

# GENETICA CUANTITATIVA Y MEJORAMIENTO DE MAIZ PARA TOLERANCIA A SUELOS ACIDOS

Hernán Ceballos L.<sup>1</sup> - Shivaji Pandey<sup>2</sup>  
Sildana Jaramillo T.<sup>3</sup>

## COMPENDIO

Entre ocho y dieciocho millones de hectáreas con suelos ácidos son sembradas anualmente con maíz. Desde 1975 el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) comenzó un trabajo cooperativo para desarrollar germoplasma de maíz tropical tolerante a suelos ácidos. Se describen resultados de evaluaciones del progreso de la selección, diseños Carolina del Norte I y II, estudios dialélicos con o sin cruza recíproca, y análisis de medias generacionales. Los efectos de dominancia son importantes en la expresión de la tolerancia, pero no los maternos ni la epistasia. En función de estos resultados se fue modificando el método de mejoramiento, incorporando la evaluación de líneas S<sub>1</sub>, en vez de familias de hermanos completos (durante la etapa de mejoramiento intra-poblacional) y luego iniciando un proceso de selección recurrente recíproca (mejoramiento inter-poblacional). La importancia de la interacción entre la varianza aditiva y el ambiente justifica la necesidad de realizar las evaluaciones en numerosos ambientes edáficos.

**Palabras Claves:** Variaciones genéticas, Diseños genéticos, Dialélicos, Selección recurrente.

## ABSTRACT

### QUANTITATIVE GENETICS AND BREEDING FOR TOLERANCE TO ACID SOILS IN MAIZE

Maize (*Zea mays* L.) is not a tolerant species to acid soils. However corn is grown in eight to eighteen million hectares with this type of soils annually. In 1975, the International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT) initiated a collaborative project to develop tropical maize germplasm tolerant to acid soils. This review, illustrates how the results from several quantitative genetics studies have been useful to modify the methodology employed by the plant breeders involved in this initiative. Results from progress from selection studies, North Carolina I and II genetic designs, diallel studies (with or without reciprocal crosses) and generation mean analysis are reported. Dominance effects were found to play an important role in the expression of tolerance to soil acidity, but maternal and epistasis were not statistically significant. Based on these results, the breeding methodology was changed so S<sub>1</sub> lines rather than full-sibs were evaluated during the intra-population stage of the project. Lately an interpopulation breeding scheme was begun using reciprocal recurrent selection. The importance of additive by environment interaction justifies the need for multilocation evaluations using different edaphic stresses.

**Key Words:** Genetic variances, Genetic designs, Diallels, Recurrent selection

## INTRODUCCION

El maíz es uno de los cultivos más importantes. Se siembran en el mundo unos 130 millones de hectáreas cada año, siendo el trigo y el arroz los únicos que le superan en superficie sembrada. Aproximadamente un 10% de las proteínas y un 8% de las calorías consumidas por la humanidad provienen del maíz, cultivo que es particularmente importante para las Américas (CIMMYT, 1992; Pandey et al. 1994). Debido principalmente a problemas de fertilidad de los suelos, el

rendimiento promedio en países en vías de desarrollo es relativamente bajo (2.4 t/ha) en comparación con el de países desarrollados (6.7 t/ha).

Aproximadamente 42% del maíz sembrado en países en desarrollo se ubica en los trópicos (Edmeades et al. 1989). Entre los principales factores limitantes de la producción se han citado los siguientes: baja fertilidad, técnicas erradas de manejo del cultivo, recursos limitados, aplicación inadecuada de los mismos, y retraso

<sup>1</sup> Ing. Ag. Ph.D. Profesor Asociado, Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira, A.A. 237; <sup>2</sup> CIMMYT, A.A. 6713 Cali; <sup>3</sup> Ing. Agr. Estudiante Maestría en Ciencias Agrarias con Énfasis en Fitomejoramiento, A.A. 479 Palmira

en la transferencia de tecnología. El nitrógeno es el nutriente que más comúnmente limita la productividad, seguido por el fósforo. Gran mayoría de los suelos tropicales pueden clasificarse como ácidos (Pandey et al. 1994; Sánchez, 1977), condición que contribuye a la reducción del potencial productivo del maíz. Los suelos ácidos afectan el desarrollo de este cultivo debido a sus altas concentraciones de Al y Mn y a su baja disponibilidad de Ca, Mg y P (Granados et al. 1993; Sánchez, 1977); a pesar que no es naturalmente tolerante a estas condiciones, entre 8 y 18 millones de hectáreas de estos suelos (dependiendo del criterio usado para la clasificación de un suelo como ácido) se siembran con maíz (Brewbaker, 1985).

Numerosos problemas asociados con la acidez de los suelos pueden ser resueltos mediante correcciones con cal (preferiblemente dolomítica), las que suben el pH, reducen el % de saturación de Al y Mn, aumentan directamente la disponibilidad de Ca y Mg e indirectamente, la de P. En el cerrado brasileño (Estado de Minas Gerais y alrededores), esta práctica es factible por la fácil y cercana disponibilidad de cal. En otras regiones del mundo, sin embargo, el encalado no es económicamente factible debido a la lejanía de las caleras o problemas en las redes de comunicación. Este es el caso, por ejemplo, de los Llanos Orientales de Colombia. El desarrollo de materiales con tolerancia genética a la acidez de los suelos es, por lo tanto, una alternativa de gran interés para la agricultura mundial. Existen numerosos artículos que demuestran la existencia de variabilidad genética en este cultivo para la tolerancia a dichas condiciones edáficas (Furlani et al. 1986; Magnavaca et al. 1987; Rhue et al. 1978).

El Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) comenzó un programa de mejoramiento para la tolerancia a suelos ácidos en 1975 (Granados et al., 1993). Como resultado del mismo, recientemente se liberó en Villavicencio (Meta, Colombia) la variedad de polinización abierta Sikuaní V-110, adaptada a los Llanos Orientales Colombianos. Germoplasma de este programa ha sido y está siendo utilizado por programas de investigación agrícola de Venezuela, Brasil y Perú en América del Sur, así como en países de Asia, tales como Vietnam e Indonesia.

El presente trabajo describirá sumariamente el método de mejoramiento empleado en cada etapa del proceso y las conclusiones de distintos estudios genéticos realizados en diversos materiales; finalmente, enfatizará cómo estas conclusiones modificaron oportunamente el método de mejoramiento usado para hacerlo más eficiente.

## METODOLOGIA

### a. Metodología de mejoramiento

Numerosos trabajos han demostrado la utilidad de la selección recurrente para lograr distintos objetivos tales como resistencia a enfermedades (bacterianas, virósicas o causadas por hongos), mejora en el tipo de planta (baja inserción de la mazorca), cambios en la madurez (obtención de materiales extraprecoces), aumento en la tolerancia a insectos (cogolleros y barrenadores), en el potencial de rendimiento, en la tolerancia a sequía, etc. Resúmenes de estos logros se publicaron recientemente (Pandey y Gardner, 1992; Pandey et al., 1991).

