

ESTIMACION DE VARIANZAS GENETICAS CON MACHOS S_0 Y LINEAS HEMBRAS S_1 EN EL DISEÑO II

Sahagún Castellanos, J.

Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo,
Chapingo, Méx. C.P. 56230. Tel. y Fax (595) 40957

RESUMEN: Para resolver el problema de la identificación de las m familias de hermanos completos que se llega a presentar cuando una planta se debe polinizar con m machos según el diseño II, se ha propuesto; y se ha hecho, que cada hembra sea autofecundada para que cada una de m plantas S_1 se cruce con cada uno de los machos. En virtud de la conveniencia de contar con estimaciones de componentes de varianza que permitan determinar el tipo de cultivar que mejor explote las características genéticas de una población o el método de selección que produzca el mayor avance genético, se investigaron dos características de la calidad de la estimación de las varianzas aditiva y de dominancia mediante este diseño II modificado. Los principales resultados fueron: (1) El diseño II modificado permite una estimación insesgada; (2) Cuando se basa en el cuadrado medio de machos, el estimador de la varianza aditiva no cambia; (3) Basándose en el cuadrado medio de hembras solamente, el estimador de la varianza aditiva del modificado es más preciso que el del diseño II convencional, y (4) La varianza de dominancia siempre es estimada con mayor precisión en el diseño II modificado que en diseño II convencional.

PALABRAS CLAVE: Varianza aditiva, varianza de dominancia, estimación de componentes de varianza, precisión de estimación, estimador insesgado.

VARIANCE COMPONENT ESTIMATION WITH S_0 MALES AND S_1 FEMALE LINES IN DESIGN II

SUMMARY: To solve the problem of the identification of the m full-sib families which can be presented when a single plant must be pollinated by m male plants according to the design II, it has been proposed to self pollinate each female parent so that each of m female S_1 plants be pollinated by each one of the males. Due to the convenience of having estimates of the variance components leading to the plant breeder to the type of cultivar which best takes advantage of the genetic structure of the population or to the selection method with the highest expected genetic gain the quality of the estimators from the modified design II was studied. Main results were: (1) Modified design II allows for unbiased estimators; (2) Using the mean square due to males to estimate the additive variance the estimator of the additive variance does not change; (3) Using the mean square due to females, the estimator of the additive variance of the modified design is more precise than the conventional design's, and (4) The modified design yields an always more precise estimator for the dominance variance.

KEY WORDS: Additive variance, dominance variance, estimation of variance components, precision of estimators, unbiased estimator.

INTRODUCCION

La conveniencia de contar con información sobre la importancia relativa de los tipos de acción génica prevalentes en las poblaciones de interés para el fitomejorador estimularon la investigación sobre el desarrollo de los diseños de apareamiento que la produjeran. En este contexto se generaron métodos para estimar efectos génicos (e.g., Mather y Jinks, 1971; Griffing, 1956); estimar varianzas genéticas (e.g., Warner, 1952; Comstock y Robinson, 1948, 1952; Griffing, 1956; Márquez-Sánchez y Sahagún-Castellanos, 1994). Las estimaciones de los componentes de varianza genéticos además de dar una idea de la importancia relativa de los tipos de acción génica, que a su vez son elementos

importantes a considerar en el tipo de variedad a desarrollar, también permiten la estimación de la heredabilidad de los caracteres y de la ganancia genética que se esperaría si se aplicara una metodología de selección u otra. Sin embargo, si la estimación de componentes de varianza ha de ser de valor deberá ser insesgada y de la mayor precisión, además de ser simple en su aplicación. La práctica de la estimación de componentes de varianza, por otro lado, en ocasiones no poco frecuentes ha encontrado dificultades en la precisión de los estimadores, llegándose a presentar estimaciones negativas en las aplicaciones del diseño I de Carolina del Norte (Márquez-Sánchez y Hallauer, 1970; Hallauer y Miranda, 1981).

Desde el punto de vista operativo, el diseño II de Carolina del Norte, al demandar la formación de mf familias de hermanos completos mediante el cruzamiento de cada uno de m machos con cada una de f hembras (siendo éstas las mismas para los m machos), no puede ser aplicado en especies en que cada planta produce inflorescencias que no permiten la polinización controlada por parte de varios machos. Esto puede suceder en cultivos como la cebolla (*Allium cepa*), girasol (*Helianthus annuus* L.) y maíz (*Zea mays* L.).

