para temporal, a excepción de la variedad CH-II. Región III, para alturas de 1800 a 1500 msnm. Región IV, para alturas inferiores a 1500 msnm, incluyendo las costas así como las zonas de verano cálido, donde se cultiva generalmente algodón en el norte del país.



H-58, mismo que se formó combinando cuatro líneas derivadas de la variedad sobresaliente Bolita 422. En la mezcla de la semilla de las cruzas simples, se agregó también otra línea, que también es derivada del Bolita, aunque no formaba parte del híbrido; se infiere que tal decisión obedeció a los méritos de esa línea. En la población ( $F_1$ ) obtenida a partir de la mezcla, se seleccionan pares de plantas de fenotipo similar, las plantas de cada par se cruzan directa y recíprocamente, para dar lugar a las cruzas AxB, las cuales se ensayan para seleccionar las de mayor rendimiento. Se establecen las cruzas AxB seleccionadas, usando la semilla remanente y, dentro de cada población ( $F_2$ ), se eligen pares de plantas similares, cruzando las de cada par directa y recíprocamente, para obtener las  $(AxB)_2$ ; durante la cosecha se seleccionan las cruzas con mejor aspecto de mazorca, las cuales pasan a ensayo de rendimiento, para elegir las de mayor capacidad de producción, cuya semilla remanente se mezcla para generar la población de la variedad estabilizada ( $F_4$ ).

### Teoría del Equilibrio Genético

En un escrito (Taboada, s/a) editado por el Departamento de Fitotecnia de la Escuela Nacional de Agricultura, hoy Universidad Autónoma Chapingo, publicó la teoría genético-matemática, que tituló Equilibrio Genético en Poblaciones Reproducidas en Parte por Fecundación Cruzada y en Parte por Autofecundación. En el anexo I, se reproduce este valioso documento, para ilustrar la manera como inicia el planteamiento y realiza el desarrollo. Es notoria la similaridad con el procedimiento que usa Falconer (1960), cuando demuestra el equilibrio de Hardy-Weinberg, con base en frecuencias genotípicas para una población bajo apareamiento aleatorio. Esta contribución teórica de Taboada, desconocida en el medio genotécnico, es un brillante desarrollo que culmina con una serie de teoremas que sintetizan sus resultados.

El Teorema I establece: En todos los casos posibles, al aumentar el número  $j$  de generaciones sucesivas, la población final resultante  $F_n$ , se acerca y eventualmente alcanza el estado de una población en equilibrio genético.

El Teorema II establece: En el curso de las generaciones sucesivas, la diferencia entre las frecuencias de dos genotipos homocigóticos, permanece constante, independientemente de cuáles sean los valores de  $m$  y de las frecuencias  $\alpha$  y  $\gamma$  en la población inicial.

Este teorema trae como consecuencia dos corolarios en los siguientes términos:

Primero: Entre dos generaciones cualesquiera  $F_j$  y  $F_k$ , las frecuencias de los dos genotipos homocigóticos experimentan incrementos iguales y del mismo signo; en tanto que el incremento del genotipo heterocigótico es doble y de signo contrario al incremento del genotipo homocigótico.

Segundo: Si se designa por  $E_j$  a la diferencia entre la frecuencia de un determinado genotipo de la población  $F_j$  y su correspondiente frecuencia en la población final en equilibrio genético, se puede decir que para los dos genotipos homocigóticos, el valor de  $E_j$  es el mismo:  $E_j\alpha = E_j\gamma$  para el genotipo heterocigote, el valor  $E_j$  es doble y de signo contrario que el de los homocigotes:  $E_j\beta = -2 E_j\alpha$ .

Después de aplicar el primer corolario llega al Teorema III: Cualquiera que sea el valor de  $m$ , cada nueva generación tiene el efecto de reducir en la población la diferencia de la frecuencia de los genotipos, con respecto a las correspondientes frecuencias en el equilibrio genético final, a  $m/2$  veces el valor de estas diferencias en la generación precedente. La rapidez con que se alcanza el equilibrio genético depende del valor de  $m$  y es tanto mayor como menor sea  $m$ .

Los teoremas IV y V, los considera casos particulares del teorema III, pero son muy importantes desde el punto de vista histórico. El IV concierne a las plantas autóгамas, como el trigo o el frijol, cuya reproducción se realiza eminentemente por autogamia, así como a los procesos de formación de líneas en plantas alógamas como el maíz, cuando se recurre a la autofecundación artificial para propiciar la endogamia al máximo.

Teorema IV: Cuando la reproducción se hace exclusivamente por autofecundación, en cada una de las generaciones sucesivas la frecuencia de los heterocigotes se reduce a la mitad de su frecuencia en la generación precedente, y la población gradualmente se aproxima a un equilibrio genético, constituido por una población compuesta exclusivamente por genotipos homocigóticos. El Teorema V constituye la ley del equilibrio genético, a que llegaron por separado, por un lado Hardy y por otro Weinberg, en 1908.

Teorema V: Cuando el sistema de reproducción no favorece en particular el apareamiento entre determinados genotipos, efectuándose entre ellos la fecundación al azar, una población F de composición genotípica cualquiera, con respecto a un par alelomórfico, produce desde su primera descendencia F<sub>1</sub> poblaciones sucesivas idénticas, pues el equilibrio genético queda establecido desde la población F<sub>1</sub>, inclusive.