El CIMMYT comenzó su proyecto de tolerancia a los suelos ácidos en 1975 con una sola población (SA3). A partir de 1985, el programa se intensificó con la creación de nuevas poblaciones (SA4, SA5, SA6, SA7 y SA8) y la implementación de métodos de mejoramiento más sofisticados: de la selección de familias de medios hermanos se pasó a la de hermanos completos, y luego a la de líneas  $S_1$ . En cada ciclo se evaluaban entre 196 y 256 familias (estos números se ajustan a un diseño experimental de látice 13x13 hasta 16x16) de las que se seleccionaban unas 25 familias que luego se recombinaban (selección recurrente de hermanos completos) o unas 35 familias se autofecundaban (selección recurrente de líneas  $S_1$ ). En cada ciclo se seleccionaba además un grupo reducido de familias verdaderamente superiores (seis familias) para recombinarlas y producir una variedad experimental. Estas variedades eran cedidas a los programas nacionales para que las usen en sus programas de mejoramiento. Por lo tanto, cada población cuenta con numerosas y sucesivas variedades experimentales, cada una de ellas resultado de un nuevo ciclo de selección (Ceballos et al. 1995; Granados et al., 1993).

### b. Poblaciones mejoradas

El programa de mejoramiento del CIMMYT evolucionó en respuesta a los conocimientos que se iban obteniendo y a los recursos disponibles. Entre 1975 y 1985 sólo se mejoró la población SA3 (*Cuadro 1*) mediante el sistema de selección recurrente de medios hermanos conocida como modified ear to row (Granados et al., 1993; Pandey y Gardner, 1992), completándose 16 ciclos de selección en una sola condición edáfica de suelo ácido. A partir de 1985 se formaron cuatro nuevas poblaciones, dos de grano amarillo (SA4 y SA5) y dos de grano blanco (SA6 y SA7) heteróticas entre sí (Pandey et al., 1994). Desde el año de su formación, estas poblaciones, así como SA3, fueron inicialmente mejoradas a través de un sistema de selección

**CUADRO 1. Poblaciones mejoradas por el CIMMYT para tolerancia a suelos ácidos**

| POBLACION | AÑO DE FORMACIÓN | COLOR DEL GRANO | OBSERVACIONES                             |
|-----------|------------------|-----------------|---|
| SA3       | 1975             | Amarillo        | Población más tolerante hasta el presente |
| SA4       | 1985             | Amarillo        | Heterótica con población SA5              |
| SA5       | 1985             | Amarillo        | Heterótica con población SA4              |
| SA6       | 1985             | Blanco          | Heterótica con población SA7              |
| SA7       | 1985             | Blanco          | Heterótica con población SA6              |
| SA8       | 1990             | Blanco          | Derivada de segregantes blancos de SA3    |

recurrente de familias de hermanos completos con evaluaciones en múltiples ambientes edáficos durante 3 a 5 ciclos (Granados et al., 1993; Pandey et al., 1994) y luego por selección de líneas S<sub>1</sub> por 2-3 ciclos. Finalmente, a partir de segregantes blancos de la población SA3 se formó, en 1990, la población SA8 que no difiere significativamente de la población que le dio origen. SA8 se ha mejorado con las mismas tecnologías que las restantes poblaciones.

### c. Ambientes edáficos utilizados

El trabajo se realizó en colaboración con los programas de investigación nacional de Brasil (EMBRAPA), Colombia (ICA, CORPOICA), Perú (INIA) y Venezuela (FONAIAP), y a través del mismo se adelantaron también tesis de maestría de estudiantes de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira.

En Colombia, las evaluaciones se realizaron en suelos sin problemas de acidez en la estación del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, y en suelos ácidos en Santander de Quilichao (Cauca), Carimagua y Villavicencio (Departamento del Meta). En Brasil las evaluaciones se realizaron en la Estación Experimental de EMBRAPA en Sete Lagoas; y en Perú en Yurimaguas (selva amazónica) y en Venezuela en la zona de Calabozo.

En cada ambiente se adecuaron los suelos al tipo y nivel de estrés edáfico deseado. Se prestó especial atención a los niveles de saturación de aluminio y de disponibilidad de fósforo. Inicialmente se buscaron hasta cinco tipos de estrés en los que la saturación de aluminio variara entre 45 y 75% y el fósforo entre 6 y 12 ppm. A medida que se ganó experiencia en el manejo de los suelos y en la respuesta del cultivo, se redujeron a dos las condiciones edáficas: una severa (55-60% de saturación de Al, y 6-8 ppm de P) y otra

moderada (45-50% de saturación de Al, y 10-12 ppm de P). En este rango de condiciones se puede discernir más eficientemente entre materiales tolerantes y susceptibles.

## RESULTADOS

### a. Evaluación del progreso de la selección

La población SA3, la más antigua del programa, se mejoró durante 16 ciclos mediante el sistema de selección de medios hermanos de mazorca por

surco modificada, y se disponía de tres ciclos de selección de hermanos completos (Granados et al., 1993).

Los avances genéticos variaron considerablemente según el sistema de mejoramiento usado (*Cuadro 2*). Tanto en ambientes ácidos como normales, la selección en SA3 de medios hermanos fue mucho menor (1.49 % / ciclo) que con selección de hermanos completos (8.10 % / ciclo). Ambas ganancias, sin embargo, alcanzaron significancia estadística. Las ganancias fueron posibles tanto en suelos ácidos como en suelos normales.

En el *Cuadro 3* se presentan los datos para las poblaciones SA4, SA5, SA6, y SA7 cuando se habían finalizado dos ciclos de selección recurrente de hermanos completos (Ceballos et al., 1995). La ganancia promedio en las poblaciones SA4 a SA7 fue de 4 a 5% por ciclo, sin relación con el tipo de suelo, confirmó que los métodos de selección eran eficientes para mejorar el potencial de rendimiento simultáneamente en suelos ácidos y suelos normales. El progreso en la población SA4 en condiciones ácidas fue pobre, lo que motivó la realización de un estudio posterior para medir la variabilidad genética dentro de dicha población.

### b. Estudio de la variabilidad genética en la población SA3 usando un diseño Carolina del Norte I

Para entender la importancia relativa de las varianzas aditiva y de dominancia en la expresión de la tolerancia a suelos ácidos, se realizó un estudio sobre la población SA3 usando un Diseño Carolina del Norte I (Duque Vargas, 1992; Duque Vargas et al., 1994). Se obtuvieron 256 familias de hermanos completos, agrupadas en 64 familias de medios hermanos (por padre), cada una de ellas constituida por cuatro familias.