En particular, la baja precisión de los diseños I y II de Carolina del Norte ha sido investigada en diversas áreas. De importancia singular en este estudio es la determinación del efecto de la endogamia de los progenitores en la precisión de la estimación de componentes de varianza genéticos. Sahagún (1997) ha encontrado una relación directa entre el coeficiente de endogamia de los progenitores y la precisión de los estimadores del diseño I. En el diseño de familias independientes, en cambio, Sahagún (1997; datos no publicados) encontró que esta relación fue negativa, llegando a ser imposible la estimación de los componentes de varianza genéticos cuando el coeficiente de endogamia de todos los progenitores fue 1.0. Sin embargo, este autor sólo consideró el caso en que las hembras y machos tienen el mismo coeficiente de endogamia.

Con el fin de resolver el problema que para la aplicación del diseño II de Carolina del Norte presenta la inflorescencia del maíz, Hallauer y Miranda (1981) propusieron que las f plantas hembras fueran autofecundadas para que en cada línea S_1 , cada una de una de m plantas hembras se cruzarán con uno de los m machos según el diseño II. Sin embargo, estos autores no abordaron el problema de cómo hacer la estimación cuando se aplica esta modificación ni del efecto que ésta tendría en la precisión; sólo describen cómo realizar la estimación cuando el coeficiente de endogamia de machos y hembras es cero.

Los resultados de los estudios que se han realizado sobre el efecto de la endogamia en la precisión de la estimación de componentes de varianza (Sahagún, 1997; datos no publicados) han sugerido la hipótesis de que la modificación propuesta por Hallauer y Miranda (1981) en el diseño II debe tener implicaciones tanto en la forma de estimar los componentes de varianza como en la calidad con que tal acción se realiza. El objetivo del presente estudio tiene que ver con la prueba de esta hipótesis: Se pretende determinar cómo se debe realizar la estimación de la varianza aditiva y la de dominancia en el diseño II cuando las hembras utilizadas en las cruza son líneas S_1 (de una autofecundación).

La determinación del efecto del uso de hembras endogámicas en la precisión de la estimación es otro objetivo a alcanzar en esta investigación.

TEORIA Y RESULTADOS

Población

El modelo de población a que se hará referencia será el de una población de individuos diploides y hermafroditas que se encuentran en equilibrio Hardy-Weinberg. Se analizará el modelo de un locus con alelos múltiples y se considerarán ausentes la epistasis, los efectos maternos y el ligamiento de caracteres que afectan la variable de interés.

Diseño II de apareamiento

De origen, Comstock y Robinson (1948) se refirieron a la aplicación del diseño II como un proceso que se inicia con la obtención de una muestra aleatoria de m machos y, en forma independiente, una de f hembras de la población objeto de estudio. Posteriormente se realiza la cruce de cada macho con cada una de las hembras, formándose así mf familias de hermanos completos. Sin embargo, si la estructura floral de la especie no permite (como en el maíz) la formación de estas cruza, y lo que se hace es generar m hembras a partir de la autofecundación de cada hembra originalmente muestreada, para que sean polinizadas cada una por uno de los m machos, se generará una nueva situación que amerita un análisis particular.

Análisis

Numerosos autores han presentado el análisis de varianza (Cuadro 1) correspondiente a la información generada por la evaluación de las mf familias de un diseño II en un diseño experimental en bloques al azar (v.g., Hallauer y Miranda, 1981; Márquez, 1985).

Con el fin de relacionar la información del Cuadro 1 con la estimación de los componentes de varianza genéticos [varianza aditiva (σ_A^2) y varianza de dominancia (σ_D^2)], se hará referencia al resultado general que establece que si X y Z son los valores genotípicos de dos individuos con cierta relación de parentesco en la población, su covarianza es (Kempthorne, 1957):

$$\text{COV}(X, Z) = 2r_{XZ} \sigma_A^2 + \mu_{XZ} \sigma_D^2 \dots \dots \dots (1)$$

en donde r_{XZ} es el coeficiente de coancestría de los individuos y μ_{XZ} es la probabilidad de que cada alelo de un individuo sea idéntico por descendencia a un y sólo un alelo en el mismo locus del otro individuo.