Además del desarrollo y de los teoremas, Taboada calculó los valores de  $\alpha$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  para dos niveles de endogamia, integrando los cuadros 1 y 2 de su escrito los cuales se reproducen en el Anexo 2. De hecho, es a partir de esos valores de donde se infieren los teoremas.

En el informe del IIA de 1958, al referirse a las variedades estabilizadas (IIA, 1958), las define como poblaciones en equilibrio genético, obtenidas a partir de cruzamientos entre las mejores líneas, en las que se han reducido los genotipos menos dotados. Se aprecia que la obtención implica la combinación de dos formas de reproducción: por un lado la autofecundación, y por otro el cruzamiento. El desarrollo aquí analizado permite demostrar (Teorema I, Cuadros 1 y 2 del Anexo 2), que es posible alcanzar la condición

asintótica, la cual es considerada como el equilibrio de la población. El Teorema V, referente al equilibrio de Hardy-Weinberg, es aplicable después de que se mezclan las mejores cruas AxB, dejándose recombinar libremente y en forma aislada; aunque no se aprecia en los escritos consultados una mención específica de esta relación. La combinación de las dos formas de reproducción (autofecundación y cruzamiento) o el uso de cruas AxB, son procesos que conllevan a aumentos de homocigosis intermedios entre la reproducción por autofecundación y el apareamiento aleatorio, de ahí que sea razonable la afirmación de Palacios (1964, 1985), cuando escribe que el Método de Cruas AxB fue ideado para ir ganando homocigosis lentamente. Es probable que el desarrollo de la teoría del equilibrio genético haya ocurrido antes de 1952, año en que se inició la obtención de las Variedades Estabilizadas (V. E.) La Barca (IIA, 1958), ya que se asienta que antes de dar inicio a la formación de V. E., ya se habían realizado los estudios teóricos y las correspondientes pruebas experimentales (IIA, 1958).

La filosofía fue dotar al productor de escasos recursos de un tipo de población de bajo costo, tanto o más productiva

**Cuadro 2. Algunas de las variantes de selección masal, individual, familiar y combinada, de las presentadas por Márquez (1985), con sus respuestas esperadas, usando (CI) o no (SI) la estación invernal para polinización.**

Método	Años por ciclo				Respuestas por año			
	SI	CI	Ciclo	%	SI	%	CI	%
SM <sup>1</sup>	1	1	1.656	100	1.656	100	1.656	100
SI <sup>2</sup>	1	1	3.312	200	3.312	200***	3.312	200
SM-SF (MH) <sup>3</sup>	3	2	5.241	316**	1.747	105	2.620	158
SFMH	2	1	3.585	216	1.729	108	3.585	216
SFHC	2	1	5.022	304*	2.511	152**	5.022	304***
SFMHP	3	2	7.170	432***	2.390	144	3.585	216
SCI (MH)	2	1	4.093	248	2.046	124	4.093	248*
SCII (HC) <sup>4</sup>	2	1	4.539	274	2.269	137	4.539	274***
SCIV (MH) <sup>5</sup>	2	2	3.263	197	1.631	98	1.631	98
SCIV (MH) <sup>6</sup>	1	1	2.046	124	2.046	124	2.046	124
SCV (HC)	3	2	3.974	240	1.324	80	1.987	120
SCVII (MH) <sup>7</sup>	2	1	4.093	248	2.046	124	4.093	248*
SCVIII (HC)	2	1	4.539	274	2.269	137*	4.539	274**

CI - Con invierno SI - Sin invierno

Métodos: <sup>1</sup> Gardner; <sup>2</sup> Taboada; <sup>3</sup> Poey; <sup>4</sup> Johnson-Villena; <sup>5</sup> Compton-Comstock; <sup>6</sup> Lonquist-Paterniani; <sup>7</sup> Molina.

\*\*\* 1er lugar, \*\* 2o lugar, \* 3er lugar.

**Cuadro 3. Rendimiento de grano (kg ha<sup>-1</sup>) de la V. E. La Barca, derivada del H-22, en comparación con este y otros híbridos (Tomado de: IIA, 1958).**

Variedad	Briseñas, Mich.	Guadalajara, Jal.
V. E. La Barca	4,077	6,600
Bajío H-22	3,896	5,500
L-II (Celaya)	3,397	5,800
V. E. Chapala I	3,760	6,550
H-353 (OEE)	—	6,900
H-352 (OEE)	3,669	6,350
H-309 (OEE)	3,760	6,550

que los híbridos, pero cuya semilla se pudiera sembrar todos los años, sin importar que no fuera tan atractiva para hacer negocio, a diferencia de la semilla híbrida, que es costosa y se recomienda usarla una sola vez (INIA, 1985).

#### Relación con la Selección Familiar

En esencia, el Método de Cruzas AXB, es una selección de familias de hermanos completos. Algo similar, con el nombre de "Método de Mazorca por Surco Modificado" (Modification of Ear-to-Row Procedure), fue dado a conocer muchos años después por Lonquist (1964); pero el método desarrollado por Taboada es más eficiente, como se puede observar de la comparación hecha por Márquez (1985). En el primer tomo de su magna obra sobre Genotecnia Vegetal, este autor presenta una sección muy completa sobre selección familiar y selección combinada, dentro de la cual compara las respuestas esperadas de 25 variantes de selección masal, individual y familiar (Márquez, 1985). Ahí se incluyen las variantes clásicas,

como el Método de Cruzas AXB, que por cierto Márquez bautiza con justicia como Método Taboada. En el Cuadro 2 se condensa parte de esa información y se hace una selección de las variantes, la cual permite constatar la alta eficiencia del método Taboada.

