

# ANÁLISIS DIALÉLICO DE ALGUNOS CARACTERES CUANTITATIVOS EN PIMENTÓN (*Capsicum annuum* L.)<sup>1</sup>

Alvaro Echeverri A<sup>2</sup>, Hernán Ceballos L<sup>3</sup>, Franco A. Vallejo C.<sup>4</sup>

---

## RESUMEN

*Se realizó el estudio genético del carácter rendimiento y sus componentes primarios número de frutos y tamaño del fruto (peso fruto, peso del lóculo, largo y ancho del fruto) y días a floración, empleando la metodología propuesta por Hayman (1954a, 1954b). Para el efecto se empleó un diseño dialélico para el cruzamiento de 10 x 10 cultivares de pimentón (LPUNAL, Yolo Wonder, Keystone Resistant Giant, Pimentao Amarelo, Morviones, Avelar, California Wonder, Roque 8-B, Red Pepper, y L-363-46-672), sin considerar los recíprocos. No se detectó presencia de epistasis, excepto para la variable rendimiento, y los datos experimentales se ajustaron al modelo aditivo-dominante.*

*La dominancia fue muy importante en la expresión del rendimiento por planta y días a floración, y poco importante para número de frutos por planta, peso promedio de fruto y ancho de fruto. Pudo observarse sobredominancia para días a floración. Los estimativos de los coeficientes de heredabilidad en sentido estricto ( $h_e$ ), para los caracteres rendimiento por planta, número de frutos por planta, peso promedio del fruto, peso promedio del lóculo, longitud del fruto, ancho del fruto, y días a floración, fueron 0.681, 0.802, 0.772, 0.734, 0.666 y 0.587, respectivamente.*

**Palabras clave:** análisis dialélico, acción génica, pimentón, mejoramiento de hortalizas.

---

<sup>1</sup> Parte de la Tesis presentada por el autor, a la Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira, como requisito parcial para obtener el título de Maestro en Ciencias Agrarias-Fitomejoramiento.

<sup>2</sup> Profesor Asistente. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias A.A. 1779.

<sup>3</sup> Ingeniero Agrónomo. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira. A.A. 237.

<sup>4</sup> Profesor Titular. Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira. A.A. 237.

---

### ABSTRACT

*Genetic analysis for yield, number of fruits per plant and fruit size (fruit weight, locule weight, fruit large and fruit width) and days to flowering was carried out using a diallel crossing between ten sweet pepper cultivars (LPUNAL, Yolo Wonder, Keystoue Resistant Giant, Pimentao Amarelo, Morviones, Avelar, California Wonder, Roque 8-B, Red Pepper, and L-363-46-672). A genetic-statistical analysis was made using the methodology proposed by Hayman (1954a, 1954b). Epistasis was no detected, except for yield, and the experimental data was adjusted to an additive-dominant model.*

*Dominant gene effect was very important to yield per plant and days to flowering expression, and less important to fruits per plant, mean fruit weight, and fruit width. Overdominance was observed for days to flowering. Coefficients of heritability estimates, in narrow sense ( $h_n$ ), to yield, number of fruits per plant mean fruit weight, locule mean weight, fruit large, fruit width, and days to flowering were 0.681, 0.802, 0.772, 0.734, 0.666 and 0.587, respectively.*

**Key words:** *Diallel analysis, genetic action, sweet pepper, vegetables breeding.*

---

## INTRODUCCIÓN

La investigación genética, es la mejor alternativa para tomar decisiones relacionadas con las estrategias de mejoramiento de los diferentes caracteres cuantitativos, ya que permite conocer la aptitud combinatoria (AC) de los progenitores, y los tipos de acción génica que controlan la expresión del carácter, grado medio de dominancia, heredabilidad, correlaciones genotípicas y fenotípicas, distribución de genes dominantes y recesivos en los progenitores, y número mínimo de genes que exhiben dominancia en los progenitores.