CUADRO 1. Forma general del análisis de varianza del diseño II en un diseño de bloques al azar.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	Esperanza de cuadrados medios
Repeticiones	r-1		
Machos (M)	m-1	M	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + rn\sigma_{mf}^2 + rnf\sigma_m^2$
Hembras (H)	f-1	H	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + rn\sigma_{mf}^2 + rnm\sigma_f^2$
M x H	(m-1)(f-1)	(MH)	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + m\sigma_{mf}^2$
E. parcelar	(r-1)mf-1	E	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2$
E. intraparcelar	(n-1)rmf	W	σ_w^2

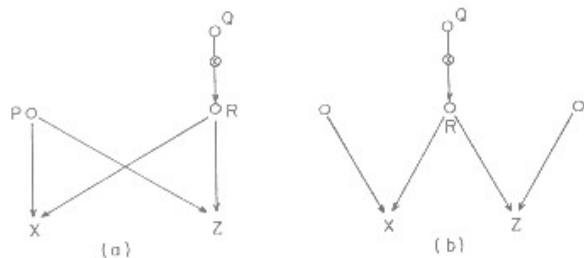


Fig. 1. Origen de los hermanos completos (a) y medio hermanos (b) en el diseño II modificado.

Para la modificación del diseño II que aquí se estudia, si X y Z son hermanos completos cuyos progenitores son una hembra y un macho que tienen un coeficiente de endogamia de 0.5 y 0.0, respectivamente [(Figura 1) a] se obtiene que

$$\begin{aligned} r_{XZ} &= \left(\frac{1}{4}\right) [P(X_m = Z_m) + P(X_m = Z_h) + P(X_h = Z_m) + P(X_h = Z_h)] \\ &= \left(\frac{1}{4}\right) \left[\frac{1}{2} + 0 + 0 + \left(\frac{1}{2}\right)(1 + F_R) \right] \\ &= \frac{5}{16} \end{aligned}$$

ya que $F_R = \frac{1}{2}$, y

$$\begin{aligned} \mu_{XZ} &= P[(X_m = Z_m), (X_h = Z_h)] + P[(X_h = Z_m), (X_m = Z_h)] \\ &= \left(\frac{1}{2}\right) \left[\left(\frac{1}{2}\right)(1 + F_R) \right] \\ &= \frac{6}{16} \end{aligned}$$

ya que $F_R = \frac{1}{2}$

Por lo tanto,

$$\text{COV (HC)} = \left(\frac{10}{16}\right) \sigma_A^2 + \left(\frac{6}{16}\right) \sigma_D^2 \quad (2)$$

En esta derivación, X_m y X_h son los alelos que el individuo X recibió de su padre y de su madre, respectivamente. La notación para el caso del individuo Z es análoga. F_R es el coeficiente de endogamia de R (una hembra S_1).

Respecto a los medios hermanos maternos que se generan en el diseño II modificado, su origen se describe en la Figura 1 (b). Para este caso, de acuerdo con las propiedades de la coancestría (Kempthorne, 1957).

$$\begin{aligned} r_{XZ} &= \left(\frac{1}{4}\right) r_{R,R} \\ &= \left(\frac{1}{8}\right) (1 + F_R) \\ &= \frac{3}{16} \text{ y} \\ \mu_{XZ} &= 0 \end{aligned}$$

por lo que la covarianza de medios hermanos maternos es [Ecuación (1)]

$$\text{COV (MH)}_f = \left(\frac{6}{16}\right) \sigma_A^2 \quad (3)$$

Finalmente, para los medios hermanos paternos, que no involucran progenitores endogámicos, la covarianza es (Falconer, 1989)

$$\text{COV (MH)}_m = \left(\frac{4}{16}\right) \sigma_A^2 \quad (4)$$

Con relación a las familias o grupos de individuos que se generan por la aplicación del diseño II, éstas pueden ser visualizadas como de tres tipos: Hermanos completos, medios hermanos maternos o medios hermanos paternos. Independientemente del tipo de grupos que se considere, el valor genotípico del individuo j del grupo i se puede describir en la forma