En el *Cuadro 4* se presentan los resultados usando únicamente los datos de los tres ambientes de suelos

**CUADRO 2. Progreso de la selección recurrente en la población SA3 evaluada en seis ambientes de suelos ácidos y en cinco de suelos normales, en 1990 y 1991.**

| CICLO <sup>1</sup>  | SUELOS ACIDOS      | SUELOS NORMALES | A TRAVES DE TODOS LOS AMBIENTES |
|---------------------|--------------------|-----------------|---------------------------------|
|                     | RENDIMIENTO (t/ha) |                 |                                 |
| MH-2                | 2.01               | 4.28            | 2.88                            |
| MH-4                | 1.95               | 4.31            | 2.85                            |
| MH-6                | 1.81               | 4.60            | 2.88                            |
| MH-8                | 1.97               | 4.90            | 3.09                            |
| MH-10               | 1.89               | 4.81            | 3.01                            |
| MH-12               | 2.39               | 4.72            | 3.28                            |
| MH-14               | 2.45               | 4.81            | 3.35                            |
| DMS <sub>0.05</sub> | 0.25               | 0.70            | 0.33                            |
| b                   | 0.04**             | 0.05**          | 0.04**                          |
| Ganancia (%)        | 1.99**             | 1.10**          | 1.49**                          |
| HC-0                | 2.22               | 4.38            | 3.05                            |
| HC-1                | 2.60               | 5.03            | 3.53                            |
| HC-2                | 2.84               | 4.67            | 3.54                            |
| DMS <sub>0.05</sub> | 0.46               | 1.11            | 0.48                            |
| b                   | 0.31**             | 0.15            | 0.25*                           |
| Ganancia (%)        | 13.96**            | 3.3             | 8.10*                           |

<sup>1</sup> MH=ciclos de selección de medios hermanos; HC= ciclos de hermanos completos.

Ganancias estimadas como % del coeficiente de regresión b respecto al rendimiento en el ciclo

MH-2 o HC-0 para selección de medios hermanos o de hermanos completos, respectivamente.

\*,\*\* Significante al 5% o 1% de probabilidad, respectivamente.

DMS: Diferencias mínimas significativas (P=0.05) para comparaciones de ciclos dentro de cada sistema de mejoramiento usado.

ácidos o incluyendo un cuarto ambiente de suelos normales. La  $\sigma^2_D$  fue muy alta, particularmente cuando el análisis de basó en los cuatro ambientes, donde  $\sigma^2_D$  fue casi cuatro veces mayor que  $\sigma^2_A$ . Otro resultado interesante fue la alta significancia de la interacción entre  $\sigma^2_A$  y el ambiente. Estas observaciones influyeron en el programa de mejoramiento de maíz en dos maneras:

1. Si la  $\sigma^2_D$  es tan importante, entonces una selección recurrente de hermanos completos no es adecuada porque se estaría seleccionando las mejores familias cuyo buen comportamiento se debe en gran parte a la heterosis temporal y breve que resulta de combinar dos genotipos particulares. Este tipo de buen comportamiento no se puede preservar para beneficio de la población, a no ser que se esté trabajando con selección recurrente recíproca.
2. Se justifica plenamente el uso de numerosos ambientes para la evaluación de progenies debido a la gran significancia de la interacción  $\sigma^2_A \times$  ambiente.

**c. Estudio de la variabilidad genética en la población SA4 usando un Diseño Carolina del Norte II**

El estudio Carolina del Norte I realizado sobre la población SA3 no fue concluyente en cuanto al valor relativo de las varianzas aditiva y de dominancia. Como se recordará, se había observado anteriormente un pobre progreso en la población SA4 para su tolerancia a suelos ácidos. En función de esos resultados, se decidió realizar un estudio mediante un Diseño Carolina del Norte II sobre SA4 (Borrero, 1995; Borrero et al., 1995). Se obtuvieron 320 familias de hermanos completos, agrupadas en 80 familias de medios hermanos (por padre) y 80 familias de medios hermanos (por madre). Cada familia de medios hermanos (tanto por padre como por madre) estaba constituida por cuatro familias de hermanos completos.

Los resultados, en general, coinciden con los obtenidos mediante el Diseño Carolina del Norte I en la población SA3 (Cuadro 5). Obsérvese la importancia de la  $\sigma^2_D$ , lo que nuevamente sugeriría problemas asociados con la implementación de un programa de selección recurrente intrapoblacional basado en

la evaluación de familias de hermanos completos. Al igual que en el estudio anterior, se pudo observar significancia en la interacción de la  $\sigma^2_A$  con el ambiente, lo que provee una nueva justificación de la necesidad de hacer las evaluaciones en numerosos ambientes.

En el caso particular del Diseño Carolina del Norte II, se tienen dos estimados de la  $\sigma^2_A$ : uno basado en las familias de medios hermanos por padre, y el otro en las familias de medios hermanos por madre. Ambos estimados, por lo tanto, deberían ser similares, por lo que es conveniente agrupar estos dos resultados para tener una estimación más precisa de la  $\sigma^2_A$  (Hallauer y Miranda, 1981). En este estudio particular, sin embargo, la suma de cuadrados debida a diferencias entre familias de medios hermanos por madre fue significativamente mayor que la suma de cuadrados de medios hermanos por padre. Esta diferencia sólo puede ser explicada por 1) errores de muestreo al elegir las líneas S1 que se usarán como madre o como padre; o 2) ocurrencia de efectos maternos o recíprocos. La selección de

**CUADRO 3. Progreso de la selección recurrente de hermanos completos en las poblaciones SA4 a SA7 evaluadas en ambientes con suelos ácidos y normales.**

| CICLO <sup>1</sup>                 | SUELOS ÁCIDOS      | SUELOS NORMALES | A TRAVÉS DE TODOS LOS AMBIENTES |
|------------------------------------|--------------------|-----------------|---------------------------------|
|                                    | RENDIMIENTO (t/ha) |                 |                                 |
| SA4-C0                             | 2.02               | 7.25            | 3.23                            |
| SA4-C1                             | 2.14               | 7.70            | 3.43                            |
| SA4-C2                             | 2.07               | 7.78            | 3.43                            |
| SA5-C0                             | 1.94               | 7.61            | 3.26                            |
| SA5-C1                             | 1.71               | 6.86            | 2.91                            |
| SA5-C2                             | 2.07               | 7.34            | 3.30                            |
| SA6-C0                             | 1.75               | 7.30            | 3.01                            |
| SA6-C1                             | 1.65               | 7.82            | 3.05                            |
| SA6-C2                             | 1.99               | 8.02            | 3.36                            |
| SA7-C0                             | 1.85               | 6.24            | 2.85                            |
| SA7-C1                             | 1.79               | 6.70            | 2.91                            |
| SA7-C2                             | 2.14               | 7.64            | 3.39                            |
| Media-C0                           | 1.89               | 7.10            | 3.09                            |
| Media-C1                           | 1.82               | 7.27            | 3.08                            |
| Media-C2                           | 2.07               | 7.70            | 3.37                            |
| DMS <sub>0.05</sub> <sup>(1)</sup> | 0.37               | 0.89            | 0.74                            |
| DMS <sub>0.05</sub> <sup>(2)</sup> | 0.16               | 0.42            | 0.28                            |
| DMS <sub>0.05</sub> <sup>(3)</sup> | 0.44               | 0.65            | 0.65                            |
| Ganancias (%)                      |                    |                 |                                 |
| SA4                                | 0.79               | 3.63            | 2.36                            |
| SA5                                | 2.95               | -1.72           | 0.38                            |
| SA6                                | 7.64               | 4.93            | 6.81                            |
| SA7                                | 8.56               | 11.26*          | 10.01*                          |
| Promedio                           | 4.90*              | 4.21*           | 4.72**                          |

