

INTERPRETACION DE LA VARIANZA FENOTIPICA CUANDO SE CONSIDERAN EFECTOS GENETICOS, AMBIENTALES E INTERACCION GENETICO AMBIENTAL

Lauro Bucio Alanís¹

Rama de Genética, Colegio de Postgraduados, Chapingo, Méx.

Sinopsis

En el presente trabajo se discute la importancia que tienen los efectos genéticos producidos por cambios en el medio ambiente y los resultantes de la interacción entre estas dos causas de variación. Se hace la especificación matemática de efectos genotípicos ambientales y de la interacción genético-ambiental y se encuentran las ecuaciones con la partición de la varianza fenotípica en sus partes componentes, para diferentes familias formadas en las generaciones subsecuentes al cruzamiento entre dos líneas homocigóticas.

Summary

The genetical effects produced by changes of the environment and the resulting of the interaction between these two sources of variation are discussed in this study. The mathematical specification of the genotypical effects of the environment and the genetic-environmental interaction is found. Also, the equations with the distribution of its components are found for different families formed in the generations after the cross of two homozygotic lines.

Introducción

La variabilidad es la materia prima con la que trabajan los fitomejoradores para aumentar los rendimientos. Con estas palabras es frecuente iniciar una plática, un artículo o un libro relativo al mejoramiento de cultivos, pero, ¿es este concepto ampliamente entendido y tomado en consideración cuando trabajamos para aumentar la producción de las cosechas? En mi opinión creo que no.

Las diferencias en producción que observamos en diferentes individuos tienen dos orígenes; uno genético y otro ecológico o ambiental. El genetista o fitomejorador, para seleccionar los individuos que utilizará para desarrollar líneas, híbridos, sintéticos o variedades mejoradas, trata por todos los medios de evaluar sus materiales en las condiciones más uniformes posibles, "para poder detectar aquellos individuos con los genotipos favorables que han de ser seleccionados". Por otra parte, los especialistas en factores ambientales, como por ejemplo los relacionados con fertilidad de los suelos, irrigación, etc., que en una forma u otra cambian el medio ambiente para mejorar las condiciones de desarrollo de las plantas y obtener cosechas más productivas, frecuentemente realizan sus experimentos utilizando un solo genotipo para la evaluación.

Este sistema de trabajo en el cual los genetistas y los ambientalistas realizan sus investigaciones en forma total o casi totalmente separada, tiene como resultado que la interacción o efecto conjunto de factores genéticos y ambientales en el rendimiento no puede ser estudiado, y esto, en mi concepto, es uno de los cuellos de botella que

¹ Director del Colegio de Postgraduados, E.N.A., Chapingo, Méx., México.

limitan en la actualidad el desarrollo de una tecnología que permita el incremento de la producción por unidad de superficie a niveles más elevados.

Un ejemplo claro de lo que hemos afirmado es el siguiente: es bien conocido que en muchos casos los híbridos o variedades "mejoradas por selección" en los campos experimentales, generalmente bajo condiciones de buena fertilidad y prácticas culturales, al ser evaluados en diferentes niveles de fertilidad, muestran un incremento mayor en rendimiento al aumentar por ejemplo la dosis de nitrógeno que se aplica al suelo, que las variedades no seleccionadas, es decir que existe una fuerte interacción genotipo-ambiente (en este caso el factor ambiental es nivel de nitrógeno aplicado al suelo). Aparentemente el fitomejorador, al seleccionar sus variedades dentro de los campos experimentales con buenas condiciones de fertilidad, ha seleccionado "inconscientemente" genotipos con una mayor capacidad de aprovechamiento del nitrógeno aplicado en forma de fertilizante. Es por estas razones que es importante describir la partición de la varianza fenotípica considerando efectos genéticos, ambientales y la interacción genético-ambiental.

En el presente trabajo se intenta una partición de la variabilidad fenotípica total en sus partes componentes, la partición que se hace de la porción de variabilidad correspondiente a efectos de origen genético es idéntica a la descrita por Fisher (1918) (7) y Mather (1949) (11). La correspondiente a efectos de origen ambiental y de los resultantes de la interacción genético-ambiental se hace con las definiciones y modelos desarrollados antes por Bucio (1966) (1) (2), Bucio y Hill (1966) (3) y Bucio, Perkins y Jinks (1969) (4); esta partición pretende rendir información respecto a la forma en que el medio ambiente afecta los diferentes genotipos. La partición completa de la variabilidad fenotípica puede permitir a los genetistas y a los ambientalistas desarrollar la planeación de programas conjuntos de incremento de la producción unitaria.