Se pueden distinguir dos etapas en la utilización del Método de Cruzas AXB (IIA, 1958). Antes de 1952, cuando se aplicó a las variedades criollas sobresalientes, se generaron variedades que fueron tipificadas como mejoradas permanentes de alto rendimiento. Después de 1952, se aplicó a las generaciones avanzadas de los mejores híbridos, obteniéndose las Variedades Estabilizadas, mencionadas en algunas ocasiones como Híbridos Estabilizados. Estas poblaciones llegaron incluso a superar ligeramente a los propios híbridos de donde partieron y a otros recomendados, como se puede apreciar en el Cuadro 3. Actualmente, este comportamiento no resulta inadmisibles, como pudo parecerlo en esa época, ya que Molina (1988) ha logrado poblaciones mejoradas de polinización libre que superan a los híbridos tropicales mediante el método que él mismo desarrolló, denominado Selección Combinada Alternante de Familias de Autohermanos el cual es otra variante de la selección familiar.

En cuanto a la segunda etapa, existe información de la obtención de al menos ocho Variedades Estabilizadas (IIA, 1958), enfocadas a El Bajío y a las regiones cálidas secas, derivadas de fuentes de diversa precocidad y origen racial, tales como los tipos Celaya, Bolita y Tuxpeño. Para su obtención se partió de híbridos que ya habían sido lanzados al mercado o de cruzas promisorias (Cuadro 4).

De las variedades de la primera etapa (Cuadro 1), todavía hoy perduran Costeño de Culiacán, Iguala V, Iguala VI,

**Cuadro 4. Variedades estabilizadas obtenidas en la segunda etapa, indicando su origen y adaptación.**

Variedades Estabilizadas	Origen	Adaptación
La Barca	Bajío H-22 ♦ Celaya II	Región del Bajío
Chapala I	Líneas de L-II y Briseñas I	"
Leca 56	Líneas de León II	"
Leca 207	Líneas de León II y Bolita 422	"
Q-I	Líneas de Querétaro I	1500-2000 msnm
Leca 58	Temporal H-58 ♦ Bolita 422	"
Leca 399	Dos líneas de Bolita 422	"
Costeño III	Costeño H-52 ♦ 4 líneas de Llera III	Zonas cálidas secas



**Cuadro 5. Porcentajes del rendimiento de VS-201, Cafime y H-220 respecto a los criollos locales. Promedios de 18 experimentos\* en los estados de Aguascalientes, Zacatecas, Durango y San Luis Potosí. \***

Variedad	Porcentaje / los criollos	Días a floración
VS-201	134.0	65
Cafime	118.4	64
H-220	115.0	77
Criollos	100.0	64

\* Participaron : A. Muñoz O, (1964); M. Luna F. (1969); R. Ortega P. *et al.*, (1970).

Llera III y Cafime. Durante mucho tiempo esta última fue la mejor alternativa para la región semiárida norte-centro (Aguascalientes, Zacatecas, Durango, SLP y el norte de Guanajuato), razón por la cual fue elegida como base para un programa de selección recurrente, que desarrolló el autor de este trabajo, bajo la dirección de Palacios de la Rosa, con la colaboración de diversos investigadores de la región norte-centro. De ese programa, realizado entre 1961 y 1964, se derivó la VS-201, cuyos resultados se muestran en el Cuadro 5.

Otro trabajo relativamente reciente, que muestra el potencial de rendimiento y la amplia adaptación de las variedades mejoradas permanentes, tuvo lugar en el área de Chiautla, ubicada en la Mixteca Baja, Pue. En él se investigó el uso del Modelo 1, para evaluar la resistencia a sequía (Muñoz y Rodríguez, 1988). En el experimento inicial se incluyó Llera III, más otras 19 variedades mejoradas y 61 criollos; el Llera III resultó dentro de los superiores (Cuadro 6).

**Cuadro 6. Rendimiento medio ( $k\ ha^{-1}$ ) de las cinco variedades superiores, de las 81 probadas en dos localidades de Chiautla, Pue. en 1980.**

Variedad	Color de grano	Rendimiento
Compuesto Braquítico	blanco	2835
Colección 124	colorado	2790
Llera III	blanco	2790
Colección 106	blanco	2745
Breve de Padilla	blanco	2700

El Compuesto Braquítico resultó inconsistente a través de los años y el Breve de Padilla muy tardío, de ahí que la investigación se continuó con los tres restantes. Como esquema de selección se usó el Método de Cruzas AxB. Después de seis años de trabajo, se derivó de Llera III la variedad resistente a sequía Chiautla I (Estrada *et al.*, 1988; Muñoz *et al.*, 1988; Hernández y Muñoz, 1988). Un comentario adicional es que esta valiosa variedad permanente tardó 35 años en llegar hasta la Mixteca Baja.