Ganancias estimadas como % del coeficiente de regresión b respecto al rendimiento en C-0  
 \*\*, \* Significante al 5% o 1% de probabilidad, respectivamente.  
 Diferencias mínimas significativas DMS: <sup>(1)</sup> Para comparaciones de ciclos dentro de poblaciones;  
<sup>(2)</sup> ciclos a través de poblaciones; y <sup>(3)</sup> poblaciones a través de ciclos

padres y madres fue realmente al azar y se consideró un número de progenitores suficientemente grande como para que hayan ocurrido problemas de muestreo. Por lo tanto, como resultado de este estudio, se planteó la posibilidad de efectos maternos en la expresión de la tolerancia a suelos ácidos.

#### d. Estudio dialélico sin incluir cruza recíprocas

Los resultados del Diseño Carolina del Norte I fueron inesperados por la gran magnitud de la  $\sigma^2_D$ . Durante 1992 se evaluó el comportamiento de ocho padres y sus respectivas 28 cruza dialélicas en siete ambientes de suelos ácidos (Pandey et al., 1994). Los cruza dialélicos constituyen otra manera de estimar los valores relativos de efectos aditivos y de dominancia entre un grupo de padres elegidos para tal propósito.

En representación de las poblaciones del CIMMYT tolerantes a suelos ácidos, se usaron variedades experimentales derivadas del ciclo de selección de 1990 de las poblaciones SA3, SA4, SA5, SA6, y SA7 (Cuadro 6 y 7).

Si bien no se pueden estimar directamente los valores de  $\sigma^2_A$  y  $\sigma^2_D$  por tratarse de un modelo fijo (Pandey et al., 1994; Vega, 1988), la gran magnitud de la Aptitud Combinatoria General (ACG) respecto a la Aptitud Combinatoria Específica (ACE) sugiere que los efectos aditivos (a los que está asociada la ACG) son significativamente mayores que los de dominancia (asociados con la ACE). De hecho, estos resultados indican ausencia de efectos genéticos de ACE significativos (Cuadro 6). Pero por otra parte, el contraste Padres vs Cruzas fue altamente significativo. Este contraste es una medición de la heterosis promedio y su alta significancia sugiere la existencia de efectos de dominancia importantes. La falta de significancia de la ACE reflejaría entonces que la heterosis observada en cruza individuales no varía mayormente respecto a la heterosis promedio.

Cabe destacar la gran significancia de la interacción de la ACG con el ambiente (Cuadro 6). Esto justifica nuevamente la necesidad de realizar las evaluaciones de la selección recurrente en numerosos ambientes. Una de las informaciones más relevantes en los diseños dialélicos

es el de los efectos individuales de ACG. El comportamiento en condiciones de suelos ácidos, de la población SA3 fue superior al de los otros padres (ACG = 0.32\*\*). Esta capacidad no sólo se observa en su rendimiento per se, sino también en el de todas las cruza en las que SA3 fue uno de los padres. Los mayores valores de heterosis fueron observados en las cruza de CMS36 con las poblaciones blancas SA6 y SA7 (42.5\*\* y 39.4\*\*%, respectivamente). Se sabe que la heterosis de una cruza es proporcional, dentro de cierto rango, a la distancia genética entre los padres involucrados (Pérez Velázquez et al., 1995). Por lo que se conoce de sus respectivos orígenes, SA6 y SA7 son los padres de este estudio más distantes de CMS36, por lo que estos resultados eran de esperarse. De hecho, la mayoría de las cruza entre CMS36 (población de EMBRAPA, Brasil) y las poblaciones del CIMMYT

**CUADRO 4. Estimados de varianzas genéticas en la población SA3 mediante un diseño Carolina del Norte I, durante 1990 y 1991**

| PARAMETRO   | VARIABLE            |                        |                     |                        |
|---|---------------------|------------------------|---------------------|------------------------|
|   | RENDIMIENTO<br>t/ha | DIAS A<br>FLORAC. (Nº) | ALTURA MAX.<br>(cm) | PROLIFICIDAD<br>MAZ/PL |
| <b>CONSIDERANDO LOS CUATRO AMBIENTES</b>                |                     |                        |                     |                        |
| $\sigma^2_A$  | 0.08 ± 0.08         | 1.23 ± 0.62            | 49.23 ± 17.51       | 0.006 ± 0.003          |
| $\sigma^2_D$  | 0.30 ± 0.06         | 2.48 ± 0.53            | 18.83 ± 10.34       | 0.001 ± 0.002          |
| $\sigma^2_{A \times \text{amb.}}$                       | .32 ± 0.07          | 2.65 ± 0.47            | 67.18 ± 11.38       | 0.022 ± 0.003          |
| $\sigma^2_{D \times \text{amb.}}$                       | -0.20 ± 0.08        | -4.45 ± 0.53           | -94.25 ± 11.41      | -0.037 ± 0.003         |
| $h^{2\parallel}$  | 0.24 ± 0.20         | 0.38 ± 0.19            | 0.54 ± 0.19         | 0.377 ± 0.196          |
| <b>CONSIDERANDO LOS TRES AMBIENTES DE SUELOS ACIDOS</b> |                     |                        |                     |                        |
| $\sigma^2_A$  | 0.15 ± 0.08         | 1.26 ± 0.81            | 47.97 ± 17.94       | 0.010 ± 0.005          |
| $\sigma^2_D$  | 0.12 ± 0.05         | 2.98 ± 0.65            | 6.83 ± 8.95         | 0.000 ± 0.002          |
| $\sigma^2_{A \times \text{amb.}}$                       | 0.37 ± 0.08         | 3.43 ± 0.71            | 66.69 ± 12.68       | 0.027 ± 0.005          |
| $\sigma^2_{D \times \text{amb.}}$                       | -0.63 ± 0.08        | -5.11 ± 0.74           | -122.20 ± 11.81     | -0.051 ± 0.004         |
| $h^{2\parallel}$  | 0.36 ± 0.20         | 0.31 ± 0.20            | 0.52 ± 0.19         | 0.405 ± 0.19           |

<sup>1</sup>Heredabilidad calculada con base en promedios de familias de medios hermanos.