Los factores de la variabilidad

La expresión fenotípica o el rendimiento, en el caso que más nos importa, depende de dos factores: uno genético y otro ambiental, y cualquier cambio, cualitativo o cuantitativo, en uno o ambos de estos factores, producirá un efecto fenotípico diferente; es por esto que los llamamos generalmente factores de variabilidad; o para casos específicos, como el de un genotipo dado en un ambiente específico, se denominan factores de la producción.

Estos factores de la variabilidad así descritos, son muy generales y requieren para ser entendidos, de una especificación más detallada y precisa, que permita hacer planes lógicos de selección conducentes a un aumento de la producción, o sea, a una mayor expresión fenotípica.

Johansen (1901) citado por Mather (11) fue el primero en especificar que el fenotipo es el resultado de la acción aditiva de dos factores, uno genético y otro ecológico; posteriormente Fisher (1918) (7); Fisher, Immer y Tedin (1931) (8) hicieron una especificación más completa de los efectos genéticos; ellos empezaron definiendo la varianza fenotípica como la suma de varianza genética y varianza ambiental y la varianza genética la dividieron en sus partes componentes de acuerdo a los conoci-

mientos de genética Mendeliana de la época: en varianza aditiva, de dominancia y epistática. En los procedimientos operativos desarrollados por estos investigadores y ampliados por Mather (1949) (11); la variación fenotípica total se obtiene a partir de la medición del fenotipo en individuos de poblaciones segregantes; la variación ambiental se obtiene a partir de la medición de individuos de un mismo genotipo: líneas homocigóticas, o individuos heterocigóticos propagados asexualmente. Se argumentó que si la varianza ecológica, estimada como se indica anteriormente, se substrahe de la varianza fenotípica, el remanente es la varianza puramente genotípica y ésta a su vez es dividida por diversos procedimientos en sus partes componentes.

Así, por ejemplo, se considera que la varianza fenotípica de una F_2 tiene dos componentes, uno genético y uno ambiental.

La varianza genética se divide a su vez en dos partes, en el modelo más simple, una porción derivada de la acción aditiva de los genes (D), y la otra proveniente de las desviaciones de dominancia (H) (ver Mather [1949] 11); en tal forma que la varianza fenotípica f de una F_2 queda expresada como sigue:

$$V_{F_2} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + E.$$

El procedimiento descrito para la partición de la varianza fenotípica, hecho por genetistas, centra la atención en los efectos genotípicos y subestima la de los efectos ambientales; el resultado de este procedimiento, aunque parece paradójico, es que hay una subestimación de la varianza genética, como demostraremos más adelante en este trabajo.

El procedimiento planteado para la partición de la varianza fenotípica, supone que los efectos genéticos y ambientales son independientes como lo planteó originalmente Johansen, tal suposición no puede ser sostenida en nuestros días, pues hay una gran cantidad de información acumulada por genetistas y mejoradores de plantas y animales, que es evidencia de que la interacción genético-ambiental está presente con más frecuencia que ausente. Esto ha sido demostrado por el análisis de varianza de experimentos repetidos en dos o más ambientes en los que comúnmente se encuentra que la interacción genotipos x ambientes es significativa y por otra parte, por el hecho de que genotipos homogéneos diferentes, ya sean homocigóticos o heterocigóticos, tienen en general diferente varianza.

Aunque parece obvio el considerar que la varianza producida por una población de individuos de idéntico genotipo tiene un origen puramente ambiental; hay un error en hacer la generalización de que cualquier genotipo, al desarrollarse en una misma serie de medios ambientes, producirá la misma varianza fenotípica, pues esto equivale a ignorar las propiedades homeostáticas particulares de cada genotipo; esto es lo mismo que decir que se ignora la presencia de la interacción genético-ambiental. Por otra parte, ha sido demostrado que las propiedades homeostáticas, o la estabilidad que muestran diferentes genotipos está bajo control genético, y depende directamente de la arquitectura o balance interno del material genético en el individuo, Bucio (1966) (1).