## DISCUSIÓN

El Método de Cruzas AxB genera un aumento relativamente lento de la homocigosis, formando líneas (líneas AB) con grado aceptable de vigor, importante sobre todo en variedades precoces, lo que permite aplicar esquemas de selección recurrente, en los cuales la homocigosis ayuda a hacer eficiente la selección. Por su escaso desarrollo natural, en las variedades precoces la rápida reducción del vigor que causa la autofecundación en las primeras generaciones; conduce a una condición demasiado raquílica, que prácticamente imposibilita el manejo de las líneas autofecundadas.

Al realizarse en forma directa y recíproca, las cruas AxB permiten contar con dos mazorcas del mismo genotipo, lo cual permite la disponibilidad de semilla superior en el doble que en el caso las familias de medios hermanos o de autohermanos, lo cual facilita la ejecución de experimentos bajo el modelo 1 de resistencia a sequía, o al tratar de evaluar la interacción genotipo-ambiente, tan importante en nuestro medio.

Taboada y su grupo dieron especial preferencia a la obtención de resultados, que de la manera más expedita y económica llegaran al productor, sin importar que el tipo de variedad no fuera atractiva para hacer negocio, ni tampoco la cosecha de créditos en las publicaciones, aunque este aspecto ha resultado desventajoso para una justa y oportuna valoración de sus contribuciones. Pese a la desventajosa condición económica, en relación al otro grupo de investigación que prevaleció en esa época, sus resultados alcanzaron los objetivos que se trazaron, pues todavía hoy es posible encontrar variedades que ellos mejoraron en las exploraciones de germoplasma de maíz, algunas de las cuales siguen vigentes como tales o como base de nuevas variedades mejoradas, derivadas de esquemas aplicados recientemente. Se aprecia también



una anticipación importante en las concepciones teóricas y metodológicas, las cuales— enriquecidas después con diversas variantes — han llegado actualmente a ocupar un amplio espacio en el mejoramiento del maíz, sin que exista conciencia de la ubicación en el espacio y en el tiempo, ni del valor de las concepciones de Taboada.

Ante la agresividad exterior para imponer sus criterios y su dominación económica, con el consecuente deterioro tanto de la cultura como de los recursos naturales; ante la trascendencia de que afiancemos una dimensión realista de la originalidad y riqueza de nuestro entorno, tanto material como intelectual; ante la imperiosa necesidad de que tanto las generaciones actuales como las venideras, encuentren y modelen su propio destino, las contribuciones aquí desglosadas, —muestra de lo mucho que hay que revalorizar— adquieren mayor relevancia.

Comentado lo anterior, ahora se aborda una añeja discusión, en torno a la importancia que debe concederse a la obtención de las variedades de polinización libre y el nivel de productividad que de ellas debe esperarse. La posibilidad de que mediante el Método de Cruzas AXB, que es un tipo de selección recurrente, puedan lograrse poblaciones tanto o más rendidoras que las variedades híbridas, fue una idea y un logro bastante significativos de Taboada, que renueva su vigencia en la época actual, a la luz de varias contribuciones sustantivas. Una de ellas, a la cual ya se hizo referencia previamente, es la de Molina (1988), quien demostró en relativamente corto tiempo la factibilidad de obtener sintéticos mediante selección recurrente, superiores en rendimiento a los híbridos comerciales para el trópico mexicano. Otro estudio es el de Duvick (1994), quien investigó el comportamiento de los híbridos de Estados Unidos, obtenidos entre 1930 y 1990. En este trabajo se observa un incremento de rendimiento sostenido de las variedades obtenidas a través de ese periodo. Los incrementos están asociados a mejorías progresivas en la resistencia de las variedades a altas densidades, proporción de área foliar verde, de plantas fértiles y de hojas arriba de la mazorca; resistencia al quebrado, al acame, a las plagas y a las enfermedades; reducción de la sincronía de las floraciones, de la talla de las plantas y del ciclo vegetativo, principalmente. Estos cambios, que en sí explican la mayor proporción del rendimiento, son atribuidos a la acumulación de efectos aditivos inherentes a la selección recurrente, más que a efectos heteróticos. Realmente la mayor proporción de recursos empleados para formar híbridos no tiene justificación, salvo para controlar y

mantener cerrado el genotipo y concentrar ganancias entre los que poseen dicho control, lo cual encierra una actitud antiética, sobre todo en un entorno de pobreza y desnutrición. A la luz de estas consideraciones, el énfasis de Taboada en la obtención de variedades sintéticas, renueva y refuerza su relevancia.

En el año de 1996, el trabajo clásico de Illinois sobre selección para contenido de proteínas y de aceite en el grano de maíz (Dudley, 1974), cumplió cien años de haberse iniciado. Los métodos de selección empleados son modalidades de la selección recurrente. Uno de los aspectos que conciernen más a nuestro análisis, es el hecho de que las tendencias de incremento no han declinado. Este hecho, más la nueva visión que se tiene de la enorme diversidad de variantes de los genes involucrados en los componentes del rendimiento (Hallauer, 1994), a la luz de las nuevas herramientas biotecnológicas, con la existencia incluso de trasposones, que propician la generación de nuevos mutantes en la ya de por sí enorme diversidad de variantes de dichos genes, permiten imaginar que la selección recurrente puede presentar incrementos al infinito, al contrario de como se intuía hace algunos años, en el sentido de que la selección podía conducir en un plazo perentorio, a un agotamiento de la variabilidad y a la ausencia de respuesta en la selección. Fijar tantos factores genéticos, más los nuevos que se están generando, resulta poco menos que imposible, de aquí que cuando no se tienen respuestas a la selección, habría que buscar otras explicaciones y no la ausencia de variación.