**CUADRO 5. Estimados de varianzas genéticas en la población SA4 mediante un diseño Carolina del Norte I, durante 1992**

| PARAMETRO   | VARIABLE            |                        |                     |                        |
|---|---------------------|------------------------|---------------------|------------------------|
|   | RENDIMIENTO<br>t/ha | DIAS A<br>FLORAC. (Nº) | ALTURA MAX.<br>(cm) | PROLIFICIDAD<br>MAZ/PL |
| <b>CONSIDERANDO LOS CINCO AMBIENTES</b>                 |                     |                        |                     |                        |
| $\sigma^2_A$  | 0.06 ± 0.03         | 1.31 ± 0.36            | 41.20 ± 7.821       | 0.0016 ± 0.0005        |
| $\sigma^2_D$  | 0.25 ± 0.05         | 1.97 ± 0.43            | 25.32 ± 6.01        | 0.0013 ± 0.0007        |
| $\sigma^2_{A \times \text{amb.}}$                       | 0.21 ± 0.06         | 1.74 ± 0.56            | 22.08 ± 8.02        | 0.0014 ± 0.0010        |
| $\sigma^2_{D \times \text{amb.}}$                       | -0.00 ± 0.08        | -0.62 ± 0.81           | -6.21 ± 11.69       | -0.0005 ± 0.0017       |
| $h^{2\parallel}$  | 0.28 ± 0.14         | 0.49 ± 0.14            | 0.69 ± 0.13         | 0.46 ± 0.14            |
| <b>CONSIDERANDO LOS TRES AMBIENTES DE SUELOS ACIDOS</b> |                     |                        |                     |                        |
| $\sigma^2_A$  | 0.09 ± 0.08         | 1.35 ± 0.44            | 37.48 ± 7.56        | 0.0018 ± 0.0005        |
| $\sigma^2_D$  | 0.22 ± 0.05         | 2.33 ± 0.58            | 23.93 ± 6.71        | 0.0013 ± 0.0009        |
| $\sigma^2_{A \times \text{amb.}}$                       | 0.13 ± 0.08         | 1.95 ± 0.75            | 17.63 ± 8.50        | 0.0003 ± 0.0011        |
| $\sigma^2_{D \times \text{amb.}}$                       | -0.11 ± 0.08        | -0.91 ± 1.06           | -18.16 ± 12.48      | -0.0008 ± 0.0019       |
| $h^{2\parallel}$  | 0.39 ± 0.20         | 0.43 ± 0.14            | 0.66 ± 0.13         | 0.47 ± 0.14            |

<sup>1</sup>Heredabilidad calculada con base en promedios de familias de medios hermanos.

mostraron valores de heterosis estadísticamente significantes.

**e. Estudio dialélico incluyendo cruzas recíprocas**

Una de las conclusiones del Diseño Carolina del Nor-

te II fue que los efectos maternos, recíprocos o citoplásmicos, podrían tener cierta influencia en la tolerancia a suelos ácidos del maíz. El estudio se desarrolló para verificar si los efectos recíprocos en cruas entre distintas poblaciones tienen alguna influencia en el rendimiento de grano en condiciones de suelos ácidos. Es similar al estudio de cruas dialélicas anterior, con la diferencia de que se incluyeron las cruas recíprocas. En el estudio se utilizó otra metodología de análisis a la presentada en el Cuadro 8 (Salazar, 1997; Salazar et al. 1997). Finalmente, debe aclararse que las poblaciones tolerantes del CIMMYT (SA3, SA4, SA5, SA6 y SA7), usadas como padres en este estudio, no son idénticas a las usadas en el dialélico anterior, sino que estuvieron representadas por variedades experimentales derivadas del ciclo de selección de 1992.

En el Cuadro 8 se presenta el Análisis de Varianza para este estudio dialélico. En general, los resultados coinciden con los presentados en el Cuadro 6. La heterosis promedio (contraste padres vs cruas) fue altamente significativa respecto a rendimiento. La importancia de la Aptitud Combinatoria General fue mucho mayor que la de la Aptitud Combinatoria Específica; ésta, sin embargo, alcanzó significancia estadística al 5%. Lo más relevante de este estudio es que los cuadrados medios para efectos recíprocos no fueron significativos para ninguna de las variables evaluadas. Se debe concluir, por lo tanto, que no hay evidencia de efectos recíprocos a partir de los datos de este estudio. Como en casos anteriores, la interacción de ACG x ambiente fue altamente significativa en el caso de la variable rendimiento.

Los efectos de ACG para cada población, así como los rendimientos promedio de cruas (promediadas a través de recíprocas) y de padres, se presentan en el Cuadro 9. También se muestran los valores promedio de heterosis (basada en el padre de mayor rendimiento). Cuando se consideran sólo los ambientes de suelos ácidos, la población SA3 fue la

**CUADRO 6. Análisis de varianza del estudio dialélico entre ocho padres y sus 28 cruza evaluadas en 1992 en siete ambientes de suelos**

| FUENTE DE VARIACION    | G°L° | CUADRADOS MEDIOS   |                   |                         |
|------------------------|------|--------------------|-------------------|-------------------------|
|                        |      | RENDIMIENTO (t/ha) | DIAS A FLOR. (N°) | PROLIFICIDAD (MAZ./PL.) |
| Ambientes (A)          | 6    | 217.57**           | 10102.80**        | 3.25**                  |
| Repeticiones (A)       | 32   | 3.27               | 20.56             | 0.08                    |
| Genotipos (G)          | 35   | 5.74**             | 55.88**           | 0.20**                  |
| Padres vs Cruzas (PvC) | 1    | 72.49**            | 89.59**           | 1.11**                  |
| Padres                 | 7    | 4.95**             | 110.11**          | 0.31**                  |
| Cruzas                 | 27   | 3.47**             | 40.57**           | 0.13**                  |
| ACG                    | 7    | 11.93**            | 131.84**          | 0.38**                  |
| ACE                    | 20   | 0.51               | 8.62              | 0.05*                   |
| G x A                  | 210  | 0.72**             | 11.12**           | 0.04**                  |
| (PvC) x A              | 6    | 1.03               | 13.39             | 0.05*                   |
| Padres x A             | 42   | 0.69               | 13.44**           | 0.06**                  |
| Cruzas x A             | 162  | 0.71*              | 10.43**           | 0.03**                  |
| ACG x A                | 42   | 1.10**             | 21.47**           | 0.06**                  |
| ACE x A                | 120  | 0.58               | 6.56              | 0.0                     |
| Error                  | 1120 | 0.55               | 7.09              | 0.02                    |
| Promedio               |      | 2.43               | 68.2              | 0.80                    |

\*,\*\* Significante al 5% o 1% de probabilidad, respectivamente.  
ACG y ACE = Aptitud Combinatoria General y Específica, respectivamente.

mejor (ACG = 0.34\*\*). CMS36 también mostró valores de ACG positivos y estadísticamente significativos (0.17\*). Los dos testigos susceptibles (Tuxpeño y ETO) como era de esperarse, mostraron ACGs negativos y también significativos (-0.26\*\* y -0.19\*, respectivamente). Como se puede apreciar, los resultados para ACG son similares a los observados en el estudio dialélico anterior. Los valores de heterosis observados en este estudio fueron menores a los vistos anteriormente. Se observó una vez más, que la mayor heterosis fue entre CMS36 y las poblaciones del CIMMYT (esta vez con las poblaciones SA3 y SA5).