En esta investigación, se hace la división en sus partes componentes, de la varianza fenotípica resultante en las generaciones que se suceden después del cruzamiento entre dos líneas homocigóticas. Al hacer esto, se toman en consideración (dándoles igual importancia) los efectos genéticos, ambientales y de interacción genético ambiental.

Modelo genético matemático

El modelo genético matemático que se presenta, es una extensión de los modelos presentados antes por Fisher (1918) (7) y Mather (1949) (11).

En el caso que nos ocupa, los efectos ambientales no son estimados exclusivamente a partir de genotipos homogéneos y se considera que los efectos genéticos y ambientales pueden o no ser independientes, por lo tanto, el efecto fenotípico estará expresado como sigue:

$$f = G + E + GE$$

o sea que el fénotipo está compuesto de tres partes aditivas, un efecto genético G , uno ambiental E y la interacción entre éstos GE .

Con esto podemos hacer la especificación fenotípica de dos líneas homocigóticas y del híbrido F_1 entre ellas, en la forma siguiente (ver Bucio 1966, Bucio y Hill 1966) (1) (3):

$$L_1 = \bar{u} - [d] + \epsilon - \gamma d$$

$$L_2 = u + [d] + \epsilon + \gamma d$$

$$F_1 = u + [h] + \epsilon + \gamma h$$

En donde los parámetros incluidos se definen como sigue:

- u Efecto promedio general de las dos líneas L_1 y L_2 en todos los medios ecológicos.
- $[d]$ Efecto aditivo promedio de todos los genes en cada línea y en cada medio ambiente.
- $[h]$ Efecto de dominancia promedio de todos los genes en cada medio ambiente.
- ϵ Efecto del medio ambiente.
- γd Interacción de efectos aditivos con el medio ambiente.
- γh Efecto de interacción de efectos de dominancia o heterocigóticos con el medio ambiente.

Es claro que $\Sigma \epsilon = 0$; $\Sigma \gamma d = 0$ y $\Sigma \gamma h = 0$.

Estas especificaciones son realistas y toman en cuenta los efectos genéticos, ambientales e interactivos. Las varianzas que cada uno de estos genotipos L_1 , L_2 y F_1 mostrarán en una serie de medios ambientales dados, serán:

$$V_{(L_1)} = V\epsilon + V\gamma d - 2 \text{cov}\epsilon\gamma d \dots\dots\dots (1)$$

$$V_{(L_2)} = V\epsilon + V\gamma d + 2 \text{cov}\epsilon\gamma d \dots\dots\dots (2)$$

$$V_{(F_1)} = V\epsilon + V\gamma h + 2 \text{cov}\epsilon\gamma h \dots\dots\dots (3)$$

Puede verse que la varianza de poblaciones homogéneas de individuos con cada uno de estos genotipos, no es necesariamente la misma, sino que cada una tiene tres componentes que pueden diferir en magnitud y signo; $V(\varepsilon)$ que es puramente ambiental y común a los tres genotipos y de hecho a cualquier otro genotipo, otra $V(\gamma_d)$ o $V(\gamma_h)$, que provienen de la interacción genético ambiental de genes en estado homocigótico y heterocigótico, y definen las propiedades homeostáticas de cada genotipo, respectivamente, y por último, un efecto que mide la interdependencia de los dos efectos anteriores, ambiental e interacción genético-ambiental $cov\varepsilon\gamma_d$ o $cov\varepsilon\gamma_h$.

El que estos parámetros son reales y suficientes para explicar diferencias en las varianzas fenotípicas de poblaciones con genotipos homogéneos, ha sido demostrado con anterioridad por Bucio (1966) (1) (2) en experimentos de *Nicotiana rustica*. Los resultados obtenidos por Finaly y Wilkinson (1965) (6) en experimentos de trigo sembrados en diferentes medios ambiente, aunque no muestran la participación de la varianza fenotípica aquí propuesta; obviamente pueden ser explicados con nuestro modelo. Los experimentos de Langridge (1962) (10) en *Arabidopsis thaliana* y de Thoday 1953 (12) en *Drosophila* spp. son también indicativos de que el modelo propuesto puede generalizarse a un amplio número de organismos y caracteres diferentes.