La concepción de Taboada, más la luz de las nuevas contribuciones, hace pensar en la conveniencia de consolidar — en los nuevos programas que se están abriendo en las comunidades — bases genéticas proyectadas al infinito con salidas laterales para el productor, e incluso recombinaciones para capitalizar efectos heteróticos, cuando socialmente así se juzgue de utilidad. Convendría desempolvar las bases de los viejos programas para actualizarlas, reconstruirlas y proyectarlas al infinito también, para así estructurar una espina dorsal, unificada, racional, sólida y permanente. Hay ya varias estrategias, que contemplan el establecimiento de dos tipos de bases, una donde la preocupación fundamental sean los enfoques aplicados y otra en la que el acopio de diversidad sea lo más importante.

La consolidación progresiva, mediante selección recurrente de bases genéticas de acuerdo a los patrones varietales,

usando entre otros el Método de Cruzas AXB, en programas de selección en las comunidades de los numerosos valles que posee el territorio mexicano, permitiría un aumento sostenido del rendimiento bajo un esquema razonablemente práctico, a largo plazo. Se aprovecharía el potencial de adaptación vertical que ha sido detectado en los nichos ecológicos (Muñoz *et al.*, 1994), lo cual es congruente con los trabajos clásicos sobre selección masal de la corriente de Molina, donde se demuestra que las ganancias *in situ* son de mayor cuantía que cuando se hace selección para un amplio espectro ecológico (Molina, 1983, Sahagún *et al.*, 1991). De esa manera, no sólo se contribuiría al aprovechamiento de las nuevas dimensiones de la diversidad del maíz que se están descubriendo en México (López *et al.*, 1998; Guerrero *et al.*, 1998), sino incluso a su preservación.

Aprovechar en esta forma este tipo de potencial genético, daría un amplio uso a las concepciones de Edmundo Taboada Ramírez, lo que redundaría en una amplia fuente de empleo para los productores, así como para los agrónomos o afines que no tienen trabajo; además, podría ser un vigoroso factor de mejoría comunitaria, sobre todo si se liga con una estrategia de desarrollo rural; y podría trascender no sólo en nuestro medio sino al de otras partes del mundo.

Estos argumentos, frente al análisis de las contribuciones que nos ocupan, valen la pena de ser considerados, para que hagamos un alto en el camino, con la finalidad de reubicar nuestros enfoques, sobre todo bajo las condiciones críticas que nos aquejan, para generar, en lo posible, resultados más útiles para quienes más los necesitan.

## LITERATURA CITADA

- Colegio de Postgraduados (C.P.). 1984. Las ciencias agrícolas y sus protagonistas. Volumen I. Chapingo, Edo. de Méx., México.
- Dudley, J. W. 1974. Seventy generations of selection for oil and protein in maize. *Crop Sci. Soc. of Amer. Madison, Wis., U.S.A.* p. 212.
- Duvick, D. N. 1994. Maize breeding: past, present, and future. Draft For Presentation to XX Congreso Nacional de Milho e Sorgo, Goiânia-Goiás-Brasil, 25 a 29 de julio de 1994. 12 p.
- Estrada, G. A.; López C., C; Muñoz O., A. y Hernández S., H. 1988. Mejoramiento de la resistencia a sequía en Chiautla, Pue. I. Prueba de variedades de maíz y primer ciclo de selección. *In: Memoria del Seminario Cómo Aumentar la Producción Agropecuaria y Forestal en La Región Mixteca Oaxaqueña. Colegio de Postgraduados, CEICADAR. Puebla, Pue., México.* p. 457-468.
- Falconer, D. S. 1960. Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd. Edinburg and London.
- Guerrero, R. J. de D.; Muñoz O., A.; Tenorio C., M. A. y Lemus S., F. 1998. Selección de maíces criollos en nichos ecológicos de la Región Central Michoacana. *In: Memoria del XVII Congreso de Fitogenética. Acapulco, Gro., 5 a 6 de octubre de 1998. Sociedad Mexicana de Fitogenética.* p. 231.
- Hallauer, A. R. (De). 1994. Specialty Corns. CRC Press, Boca Raton, Fl, U.S.A. 410 p.
- Hernández, S. J.S. y Muñoz O., A., 1988. Selección familiar bajo sequía en tres fuentes genéticas de maíz en la región de Chiautla, Pue. *Agrociencia (México)* 74:283-295.
- Instituto de Investigaciones Agrícolas (IIA). 1958. Renglón agrícola mexicano. Volumen I: investigación agrícola. Secretaría de Agricultura y Ganadería. México, DF., México. 143 p.
- Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA). 1985. Edmundo L. Taboada: una semblanza 1906-1983. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D.F., México. 72 p. (Publicación Especial Núm. 116).
- Lonnquist, J. H. 1964. A modification of the ear-to-row procedure for the improvement of maize populations. *Crop Sci.* 4:227-228.
- López, P.A.; López S., H. y Muñoz O., A. 1998. Selección de maíces criollos en nichos ecológicos del estado de Puebla. *In: Memoria del XVII Congreso de Fitogenética. Acapulco Gro. 5 a 9 de octubre de 1998. Sociedad Mexicana de Fitogenética.* p. 236.
- Márquez, S. F. 1985. Genotecnia vegetal. Tomo I. AGT Editor. México, D.F., México. 357 p.
- Molina, G. J.D. 1983. Selección masal visual estratificada en maíz. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Edo. de Méx., México.
- Molina, G. J.D. 1988. Selección familiar combinada alternante. *Agrociencia (México)* 74: 65-71.
- Sahagún, C. L.; Molina G., J. D.; Castillo G., F. y Sahagún C., J. 1991. Efecto de la selección masal en las varianzas genéticas de la variedad de maíz Zac-58. *Agrociencia, Serie Fitociencia (México)* 2:65-79.