**f. Estudio de medias generacionales**

Finalmente en un trabajo iniciado en 1990, se practicó selección divergente para tolerancia y susceptibilidad a suelos ácidos en varias poblaciones del CIMMYT. Como resultado de esta selección se obtuvieron líneas S<sub>5</sub> tolerantes o susceptibles a este estrés edáfico. Se seleccionaron cinco pares de líneas contrastantes de las que se derivaron respectivamente, las siguientes

**CUADRO 7. Rendimiento del estudio dialélico sin cruza recíprocas**

|     | SA3   | SA4    | SA5    | SA6    | SA7    | CMS  | TXP   | P26  | ACG     |
|-----|-------|--------|--------|--------|--------|------|-------|------|---------|
| SA3 | 2.66  | 3.10   | 2.72   | 2.83   | 2.97   | 2.96 | 2.89  | 2.59 | 0.32**  |
| SA4 | 16.6* | 2.33   | 2.65   | 2.81   | 2.67   | 3.02 | 2.49  | 2.38 | 0.16*   |
| SA5 | 2.4   | 13.4   | 2.07   | 2.49   | 2.35   | 2.74 | 2.29  | 2.31 | -0.05   |
| SA6 | 6.4   | 20.3*  | 20.5*  | 2.02   | 2.40   | 2.90 | 2.13  | 2.26 | -0.03   |
| SA7 | 11.9  | 14.3   | 13.8   | 18.8*  | 2.01   | 2.84 | 2.41  | 2.19 | -0.03   |
| CMS | 11.5  | 29.6** | 32.7** | 42.5** | 39.4** | 2.04 | 2.63  | 2.28 | 0.13*   |
| TXP | 8.9   | 6.6    | 11.0   | 5.2    | 20.2*  | 29.1 | 1.61  | 2.01 | -0.21** |
| P26 | -2.4  | 2.1    | 11.7   | 11.8   | 9.1    | 11.9 | 24.7* | 1.55 | -0.30** |

\*,\*\* Significante al 5% o 1% de probabilidad, respectivamente  
ACG = Aptitud Combinatoria General

familias: F1, F2, F3, primeras retrocruzas (RC1 y RC2), segundas retrocruzas (RC1x P1 y RC2xP2), y autofecundación de las primeras retrocruzas. En dos de los cinco grupos de cruza no se obtuvieron las segundas retrocruzas por falta de número adecuado de plantas para representar estas generaciones segregantes. Las 11 ó 9 generaciones correspondientes a los cinco grupos se evaluaron en suelos ácidos en Villavicencio (dos condiciones edáficas), Santander de Quilichao (una condición edáfica) y Palmira (suelos no ácidos). Se realizó un análisis de medias generacionales siguiendo los conceptos de Mather y Jinks

(1977), pero analizando los resultados mediante regresión multivariada. La importancia relativa de cada efecto genético (aditividad, dominancia, y epistasis aditiva-aditiva, aditiva-dominancia y dominancia-dominancia) se midieron a través del valor de las respectivas sumas de cuadrado en el modelo de regresión. Los resultados de dicho estudio (Ceballos et al., 1998) se presentan en el Cuadro 10.

Es claro que la dominancia juega papel preponderante sobre el rendimiento cuando se mide en este tipo de experimentos. En gran parte esto se debe a que se usaron líneas endocriadas, de vigor completo, como fuera el caso de los dialélicos arriba descritos. Es interesante también enfatizar que la importancia de la epistasis parece estar relacionada con la precisión del experimento. Cuando los valores del C.V. eran grandes, la epistasis fue importante y hasta estadísticamente significativa. Cuando el error experimental era bajo, entonces la epistasis fue casi nula. La correlación entre el valor de la suma de cuadrados debida a efectos de epistasis y los C.V. fue, consecuentemente, alta y significativa (0.74\*\*). Estos resultados originan la duda de si los valores observados para epistasis son realmente efectos genéticos o bien sólo una consecuencia estadística del método de análisis empleado.

**CUADRO 8. Variancia del estudio dialélico entre ocho padres y sus respectivas 56 cruzas (incluyendo recíprocas), evaluadas en 1994 (20,21)**

| FUENTE DE VARIACION | G <sup>o</sup> L <sup>o</sup> | CUADRADOS MEDIOS   |                                |                        |                       |
|---------------------|-------------------------------|--------------------|--------------------------------|------------------------|-----------------------|
|                     |                               | RENDIMIENTO (t/ha) | PROLIFICIDAD (N <sup>o</sup> ) | PUDRICION DE MAZORCA % | ALTURA DE MAZORCA (M) |
| Ambientes (A)       | 4                             | 560.44**           | 1.577**                        | 37145**                | 11.225**              |
| Repeticiones (A)    | 15                            | 3.51               | 0.028                          | 185                    | 0.128                 |
| Genotipos (G)       | 63                            | 2.58**             | 0.044**                        | 234**                  | 0.116**               |
| Padres vs. Cruzas   | 1                             | 42.74**            | 0.103                          | 734                    | 0.041*                |
| Padres (P)          | 7                             | 2.41**             | 0.089**                        | 477**                  | 0.304**               |
| Cruzas (C)          | 55                            | 1.87**             | 0.037**                        | 194**                  | 0.093**               |
| F1s                 | 27                            | 3.23**             | 0.065**                        | 272**                  | 0.166**               |
| ACG                 | 7                             | 9.55**             | 0.198**                        | 775**                  | 0.587**               |
| ACE                 | 20                            | 1.02*              | 0.018                          | 96                     | 0.019                 |
| Recíprocas (R)      | 28                            | 0.55               | 0.011                          | 118                    | 0.022                 |
| G x A               | 252                           | 0.75**             | 0.016**                        | 100**                  | 0.020**               |
| P vs. C x A         | 4                             | 0.89               | 0.024                          | 179                    | 0.004                 |
| P x A               | 28                            | 0.71               | 0.022*                         | 134*                   | 0.030**               |
| C x A               | 220                           | 0.75**             | 0.015**                        | 94**                   | 0.019*                |
| F1s x A             | 108                           | 0.84*              | 0.016                          | 87                     | 0.022*                |
| ACG x A             | 28                            | 1.76**             | 0.030**                        | 99                     | 0.021                 |
| ACE x A             | 80                            | 0.52               | 0.011                          | 83**                   | 0.022                 |
| R x A               | 112                           | 0.66               | 0.014                          | 100                    | 0.017                 |
| Error               | 945                           | 0.65               | 0.014                          | 87                     | 0.016                 |
| Promedio            |                               | 3.32               | 0.92                           | 31.8                   | 0.83                  |

\*,\*\* Significante al 5% o 1% de probabilidad, respectivamente.  
 \* Datos de altura de mazorca basados en cuatro ambientes únicamente.  
 ACG y ACE = Aptitud Combinatoria General y Específica, respectivamente.