$$Y_{ij} = \mu + G_i + W_{ij} \quad (5)$$

En este modelo, μ es la media general, G_i es el efecto del grupo i y W_{ij} es el efecto del individuo j que pertenece al grupo i . Por la naturaleza del muestreo de machos y hembras y por el origen de los individuos de cada familia en el diseño II, los términos G_i y W_{ij} son variables aleatorias independientes dentro de sí y entre sí, con varianzas σ_{BG}^2 y σ_{WG}^2 , respectivamente, Kempthorne (1957) demostró que para $j \neq j'$,

$$\text{COV}(Y_{ij}, Y_{ij'}) = \sigma_{BG}^2 \quad (6)$$

es decir, la covarianza de los individuos dentro de los grupos es igual a la varianza entre las medias de los grupos. Aplicando este resultado (6) al caso de hermanos completos, medios hermanos maternos y medios hermanos paternos, descritos en las ecuaciones (2), (3) y (4), según las esperanzas de los cuadrados medios del Cuadro 1 resulta que, respectivamente,

$$\sigma_{mf}^2 + \sigma_f^2 + \sigma_m^2 = \left(\frac{10}{16}\right) \sigma_A^2 + \left(\frac{6}{16}\right) \sigma_D^2 \quad (7)$$

$$\sigma_f^2 = \left(\frac{5}{16}\right) \sigma_A^2 \quad y \quad (8)$$

$$\sigma_m^2 = \left(\frac{4}{16}\right) \sigma_A^2 \quad (9)$$

En virtud de que se puede estimar a σ_{mf}^2 , σ_f^2 y σ_m^2 a partir del Cuadro 1 y de que con sólo uno o ambos de los cuadrados medios de machos o de hembras se puede hacer la estimación de σ_A^2 y σ_D^2 , resulta interesante estudiar las tres alternativas. Si sólo se utilizara el cuadrado medio debido a diferencias entre familias de hembras para estimar la varianza aditiva se tendrían los estimadores

$$\hat{\sigma}_{Af}^2 = 16 [H - (MH)] / (6rm) \quad y \quad (10)$$

$$\hat{\sigma}_{Df}^2 = 16 [(MH) - E] / (6m) \quad (11)$$

Si, en cambio, se utilizara sólo el cuadrado medio debido a machos para estimar la varianza aditiva, los estimadores serían

$$\hat{\sigma}_{Am}^2 = 4[M - (MH)] / (rnf) \quad y \quad (12)$$

$$\hat{\sigma}_{Dm}^2 = 16[(MH) - E] / (6rn) \quad (13)$$

Finalmente, si en la estimación de σ_A^2 se usara la información de los cuadrados medios de hembras y machos se obtendrían estimadores de la forma

$$\hat{\sigma}_A^2 = 16 [M + H - 2(MH)] / (4rnf + 6rn) \quad y \quad (14)$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = 16[(MH) - E] / (6m) \quad (15)$$

DISCUSION

Según los resultados (10)-(15), una estimación insesgada de los componentes de varianza genéticos (σ_A^2 y σ_D^2) mediante la autofecundación de las hembras del diseño II para generar de cada una m hembras S_i para que cada una de ellas sea polinizada por uno de los m machos, es posible. Sin embargo, la forma del estimador de la varianza aditiva y de la de dominancia difiere de las de los que se obtienen cuando el diseño II se aplica a una población en donde el coeficiente de endogamia de todos los progenitores es cero (v.g. Hallauer y Miranda, 1981; Márquez, 1985). De hecho, dependiendo de si usa sólo uno o ambos de los cuadrados medios debidos a machos y a hembras, el estimador de la varianza aditiva en el diseño II modificado también difiere [Ecuaciones (10), (12) y (14)]. El estimador de la varianza de dominancia, en cambio, es el mismo en las tres situaciones [Ecuaciones (11), (13), (15)]. En efecto, con progenitores endogámicos y $f = m$, si se utilizara sólo la información de las hembras para la estimación de la varianza aditiva, los estimadores de esta varianza y de la de dominancia, respectivamente, son (Hallauer y Miranda, 1981; Márquez, 1985):

$$\hat{\sigma}_{Afo}^2 = 4[H - (MH)] / (rnm) \quad y \quad (16)$$

$$\hat{\sigma}_{Dfo}^2 = 4[(MH) - E] / (rn) \quad (17)$$

Si en lugar de las hembras sólo se utilizara la información de los machos, el estimador de σ_A^2 sería análogo al de (16); sólo se substituiría H por M .