- Muñoz, O. A.; López C., C. y Estrada G., J.A. 1988. Mejoramiento de la resistencia a sequía en Chiautla, Pue. II. Selección en dos maíces blancos y en un azul. *In: Memoria del Seminario Cómo Aumentar la Producción Agropecuaria y Forestal en la Región Mixteca Oaxaqueña. Colegio de Postgraduados, CEICADAR. Puebla, Pue., México. p. 469-486.*
- Muñoz, O. A. and Rodríguez O., J. L. 1988. Models to evaluate drought resistance. *In: Uger, P. W.; Sneed, T.V.; Jordan, W. R. and Jensen, R. (eds). Challenges in dryland agriculture: a global perspective. Proceeding International Conference on Dryland Farming. Texas Agric. Exp. Sta. U.S.A.*
- Muñoz, O. A.; Santacruz V., A.; Gil M., A.; Olvera H., J. I.; Velázquez R., P.; Romero P., J. y Romero C., N. 1994. Adaptación horizontal y vertical en maíz. *In: Memorias II Congreso Latinoamericano de Genética y XV Congreso de Fitogenética. Sociedad Mexicana de Fitogenética. Chapingo, Edo. de Méx. México. p. 361.*
- Palacios de la R., G. 1964. Mejoramiento del maíz en México. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, Edo. de Méx., México.
- Palacios de la R., G. 1985. Memoraciones. Mejoramiento del maíz en México. *Revista Chapingo (México) 47 (49):9-43.*
- Taboada, R. E. s.a. Equilibrio genético en poblaciones reproducidas en parte por fecundación cruzada y en parte por autofecundación. Escuela Nacional de Agricultura, Departamento de Fitotecnia. Chapingo, Edo. de Méx., México. 21 p.



ANEXO I  
EQUILIBRIO GENETICO EN POBLACIONES REPRODUCIDAS EN PARTE POR FECUNDACIÓN CRUZADA  
Y EN PARTE POR AUTOFECUNDACIÓN

Por Edmundo Taboada R.

Considerando a un par Elelomórfico A-a, la composición genotípica de una población cualquiera  $F_0$ , es:

$$F_0 = \alpha AA + \beta Aa + \gamma aa$$

Identidad en la que las frecuencias, satisfacen la condición:

$$\alpha + \beta + \gamma = 1$$

Si la reproducción se hace de manera que con una frecuencia  $m$  ocurra autofecundación, en tanto que la frecuencia de la fecundación cruzada sea  $1 - m$ , en la población  $F_0$  al reproducirse, se presentarán los siguientes apareamientos:

AUTO FECUNDACIÓN	FECUNDACIÓN CRUZADA
Apareamiento      Frecuencia	Apareamiento      Frecuencia
(AA) x (AA) ----- $m \alpha$	(AA) x (AA) ----- $(1 - m) \alpha^2$
(Aa) x (Aa) ----- $m \beta$	(Aa) x (Aa) ----- $(1 - m) \beta^2$
(aa) x (aa) ----- $m \gamma$	(aa) x (aa) ----- $(1 - m) \gamma^2$
	(AA) x (Aa) ----- $2 (1 - m) \alpha \beta$
	(AA) x (aa) ----- $2 (1 - m) \alpha \gamma$
	(Aa) x (aa) ----- $2 (1 - m) \beta \gamma$

De estos apareamientos se originará la población  $F_1$ , cuya composición genotípica es:

$$= [m \alpha + (1 - m) \alpha^2] AA + [m \beta + (1 - m) \beta^2] [\frac{1}{4} AA + \frac{1}{2} Aa + \frac{1}{4} aa]$$

$$+ [m \gamma + (1 - m) \gamma^2] aa + 2 (1 - m) [\frac{1}{2} \alpha \beta \frac{1}{2} AA + \frac{1}{2} Aa +$$

$$2 (1 - m) \alpha \gamma Aa + 2 (1 - m) \beta \gamma \frac{1}{2} Aa + \frac{1}{2} aa .$$

$$F_1 = [m (\alpha + \frac{1}{4} \beta) + (1 - m) (\alpha + \frac{\beta}{2})^2] AA$$

$$+ [ \frac{1}{2} m \beta + (1 - m) (\frac{1}{2} \beta^2 + \alpha \beta + 2 \alpha \gamma + \beta \gamma) ] Aa$$

$$+ [m (\gamma + \frac{1}{4} \beta) + (1 - m) (\gamma + \frac{\beta}{2})^2] aa$$

En esta identidad se comprueba fácilmente que las frecuencias de los tres genotipos suman la unidad; por esta razón, la composición genotípica de  $F_1$  puede también escribirse como sigue:

$$F_1 = [m (\alpha + \frac{1}{4} \beta) + (1 - m) (\alpha + \frac{\beta}{2})^2] AA$$

$$+ [ (1 - m) (\alpha + \frac{1}{2} \beta + \gamma) - (1 - m) (\alpha + \frac{1}{2} \beta)^2$$

$$- (1 - m) (\gamma + \frac{1}{2} \beta)^2 ] Aa$$

$$+ [m (\gamma + \frac{1}{4} \beta) + (1 - m) (\gamma + \frac{1}{2} \beta)^2] aa$$