**CUADRO 9. Rendimiento del estudio dialélico con cruzas recíprocas**

|     | SA3    | SA4  | SA5    | SA6  | SA7  | CMS   | TXP  | ETO  | ACG     |
|-----|--------|------|--------|------|------|-------|------|------|---------|
| SA3 | 3.50   | 4.07 | 3.78   | 4.02 | 3.68 | 4.14  | 3.77 | 3.71 | 0.34**  |
| SA4 | 16.4*  | 3.10 | 3.56   | 3.46 | 3.46 | 3.72  | 3.39 | 3.61 | 0.02    |
| SA5 | 8.0    | 11.2 | 3.20   | 3.66 | 3.75 | 4.01  | 3.33 | 3.69 | 0.11    |
| SA6 | 14.9*  | 11.8 | 14.3   | 2.85 | 3.47 | 3.77  | 3.11 | 3.28 | -0.06   |
| SA7 | 5.2    | 10.0 | 17.1   | 10.5 | 3.14 | 3.54  | 3.15 | 3.33 | -0.12   |
| CMS | 18.2** | 10.6 | 19.0** | 12.1 | 5.26 | 3.37  | 3.71 | 3.24 | 0.17*   |
| TXP | 7.7    | 9.3  | 3.8    | 9.1  | 0.4  | 10.1  | 2.49 | 3.12 | -0.26** |
| ETO | 5.9    | 16.6 | 15.2   | 15.3 | 5.8  | -3.75 | -7.4 | 2.66 | -0.19*  |

\*,\*\* Significante al 5% o 1% de probabilidad, respectivamente  
 ACG = Aptitud Combinatoria General

Paralelamente, se realizaron otras investigaciones necesarias para un programa integral de mejoramiento.

**CUADRO 10. Importancia relativa de efectos aditivos, de dominancia e interacciones epistáticas (aditiva x aditiva, aditiva x dominancia y dominancia x dominancia)**

|  | G <sup>2</sup> L <sup>2</sup> | GRUPO 1 | GRUPO 2 | GRUPO 3 | GRUPO 4 | GRUPO 5 | PROMEDIO |
|--|-------------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|----------|
| <b>VILLAVICENCIO-1+ VILLAVICENCIO 2</b>  |                               |         |         |         |         |         |          |
| Aditivos                                 | 1                             | 15.23*  | 40.67*  | 2.99    | 26.39*  | 15.23   | 20.10    |
| Dominancia                               | 1                             | 78.97** | 39.84** | 80.15** | 33.94*  | 81.49** | 62.88    |
| Epistasis                                | 3                             | 5.02    | 16.70*  | 16.21*  | 32.82   | 1.87    | 14.52    |
| R <sup>2</sup>                           |                               | 0.94    | 0.81    | 0.83    | 0.60    | 0.97    |          |
| <b>QUILICHAO</b>                         |                               |         |         |         |         |         |          |
| Aditivos                                 | 1                             | 13.52   | 78.73** | 1.24    | 12.28   | 3.30*   | 21.81    |
| Dominancia                               | 1                             | 3.05    | 7.70    | 38.36   | 36.89   | 89.43** | 35.09    |
| Epistasis                                | 3                             | 50.56   | 3.34    | 39.74   | 39.39   | 4.17    | 27.44    |
| R <sup>2</sup>                           |                               | 0.16    | 0.86    | 0.40    | 0.49    | 0.93    |          |
| <b>PALMIRA</b>                           |                               |         |         |         |         |         |          |
| Aditivos                                 | 1                             | 1.96*   | 43.85** | 0.60    | 4.09    | 1.38    | 10.38    |
| Dominancia                               | 1                             | 95.26** | 46.12** | 94.16** | 74.39** | 93.85** | 80.76    |
| Epistasis                                | 3                             | 2.11    | 4.26    | 4.08    | 3.42    | 2.06    | 3.19     |
| R <sup>2</sup>                           |                               | 0.97    | 0.90    | 0.95    | 0.78    | 0.95    |          |
| <b>A TRAVÉS DE TODAS LAS LOCALIDADES</b> |                               |         |         |         |         |         |          |
| Aditivos                                 | 1                             | 10.23   | 54.42   | 1.61    | 14.25   | 6.63    | 17.43    |
| Dominancia                               | 1                             | 59.09   | 31.22   | 70.89   | 48.41   | 88.26   | 59.58    |
| Epistasis                                | 3                             | 19.23   | 8.10    | 20.01   | 25.21   | 2.70    | 15.05    |

\*,\*\* Significante al 5% o 1% de probabilidad, respectivamente.

**a. Evaluación de técnicas de invernadero para la tolerancia a suelos ácidos**

En su tesis de maestría, el Ing. Ramiro Urrea evaluó la posibilidad de usar potes con suelos ácidos para la determinación temprana, en estado de plántula, del nivel de tolerancia a dichos suelos. Los resultados sugieren que esta técnica sería muy efectiva para separar los materiales tolerantes de los susceptibles, pero no es suficientemente poderosa como para poder distinguir entre niveles de tolerancia. Se concluyó que la evaluación en invernadero sería de gran utilidad sólo en los inicios de un programa de mejoramiento para eliminar o descartar los materiales susceptibles (Urrea G., 1994; Urrea et al., 1996).

**BIBLIOGRAFIA**

ARIAS, M. DEL P. 1997. Marcadores moleculares para identificar parentales tolerantes a suelos ácidos en maíz (*Zea mays*). Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira.

BORRERO, J.C. 1995. Estimación de parámetros genéticos en una población tropical de maíz tolerante a suelos ácidos. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira.

BORRERO, J.C.; PANDEY, S.; CEBALLOS, H.; MAGNAVACA, R. and BAHÍA FO, A.F.C. 1995. Genetic variances for tolerance to soil acidity in a tropical maize population. *Maydica* 40:283-288.