Los cruzamientos dialélicos son los sistemas de apareamiento más empleados en los programas de fitomejoramiento, ya que permiten conocer las propiedades genéticas del

material en estudio, posibilitando además, detectar progenitores y cruzamientos superiores (Sprague y Tatum, 1942).

## REVISIÓN DE LITERATURA

**Definición de dialélico.** Los cruzamientos dialélicos son aquellos cruzamientos donde participan un conjunto de líneas o variedades homocigotas o no y con alta homogeneidad, realizando todas las posibles combinaciones entre sí. El dialélico, puede ser completo o parcial. El dialélico proporciona una estimación más exacta de la aptitud combinatoria general (ACG) y de la aptitud combinatoria específica (ACE) (Yordanov, 1983), lo cual es de considerable valor para entender la naturaleza de la acción génica involucrada en la determinación de rasgos cuantitativos.

Gilbert (1958), definió como cruzamientos dialécticos, a los realizados entre un número de variedades o líneas puras (Hayman, 1954, 1958), o entre genotipos de líneas o variedades con alta homocigosis u homogeneidad, que puede ser completo o parcial (Griffing, 1956b), y también cuando se cruzan líneas con cualquier grado de endogamia.

El método de análisis dialéctico propuesto por Hayman (1954, 1958), fue desarrollado para ser utilizado en cruzamientos dialécticos que incluyen líneas homocigotas únicamente, siendo por lo tanto, usado ampliamente en plantas autógamas. Las varianzas y covarianzas estimadas en la tabla dialéctica, son utilizadas para obtener los componentes y los parámetros genéticos y también para efectuar el análisis gráfico a través de la regresión lineal. Este análisis, permite estudiar el control genético de los caracteres y clasifica los progenitores, teniendo en cuenta el grado de dominancia, permitiendo estimar el límite teórico de selección.

El método de Hayman (1954, 1958), fue desarrollado inicialmente para el modelo genético fijo, en donde los progenitores y sus híbridos correspondientes, constituyen toda la población estudiada. La metodología fue ampliada por Hayman (1960), para el caso donde las líneas puras constituyen una muestra (modelo genético aleatorio).

Según Mather y Jinks (1971), el análisis más satisfactorio para un

conjunto completo de cruzamientos dialécticos, es el presentado por Hayman. El análisis permite conocer el tipo de acción génica predominante y obtener un panorama general del control genético de algunos caracteres cuantitativos, mediante varianzas y covarianzas (Toledo y Kiihl, 1982). El método dialéctico desarrollado por Hayman, impone diversos supuestos, para su validez (Hayman, 1954; 1958; Crumpacker y Allard, 1962):

1. Los progenitores, deben ser homocigotos.
2. Deben presentar segregación diploide.
3. No deben existir diferencias entre híbridos F1 y sus recíprocos.
4. No presentar ligamiento.
5. No presentar alelismo múltiple.
6. Ausencia de interacción alélica (herencia simple en cada locus) y,
7. Distribución independiente de genes.

Sobre estos supuestos, caben los siguientes comentarios:

Las tres primeras, son usuales y se cumplen probablemente. En cuanto a la número cuatro, se puede decir que no hay carácter cuantitativo que no presente ligamiento, lo cual la convierte en una restricción difícil de cumplir en la práctica; con respecto a la condición número cinco, se puede mencionar que es posible restringir un sistema génico a dos alelos por locus, sin perjuicio de los análisis; la sexta restricción, es comprobada por la metodología de Hayman (1958).

Beltach y Vytopil (1969) en sus estudios genéticos del pimentón encontraron efectos de sobredominancia para rendimiento. Silvetti y Giovanelli (1976) registraron efectos aditivos como dominantes para todos los caracteres estudiados. El conocimiento de los parámetros genéticos y su modo de herencia, es esencial antes de iniciar la aplicación de cualquier metodología de para el mejoramiento de cualquier cultivo.