Poniendo en vez de  $\beta$  su valor  $\beta = 1 - \alpha - \gamma$

$$F_1 = [ \frac{m}{4} (1 + 3 \alpha - \gamma) + \frac{1 - m}{4} (1 + \alpha - \gamma)^2 ] AA$$

$$+ [ (1 - \frac{m}{2}) (1 + \alpha + \gamma) - \frac{1 - m}{4} (1 + \alpha - \gamma)^2 -$$

## Continuación Anexo I

$$\frac{1-m}{4} (|\alpha - \gamma|^2) Aa + \\ + \left[ \frac{m}{4} |\alpha + \gamma - (\alpha - \gamma)| + \frac{1-m}{4} (|\alpha - \gamma|^2) \right] aa$$

Haciendo algunas reducciones, se obtiene:

$$F_1 = \left[ \frac{m}{2} \alpha + \frac{1-m}{4} \{ | + (\alpha - \gamma) | \} + \frac{1-m}{4} \{ | + (\alpha - \gamma) | \}^2 \right] AA \\ + \left[ \frac{1}{2} \{ | - \alpha + \gamma | \} - \frac{m}{2} \{ \alpha + \gamma - (\alpha - \gamma) \} \right] Aa \\ \left[ \frac{m}{2} \gamma + \frac{m}{4} \{ | - (\alpha - \gamma) | \} + \frac{1-m}{4} \{ | - (\alpha - \gamma) | \}^2 \right] aa$$

Llamando:

$$\alpha_1 = \frac{m}{2} \alpha + \frac{m}{4} \{ | + (\alpha - \gamma) | \} + \frac{1-m}{4} \{ | + (\alpha - \gamma) | \}^2$$

$$\beta_1 = \frac{1}{2} \{ | - (\alpha - \gamma) | \} - \frac{m}{2} \{ \alpha + \gamma - (\alpha - \gamma) \}$$

$$\gamma_1 = \frac{m}{2} \gamma + \frac{m}{4} \{ | - (\alpha - \gamma) | \} + \frac{1-m}{4} \{ | + (\alpha - \gamma) | \}^2$$

Se puede simplemente escribir:

$$F_1 = \alpha_1 AA + \beta_1 Aa + \gamma_1 aa$$

Se puede fácilmente comprobar que:

$$\alpha_1 - \gamma_1 = \alpha - \gamma$$

La composición genotípica de la población  $F_1 = \alpha_1 AA + \beta_1 Aa + \gamma_1 aa$

Tiene exactamente la misma forma que la composición genotípica de  $F_0$ . Si a  $F_1$  se le reproduce del mismo modo que a  $F_0$  se obtendrá  $F_2$ , cuya composición genotípica tiene que ser:

$$F_2 = \alpha_2 AA + \beta_2 Aa + \gamma_2 aa$$

en la que  $\alpha_2, \beta_2, \gamma_2$  guardan con  $\alpha_1, \beta_1, \gamma_1$  las mismas relaciones que  $\alpha, \beta$  y  $\gamma$ . Por lo tanto, se tiene:

$$\alpha_2 = \frac{m}{2} \alpha_1 + \frac{m}{4} \{ | + (\alpha_1 - \gamma_1) | \} + \frac{1-m}{4} \{ | + (\alpha - \gamma) | \}^2$$

$$\beta_2 = \frac{1}{2} \{ | - (\alpha_1 - \gamma_1) | \} - \frac{m}{2} \{ \alpha_1 + \gamma_1 - (\alpha_1 - \gamma_1) \} = | - (\alpha_2 - \gamma_2) |$$

$$\gamma_2 = \frac{m}{2} \gamma_1 + \frac{m}{4} \{ | - (\alpha_1 - \gamma_1) | \} + \frac{1-m}{4} \{ | - (\alpha_1 - \gamma_1) | \}^2$$