**b. Estudios fisiológicos y moleculares**

Se realizó también un estudio molecular utilizando la técnica de AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism), que constituyó la tesis de Maestría de la Ing. Agr. María del Pilar Arias. Estos estudios iniciales, sin embargo, no pudieron detectar correlaciones suficientemente claras entre el análisis molecular y los resultados de campo.

**c. Análisis de elementos minerales en tejidos**

Recientemente la Ing. Agr. Sildana Jaramillo concluyó su tesis de Maestría en la que se evaluaron las concentraciones de P, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Si, y Al en tejido

aéreo (tallo y hojas) y radical, de dos genotipos de maíz, tolerante (SA3) o susceptible (Tuxpeño) a suelos ácidos. Las evaluaciones se hicieron a campo en Villavicencio y Santander de Quilichao. A través de un rango de saturaciones de aluminio y disponibilidad de fósforo en el suelo, el material tolerante acumuló consistentemente más fósforo y potasio que el material susceptible. Este tipo de trabajos resulta sumamente útil, no sólo para entender en más detalle las bases fisiológicas de la tolerancia a suelos ácidos, sino también para el eventual desarrollo de técnicas de evaluación más rápidas, baratas y eficientes.

BREWBAKER, J.L. 1985. The tropical environment for maize cultivation. *En*: A. Brandolini y F. Salamini (eds.). *Breeding strategies for maize production improvement in the Tropics*. FAO, Roma.

CEBALLOS, H.; PANDEY, S. and NARRO, L. 1998. Importance of additivity, dominance and epistasis in yield potential of tropical maize. (Aceptado para publicación en *Theoretical and Applied Genetics*).

CEBALLOS, H., PANDEY, S.; KNAPP, E.B. and DUQUE, J. 1995. Progress of selection for tolerance to soil acidity in five tropical maize populations. *Plant-soil interactions at low pH*. Holanda : Kluwer.

- CIMMYT, 1992. CIMMYT World Maize Facts and Trends: Maize research investment and impacts in developing countries.
- DUDLEY, J.W.; LAMBERT, R.J. and ALEXANDER, D. E. 1974. Seventy generations of selection for oil and protein concentration in maize. J.W. Dudley (Ed.). Crop Sci. Soc. Am., Madison, WI, USA.
- DUQUE-VARGAS, J. 1992. Estudio de la variabilidad genética para tolerancia a suelos ácidos en una población de maíz del CIMMYT. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira.
- PANDEY, S., GRANADOS, G., CEBALLOS, H. and KNAPP, E.B. 1994. Inheritance of tolerance to soil acidity in tropical maize. Crop Sci. 34:50-54.
- EDMEADES, G.O.; BOLAÑOS, J.; LAFITTE, H.R.; RAJARAM, S.; PFEIFFER, W. and FISCHER, R.A. 1989. Traditional approaches to breeding for drought resistance in cereals. En: F.W.G. Baker (ed.). Drought resistance in cereals - Theory and Practice. Paris : ICSU Press.
- FURLANI, P.R.; LIMA, M.; MIRANDA, L.T.; MIRANDA, L.E.C.; SAWAZAKI, E. and MAGNAVACA, R. 1986. Avaliação de linhagens, materiais comerciais e duas populações de milho para tolerancia a aluminio. Pesqui. Agropecu. Bras. 21:655-660.
- GRANADOS, G.; PANDEY, S. and CEBALLOS, H. 1993. Response to selection for tolerance to acid soils in a tropical maize population. Crop Sci. 33:936-940.
- HALLAUER, A.R. and MIRANDA FO, J.B. 1988. Quantitative genetics in maize breeding. 2. Ed. Iowa State Univ. Ames, IO.
- JARAMILLO, S. 1997. Evaluación y discriminación temprana de genotipos de maíz para tolerancia a suelos ácidos. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira.
- MAGNAVACA, R.; GARDNER, C.O. y CLAK, R.B. 1987. Inheritance of aluminum tolerance in maize. En: H.W. Gabelman y B.C. Loughman (eds.). Genetic aspects of plant mineral nutrition. Martinus Nijhoff Publ., Dordrecht, Holanda.
- PANDEY, S.; CEBALLOS, H. and GRANADOS, G. 1994. Development of soil acidity tolerant maize cultivars for the tropics. 15th World Congress of Soil Science. Acapulco, Mexico. Julio 10-16. 1994.
- PANDEY, S.; CEBALLOS, H.; MAGNAVACA, R.; BAHIA FILHO, A.F.C.; DUQUE-VARGAS, J. and VINASCO, L.E. 1994. Genetics of tolerance to soil acidity in tropical maize. Crop Sci. 34:1511-1514.
- PANDEY, S. and GARDNER, C.O. 1992. Recurrent selection for population, variety, and hybrid improvement in tropical maize. Advances in Agronomy 48:1-87.
- y CEBALLOS, H. 1991. Selección recurrente en maíces tropicales. En: IICA-BID-Proclandino. Experiencias en el cultivo de maíz en el área andina. Quito, 93 p.
- PEREZ-VELAZQUEZ, J.C.; CEBALLOS, H.; PANDEY, S. and DIAZ-AMARIS, C. 1995. Analysis of diallel crosses among Colombian landraces and improved populations of maize. Crop Sci. 35:572-578.
- PEREZ VELAZQUEZ, J.C. 1993. Heterosis entre cinco razas Colombianas y tres poblaciones mejoradas de maíz. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira.
- RHUE, R.D.; GROGAN, C.O.; STOCKMEYER, E.W. and EVERETT, H.L. 1978. Genetic control of aluminum tolerance in corn. Crop Sci 18:1063-1067.
- SANCHEZ, P.A. 1977. Advances in management of Oxisols and Ultisols in tropical South America. p. 535-566. En: K. Kawaguchi (ed.). Soil, environment, and fertility management in intensive agriculture. Tokyo : Soc. Soil Sci and Manure.
- SALAZAR, F. 1997. Estimación de efectos recíprocos y heterosis de la tolerancia a suelos ácidos en poblaciones de maíz tropical del CIMMYT. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira.
- PANDEY, S.; NARRO, L.; PEREZ, J.C.; CEBALLOS, H.; PARENTONI, S.N. and BAHIA FILHO, A.F.C. 1997. Diallel analysis of acid-soil tolerant and intolerant tropical maize populations. Crop Science 37:1457-1462.
- URREA GOMEZ, R. 1994. Desarrollo de una técnica para evaluar la tolerancia en maíz a suelos ácidos y estudio de su herencia. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira.
- CEBALLOS, H.; PANDEY, S.; BAHIA FILHO, A.F.C. and LEON, L.A. 1996. Greenhouse screening technique for acid soil tolerance in maize (*Zea mays* L.). Agron. J. 88:806-812.20 (18).
- VEGA O., P.C. 1988. Introducción a la teoría de genética cuantitativa. Caracas : Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.