En términos estadísticos, la comparación de estos estimadores [Ecuaciones (16) y (17)] con los correspondientes (usando sólo el cuadrado medio de hembras) que se obtuvieron en este estudio [Ecuaciones (10) y (11)] puede hacer referencia al insesgo y a la precisión. Como en ambos casos los estimadores fue-

ron obtenidos por el método de momentos, todos deben ser inesgados.

Respecto a la precisión, la varianza de los estimadores de la varianza aditiva [usando sólo el cuadrado medio de hembras (H)] del diseño II modificado y del convencional son, respectivamente:

$$V(\hat{\sigma}_{Af}^2) = (7.11) [V(H) + V(MH)] / (rnm)^2 \quad \text{y} \quad (18)$$

$$V(\hat{\sigma}_{Afo}^2) = 16 [V(H) + V(MH)] / (rnm)^2 \quad (19)$$

Obviamente, el uso de líneas S_1 como hembras y plantas S_0 como machos en el diseño II permite la obtención de estimadores de σ_A^2 más precisos que los que se obtienen con el uso de plantas S_0 como hembras y plantas S_0 como machos. Para la varianza de dominancia, con hembras S_1 se obtuvo la misma superioridad sobre el diseño II convencional que la obtenida en la estimación de la varianza aditiva; es decir, para $m = f$, $V(\hat{\sigma}_{Dfo}^2) = (2.25) V(\hat{\sigma}_{Df}^2)$.

Cuando sólo se utiliza el cuadrado medio de machos para estimar a σ_A^2 el uso de líneas S_1 como hembras en el diseño II [Ecuación (12)]. En el caso de la varianza de dominancia, la relación de magnitud fue de la misma dimensión que la del caso anterior; es decir, $V(\hat{\sigma}_{Dfo}^2) = 2.25V(\hat{\sigma}_{Dm}^2)$.

Finalmente, si se usaran ambos cuadrados medios [Ecuación (14)], con $m = f$ el diseño modificado produce un estimador de la varianza aditiva de la forma

$$\hat{\sigma}_A^2 = 8[M + H - 2(MH)] / (5rnm) \quad (20)$$

cuya varianza, considerando que la varianza de M es igual a la varianza de H , es

$$\begin{aligned} V(\hat{\sigma}_A^2) &= 64[2V(M) + 4V(MH)] / [25(rnm)^2] \\ &= [5.12V(M) + 10.24V(MH)] / (rnm)^2. \quad (21) \end{aligned}$$

Desde luego, $V(\hat{\sigma}_{Afo}^2) > V(\hat{\sigma}_{Af}^2)$ y $V(\hat{\sigma}_{Afo}^2) > V(\hat{\sigma}_A^2)$. La mayor precisión que se obtiene con el uso de progenitores endogámicos aquí encontrada no es del todo sorpresiva; en estudios previos sobre el diseño I (Sahagún, 1996) y el diseño de familias de medios

hermanos maternos (Sahagún, 1997) se encontró una relación positiva entre coeficiente de endogamia y precisión de los estimadores de σ_A^2 y σ_D^2 . Mientras que en esos estudios los niveles endogámicos fueron iguales en hembras y machos, en el presente estudio fueron 0.0 y 0.5.

Respecto a la comparación de las magnitudes de $V(\hat{\sigma}_A^2)$ y de $V(\hat{\sigma}_{Af}^2)$ no puede determinarse en forma tan categórica como en los dos casos anteriores. Dependiendo de los valores posibles de σ_A^2 , m , f y r , para algunas de sus combinaciones puede suceder que $V(\hat{\sigma}_A^2) > V(\hat{\sigma}_{Af}^2)$ y para otras puede ser lo opuesto. En efecto, si la variable respuesta siguiera una distribución normal, por ejemplo, con $\sigma_A^2 = 0$ y $f \geq 2$ sucede que $V(\hat{\sigma}_A^2) > V(\hat{\sigma}_{Af}^2)$. Y, por el contrario con $rnm \sigma_f^2 = \sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + m_{mf}^2$ y $f > 3$, $V(\hat{\sigma}_{Af}^2) > V(\hat{\sigma}_A^2)$.