Los parámetros enumerados: ε , γ_d , γ_h , y $cov\varepsilon\gamma_d$ y $cov\varepsilon\gamma_h$ han sido descritos para el caso de macro-ambientes, Bucio (1966) (1) (2). Por analogía podemos considerar que dichos parámetros son igualmente existentes para el caso de micro-ambientes o autoecológicos. Tales parámetros serán denotados aquí primos para distinguirlos de los relativos a macro-ambientes; así por ejemplo ε' será la desviación aditiva micro-ambiental asociada con las condiciones autoecológicas a las que en particular está sometido en su desarrollo cada individuo en particular y similarmente para los otros parámetros.

Obviamente los efectos lineares γ'_d y γ'_h tienen valores característicos para cada individuo con genotipo diferente y en cada medio micro-ambiental. Los parámetros: $cov\varepsilon'\gamma'_d$ y $cov\varepsilon'\gamma'_h$ tienen valores característicos para cada genotipo, pero son constantes en todos los medios micro-ambientales; en tanto que ε' es constante para todos los genotipos, pero cambia en magnitud según la condición micro-ambiental en la que se desarrolla el individuo.

Estos parámetros son tales que:

$$\gamma'_d = \frac{cov\varepsilon'\gamma'_d}{V\varepsilon'} \varepsilon' \quad \text{y} \quad \gamma'_h = \frac{cov\varepsilon'\gamma'_h}{V\varepsilon'} \varepsilon'$$

En otras palabras la interacción genético-ambiental está correlacionada linealmente con los efectos ambientales.

Desafortunadamente estos parámetros no pueden ser estimados para cada individuo en particular debido a la imposibilidad de desarrollar dos o más individuos en exactamente las mismas condiciones micro-ambientales; sin embargo, es posible estimar las varianzas y covarianzas de estos parámetros en una serie de poblaciones con estructura conocida; resolver las ecuaciones encontradas para las incógnitas que

presentan nuestros parámetros y conocer así su densidad. El significado preciso de estas varianzas y covarianzas será tratado más adelante.

Las ecuaciones que representan las esperanzas de diferentes poblaciones las encontramos como sigue: tomemos el caso de una F_2 y consideremos la segregación de 1 locus en el cual ocurren dos alelos A y A' ; tendremos tres genotipos posibles, que ocurrirán con frecuencia definida y cada uno de estos genotipos podrá tener dos formas generales de esperanza, según se desarrolle en un ambiente superior al promedio (+), o inferior a éste (—); como lo representamos en el Cuadro 1.

CUADRO 1

Esperanzas fenotípicas de individuos constituyentes de una F_2 al desarrollarse en medios ambiente (+) y (—)

GENOTIPO	AA	AA'	$A'A'$
Frecuencia.....	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$
Esperanza en ambiente (+)....	$-d + \epsilon' - \gamma'_d$	$h + \epsilon' + \gamma'_h$	$d + \epsilon' + \gamma'_d$
Esperanza en ambiente (—)....	$-d - \epsilon' + \gamma'_d$	$h - \epsilon' - \gamma'_h$	$d - \epsilon' - \gamma'_d$

La varianza de esta F_2 , tomando en consideración los efectos ambientales positivos y negativos será:

$$V_{(F_2)} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + V\epsilon' + \frac{1}{2} V\gamma'_d + \frac{1}{2} V\gamma'_h + \text{cov}\epsilon' \gamma'_h \dots (4)$$

Otra forma de considerar el problema para la derivación de la varianza fenotípica de la F_2 es argumentando en la forma siguiente:

La consecuencia directa de la interacción genético-ambiental es que los genotipos AA ; AA' y $A'A'$ que podemos asociar con L_1 ; F_1 y L_2 respectivamente, producen diferentes varianzas al ser desarrollados en la misma serie de micro-ambientes, o sea que: $VL_1 \neq VL_2 \neq VF_1$ y como resultado, la varianza fenotípica de una F_2 será:

$$V_{(F_2)} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + \frac{1}{4} V(L_1) + \frac{1}{2} V(F_1) + \frac{1}{4} V(L_2) \dots (5)$$

Esta esperanza, aunque menos explícita, es equivalente a la de la ecuación (4) encontrada antes; esto puede demostrarse si en la ecuación (5) sustituimos $V(L_1)$; $V(F_1)$ y $V(L_2)$ por sus esperanzas dadas por las ecuaciones (1), (2) y (3); al reducir términos encontramos la ecuación (4).