## ANEXO II

CUADRO No. 1

COMPOSICIÓN GENOTÍPICA DE LAS DESCENDENCIAS SUCESIVAS DE UNA POBLACION INICIAL F<sub>0</sub>

Valores de m	m = 0			m = 0.10			m = 0.25			m = 0.50			m = 0.75			m = 1.00		
	$\alpha$	$\beta$	$\delta$	$\alpha$	$\beta$	$\delta$	$\alpha$	$\beta$	$\delta$	$\alpha$	$\beta$	$\delta$	$\alpha$	$\beta$	$\delta$	$\alpha$	$\beta$	$\delta$
F <sub>0</sub>	0.000 000	1.000 000	0.000 000	0.000 000	1.000 000	0.000 000	0.000 000	1.000 000	0.000 000	0.000 000	1.000 000	0.000 000	0.000 000	1.000 000	0.000 000	0.000 000	1.000 000	0.000 000
F <sub>1</sub>	0.250 000	0.500 000	0.250 000	0.250 000	0.500 000	0.250 000	0.250 000	0.500 000	0.250 000	0.250 000	0.500 000	0.250 000	0.250 000	0.500 000	0.250 000	0.250 000	0.500 000	0.250 000
F <sub>2</sub>	0.250 000	0.500 000	0.250 000	0.262 500	0.465 000	0.262 500	0.281 250	0.437 500	0.012 500	0.312 500	0.375 000	0.312 500	0.343 750	0.312 500	0.343 750	0.375 000	0.250 000	0.375 000
F <sub>3</sub>				0.263 125	0.473 750	0.263 125	0.285 156	0.429 687	0.285 156	0.328 125	0.343 750	0.328 125	0.378 906	0.242 188	0.378 906	0.437 500	0.125 000	0.437 500
F <sub>4</sub>				0.263 156	0.473 687	0.263 156	0.285 644	0.428 711	0.285 644	0.332 031	0.335 937	0.332 031	0.392 090	0.215 820	0.392 090	0.468 750	0.062 500	0.468 750
F <sub>5</sub>				0.263 158	0.473 684	0.263 158	0.285 706	0.428 589	0.285 706	0.333 008	0.333 984	0.333 008	0.397 034	0.205 933	0.397 034	0.484 375	0.031 250	0.484 375
F <sub>6</sub>										0.333 252	0.333 496	0.333 252	0.398 887	0.202 225	0.398 887	0.492 187	0.015 625	0.492 187
F <sub>7</sub>										0.333 313	0.333 374	0.333 313	0.399 583	0.200 835	0.399 583	0.496 094	0.007 812	0.496 094
F <sub>8</sub>													0.399 843	0.200 313	0.399 843	0.498 047	0.003 906	0.498 047
F <sub>9</sub>																0.499 023	0.001 953	0.499 023
F <sub>10</sub>																0.499 512	0.000 976	0.499 512
F <sub>∞</sub>	0.250 000	0.500 000	0.250 000	0.263 158	0.473 684	0.263 158	0.285 714	0.428 571	0.285 714	0.333 333	0.333 333	0.333 333	0.400 000	0.200 000	0.400 000	0.500 000	0.000 000	0.500 000

CUADRO No. 2

COMPOSICIÓN GENOTÍPICA DE LAS DESCENDENCIAS SUCESIVAS DE UNA POBLACION INICIAL F<sub>0</sub>

Valores de m	m = 0			m = 0.10			m = 0.25			m = 0.50			m = 0.75			m = 1.00		
	$\alpha$	$\beta$	$\delta$	$\alpha$	$\beta$	$\delta$	$\alpha$	$\beta$	$\delta$	$\alpha$	$\beta$	$\delta$	$\alpha$	$\beta$	$\delta$	$\alpha$	$\beta$	$\delta$
F <sub>0</sub>	0.400 000	0.500 000	0.100 000	0.400 000	0.500 000	0.100 000	0.400 000	0.500 000	0.100 000	0.400 000	0.500 000	0.100 000	0.400 000	0.500 000	0.100 000	0.400 000	0.500 000	0.100 000
F <sub>1</sub>	0.422 500	0.455 000	0.122 500	0.432 750	0.434 500	0.132 750	0.448 125	0.403 750	0.148 125	0.473 750	0.352 500	0.113 750	0.499 375	0.301 250	0.199 375	0.525 000	0.250 000	0.225 000
F <sub>2</sub>	0.422 500	0.455 000	0.122 500	0.434 387	0.431 225	0.134 387	0.454 141	0.391 719	0.154 141	0.492 187	0.315 625	0.192 187	0.536 641	0.226 718	0.236 641	0.587 500	0.125 500	0.287 500
F <sub>3</sub>				0.434 469	0.431 061	0.134 469	0.454 893	0.390 215	0.154 893	0.496 797	0.306 406	0.196 797	0.550 615	0.198 770	0.250 615	0.618 750	0.062 500	0.318 750
F <sub>4</sub>				0.434 473	0.431 053	0.134 473	0.454 987	0.390 027	0.154 987	0.497 919	0.304 102	0.197 949	0.555 856	0.188 288	0.255 856	0.634 375	0.031 250	0.334 375
F <sub>5</sub>							0.454 998	0.390 003	0.154 998	0.498 237	0.303 525	0.198 237	0.557 821	0.184 358	0.257 821	0.642 187	0.015 625	0.342 187
F <sub>6</sub>										0.498 309	0.303 381	0.198 309	0.558 558	0.182 884	0.258 558	0.646 094	0.007 812	0.346 094
F <sub>7</sub>										0.498 327	0.303 345	0.198 327	0.558 834	0.182 332	0.258 834	0.648 047	0.003 906	0.348 047
F <sub>8</sub>										0.498 332	0.303 336	0.198 332	0.558 938	0.182 124	0.258 938	0.648 023	0.001 953	0.349 023
F <sub>9</sub>													0.558 977	0.182 046	0.258 977	0.649 512	0.000 976	0.349 512
F <sub>10</sub>													0.558 991	0.182 018	0.258 991	0.649 756	0.000 488	0.349 756
F <sub>∞</sub>	0.422 500	0.455 000	0.122 500	0.434 474	0.431 052	0.134 474	0.455 000	0.390 000	0.155 000	0.498 333	0.303 333	0.198 333	0.559 000	0.182 000	0.259 000	0.650 000	0.000 000	0.350 000