Según los resultados anteriores, el uso de progenitores endogámicos generado con el fin de resolver el problema de carácter operativo por el cual no es posible aplicar el diseño II en algunas especies, no sólo resolvió tal problema sino que también impactó positivamente la precisión de la estimación de la varianza aditiva. Por otra parte, en un contexto más general, la posibilidad de usar líneas endogámicas como hembras y plantas S_0 como machos es un indicador de que en el diseño II y en otros diseños es posible utilizar progenitores con diferentes niveles de endogamia, que además de resolver problemas de poca precisión y de tipo de inflorescencias, también puede utilizarse para resolver el problema de una limitada producción de semilla para hacer evaluaciones en varios ambientes, en cultivos como el maíz. En efecto, cuando un diseño de apareamiento implique la evaluación de las progenies de cruza de plantas individuales $S_0 \times S_0$, como en el diseño II, se podría obtener las mismas progenies si se realizara la cruce $S_0 \times S_t$ ($t = 1, 2, 3, \dots$) en donde la planta S_0 podría ser el macho (productor de polen) y S_t podría ser una muestra al azar de plantas de la línea obtenida por autofecundación en la generación t . Por ejemplo, si se fuera a realizar la cruce entre dos plantas S_0 cuyos genotipos son: A_1A_1 y A_1A_e y si se debe resolver el problema de una limitada cantidad de semilla para la evaluación se debe considerar que la progenie de $A_1A_1 \times A_1A_e$ resulta equivalente a la de la cruce $A_1A_1 \times [(1/4)A_1A_1 + (1/2)A_1A_e + (1/4)A_eA_e]$ puesto que los arreglos gaméticos son los mismos en ambas cruces. Evidentemente, con la segunda cruce [la que usa como hembra a la línea S_1 de A_1A_e] se resolvería el problema.

CONCLUSIONES

En esta investigación se ha estudiado la estimación de los componentes de varianza genéticos de una población con el diseño II de Carolina del Norte con algunas modificaciones:

Los machos son plantas S_0 y las hembras son líneas S_1 . Las principales conclusiones fueron:

1. El diseño II modificado permite la estimación insesgada de la varianza aditiva y de la varianza de dominancia.
2. De los estimadores del diseño II modificado el único que no cambia con respecto a los del diseño II convencional es el de la varianza aditiva que se basa en el cuadrado medio debido a machos.
3. Los estimadores de la varianza aditiva del diseño II modificado que se basan en el cuadrado medio de hembras son más precisos que los estimadores de la varianza aditiva del diseño convencional.
4. La varianza de dominancia siempre es estimada con mayor precisión en el diseño II modificado que en el diseño convencional.

LITERATURA CITADA

COMSTOCK, R. E.; H. F. ROBINSON. 1948. The components of genetic variance in a population of biparental progenies

and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4:254-266.

COMSTOCK, R. E.; H. F. ROBINSON. 1952. Estimation of average dominance of genes, pp. 494-516. *In: Heterosis*, J. W. Gowen (ed.) Iowa State University Press, Ames, Iowa, U.S.A.

FALCONER, D. S. 1989. *Introduction to Quantitative Genetics*. Third edition. Longman, Londres y New York, 438 p.

GRIFFING, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian J. Biol. Sci.* 9:463-93.

HALLAUER, A. R.; J. B. MIRANDA, F. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, U.S.A. 468 p.

KEMPTHORNE, O. 1957. *An Introduction to Genetic Statistics*. Wiley and Sons, New York, U. S. A. 545 p.

MARQUEZ S., F. 1985. *Genotecnia Vegetal*. Tomo I. Métodos, Teoría, Resultados. AGT editor, S. A., D. F. México. 357 p.

MARQUEZ-SANCHEZ, F.; A.R. HALLAUER. 1970. Influence of sample size on the estimation of genetic variances in a synthetic variety of maize. I. Grain yield. *Crop. Sci.* 10:357-361.

MATHER, K.; J. L. JINKS. 1971. *Biometrical Genetics*. Cornell Univ. Press, U.S.A. 382 p.

SAHAGUN C., J. 1997. Precisión de estimadores de componentes de varianza del diseño I de Carolina del Norte con progenitores endogámicos. *Revista Fitotecnia Mexicana* (En prensa).

WARNER, J. N. 1952. A method for estimating heritability. *Agron. J.* 44:427-30.