Si siguiendo un procedimiento similar podemos encontrar las esperanzas de otras poblaciones de estructura conocida, como por ejemplo las retrocruzas de la F_1 a sus dos líneas progenitoras, la F_3 ; retrocruza de individuos F_2 hacia las líneas L_1 , L_2 y al híbrido F_1 entre ellas. Las esperanzas fenotípicas de estas poblaciones serán como sigue:

CUADRO 2

Componentes de la varianza fenotípica

$L_1 = \underline{V\epsilon' + V\gamma_d - 2 \text{ cov}\epsilon'\gamma_d}$
$L_2 = \underline{V\epsilon' + V\gamma_d + 2 \text{ cov}\epsilon'\gamma_d}$
$F_1 = \underline{V\epsilon' + V\gamma_h + 2 \text{ cov}\epsilon'\gamma_h}$
$F_2 = 0.5D + 0.25H + \underline{V\epsilon' + 0.5V\gamma_d + 0.5V\gamma_h + \text{cov}\epsilon'\gamma_h}$
$RC_1 = 0.25D + 0.25H - 0.5F + \underline{V\epsilon' + 0.5V\gamma_d - \text{cov}\epsilon'\gamma_d + 0.5V\gamma_h + \text{cov}\epsilon'\gamma_h}$
$RC_2 = 0.25D + 0.25H + 0.5F + \underline{V\epsilon' + 0.5V\gamma_d + \text{cov}\epsilon'\gamma_d + 0.5V\gamma_h + \text{cov}\epsilon'\gamma_h}$
$F_2 \times L_1 = 0.25D + 0.25H + \underline{V\epsilon' + 0.5V\gamma_d - \text{cov}\epsilon'\gamma_d + V_h + \text{cov}\epsilon'\gamma_h}$
$F_2 \times L_2 = 0.25D + 0.25H + \underline{V\epsilon' + 0.5V\gamma_d + \text{cov}\epsilon'\gamma_d + 0.5V\gamma_h + \text{cov}\epsilon'\gamma_h}$
$F_2 \times F_1 = 0.5D + 0.25H + \underline{V\epsilon' + 0.5V\gamma_d + 0.5V\gamma_h + 0.5 \text{ cov}\epsilon'\gamma_h}$
$F_3 = 0.75D + 0.1875H + \underline{V\epsilon' + 0.75V\gamma_d + 0.25V\gamma_h + 0.5 \text{ cov}\epsilon'\gamma_h}$

Significado de los parámetros que componen el fenotipo

Los parámetros D y H son las varianzas aditivas y de dominancia, respectivamente, como las describió Mather (1949) (11).

El parámetro F estima los términos dh y aparecen únicamente en generaciones con frecuencias génicas desiguales como es el caso de las retrocruzas. Cuando $\mu = v = 0.5$, entonces:

$$F = 0; \text{ pero si } \mu \neq v \text{ entonces:}$$

$$F = 8 \sum \mu v (\mu - v) dh \text{ (Jinks, 1954) (9);}$$

este parámetro mide la dirección de dominancia.

Si $H = 0$, esto es, si no hay varianza de dominancia, entonces debemos esperar que $F = 0$ también; pero si H tiene un valor real, entonces F puede ser negativa, cero, o positiva; si el valor de F es negativo, esto indica que en promedio hay más genes que muestran dominancia en el sentido que reduce la expresión del carácter, o bien que la magnitud del efecto de dominancia para los genes que disminuyen la

expresión del carácter es mayor que la de los genes que muestran dominancia para una mayor expresión del carácter. Si el valor de F es positivo, una situación simétrica a la anterior es la operante; y si $F = 0$ quiere decir que la dominancia es ambidireccional y los efectos dh se cancelan unos con otros.

$V\epsilon'$ es la varianza proveniente de efectos puramente ambientales; este parámetro es común a cualquier genotipo que se desarrolle bajo una misma serie de condiciones ambientales, $V\epsilon'$ aparece en la esperanza de cualquier tipo de generación y siempre está afectado por el coeficiente 1.

$V\gamma_d$ y $V\gamma_h$ son las varianzas aditiva y de dominancia, respectivamente, de las componentes aditiva y de dominancia de la interacción genético ambiental, y provienen de los factores genéticos que determinan las propiedades homeostáticas del material en estudio. Estas componentes representan la cantidad de varianza genética disponible para que la selección natural o artificial opere en lo referente a estabilidad, definida ésta como la propiedad de un genotipo a resistir cambios en su expresión fenotípica bajo diferentes condiciones ambientales.

Los parámetros $\text{Cov}\epsilon'\gamma'_d$ y $\text{Cov}\epsilon'\gamma'_h$ representan diferencias genéticas que pueden ser definidas como la potencialidad de los genotipos homocigotes y heterocigóticos, respectivamente, para aumentar o disminuir su expresión fenotípica en un medio ambiente cambiante.

Resumiendo. la varianza fenotípica tiene 8 componentes:

$$Vf = D + H + F + V\epsilon' + V\gamma'_d + V\gamma'_h + \text{cov}\epsilon'\gamma'_d + \text{cov}\epsilon'\gamma'_h$$

de los cuales

D , H y F , son parámetros genéticos que determinan las posibilidades de selección para efectos fenotípicos promedio.

$V\gamma'_d$ y $V\gamma'_h$ son parámetros genéticos de Homeostasis y determinan las posibilidades de selección para estabilidad.

$\text{Cov}\epsilon'\gamma'_d$ y $\text{Cov}\epsilon'\gamma'_h$ son parámetros que definen el comportamiento de los efectos de interacción genético ambiental en un medio ambiente cambiante.

$V\epsilon$ es la varianza proveniente de efectos puramente ambientales.

Está claro que las varianzas de las propiedades homeostáticas $V\gamma'_d$ y $V\gamma'_h$ que son de origen genético, en modelos que no consideran interacción genético ambiental, quedan incluidas dentro de la varianza ambiental, por lo que ésta queda inflada, en tanto que la varianza genética se subestima.

Heredabilidad

Con el modelo desarrollado, el concepto de heredabilidad (h^2) puede dividirse en dos partes componentes aditivas: una para efecto promedio que llamaremos h_p^2 y otra para uniformidad de individuo a individuo en la población que llamaremos (h_E^2).

Entonces

$$h^2 = h_p^2 + h_E^2$$

en donde

$$h_p^2 = \frac{D}{D + H + F + \epsilon + \gamma_d + \gamma_h + \text{COV} \gamma_d + \text{COV} \epsilon \gamma_h}$$

$$h_E^2 = \frac{\gamma_d'}{D + H + F + \epsilon + \gamma_d + \gamma_h + \text{COV} \epsilon \gamma_d + \text{COV} \epsilon \gamma_h}$$

y la heredabilidad total en sentido estricto será:

$$h^2 = \frac{D + \gamma_d'}{D + H + F + \epsilon + \gamma_d + \gamma_h + \text{COV} \epsilon \gamma_d + \text{COV} \epsilon \gamma_h}$$

Bibliografía

1. BUCIO ALANÍS, L. *Environmental and genotype environmental components of variability. I. Inbred lines.* Heredity. Vol. 21 part. 3. 387-397. 1966.
2. ———— *The study of continuous variation.* Thesis Ph. D., University of Birmingham. England. 1966.
3. ———— y J. HILL. *Environmental and genotype environmental components of variability. II. Heterozygotes.* Heredity. Vol. 2, part. 3. 398-405. 1966.
4. ————, J. PERKINS y J. JINKS. *Environmental and genotype environmental components of variation. V. Segregating generations.* Heredity. I in Press. 1969.
5. COMSTOCK, R. E. y H. F. ROBINSON. *The components of genetic variance in populations.* Biometrics (4): 254-266. 1948.
6. FINLAY, K. W. y G. N. WILKINSON. *The analysis of adaptation in a plant breeding programme.* Aust. Jour. Agric. Sci. 1963.
7. FISHER, R. A. *The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance.* Trans. Roy. Soc. Edin. Vol. LII, part. II (15): 399-433. 1918.
8. ————, F. R. IMMER y O. TEDIN. *The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance.* Genetics (17): 107-124. 1931.
9. JINKS, J. L. *The analysis of continuous variation in Diallel cross of Nicotiana rustica varieties.* Genetics (39): 767-788. 1954.
10. LANGRIDGE, J. *A genetic and molecular basis for heterosis in Arabidopsis and Drosophila.* The American Naturalist (886): 5-27. 1962.
11. MATHER, K. *Biometrical genetics.* Methuen. London. 1949.
12. THODAY, J. M. *Components of fitness.* Symp. Exptl. Biol. (7): 96-113. 1953.