En un cruzamiento dialélico con seis parentales, usados para determinar el comportamiento genético y el tipo de acción génica en pimentón (*Capsicum annuum* var. *grossum*), se encontró acción génica aditiva para tamaño del fruto, dominancia para días a floración, y sobre dominancia para altura de planta, número de frutos por planta, y rendimiento total. El rendimiento temprano fue influenciado tanto por los efectos aditivos como no aditivos. La altura de planta, tamaño del fruto, y rendimientos temprano y total, fueron controlados por 2, 5, 31, y 25 grupos de genes respectivamente. Este valor fue subestimado para días a floración y número de frutos por planta. Los estimados de heredabilidad fueron medios para días a floración y bajos para el resto de los caracteres (Thakur, Gill y Bhagechandani, 1980).

Se estudió la base genética, v.g. el modo de herencia y los componentes de la varianza genética, del número de frutos del pimentón. En este estudio, se

emplearon seis variedades de pimentón, en cruzamientos dialélicos sin considerar los recíprocos. Se observaron diferencias significativas en el número de frutos por planta, entre las seis variedades en las generaciones F1 y F2. Los efectos aditivos y no aditivos de los genes jugaron un papel significativo en la herencia del número de frutos, aunque prevaleció el efecto de los genes aditivos. El valor calculado para el grado de dominancia  $H_1/D$  fue menor que 1, indicando dominancia parcial. Los genes recesivos predominaron en la generación F1, mientras que los genes dominantes predominaron en la generación F2 para el carácter estudiado. La mayor parte de la variabilidad genética total del número de frutos por planta en pimentón es de carácter aditivo (Gvozdenovic, 1988).

Seis variedades de pimentón (Kalifornijsko cudo, Soroksari, Novosadska bela babura, A1-12, SK-4 y PCR) fueron incluidos en cruzamientos dialélicos para investigar el modo de herencia del peso de frutos por planta. Los cruzamientos difirieron significativamente en el peso de frutos. Observando la herencia de este carácter tanto los efectos génicos aditivos como los no aditivos jugaron un papel significativo, siendo prevaleciente el efecto aditivo como es demostrado por los componentes de la varianza genética y del análisis de regresión. El valor calculado para el grado de dominancia  $H_1/D$  fue menor de 1, indicando la

presencia de dominancia parcial. En la generación  $F_1$ , los genes recesivos fueron prevalecientes ya que la proporción  $K_D/K_R$  fue menor que 1. En la generación  $F_2$ , prevalecieron los genes dominantes para rendimiento de frutos por planta ya que la proporción fue mayor que 1 (Gvozdenovic, 1989).

Se realizó un análisis genético de un diseño dialélico de 6 x 6 para las siguientes características del ají picante: rendimiento, número y peso de frutos, días desde la siembra a la floración, y maduración. Los efectos de la acción génica aditiva y no aditiva probaron ser significativos en la herencia de todos los caracteres evaluados. Se hicieron estimaciones de las aptitudes combinatorias general y específica, así como de los efectos maternos de las líneas parentales. Además, en el caso de un modelo aditivo-dominante adecuado, se calculó el grado de dominancia y los coeficientes de heredabilidad (Kordus, R., 1991).

En híbridos de un cruzamiento dialélico de 7 x 7, que incluyó las variedades Chorbadzhiiski, Sivriya, Kheb"r, Zlaten Medal, Fitostop, Kalinkov y Shumenski Ratund, estudiados en el invernadero y en el campo durante 1989-90, los genes aditivos predominaron en el control del contenido de materia seca en ambos estados de maduración, aunque los efectos genéticos no aditivos (dominancia, sobredominancia y epistasis) contribuyeron parcialmente.

La variación en el contenido de materia seca a la madurez comercial fue más dependiente que a la madurez fisiológica en condiciones ambientales, y los efectos génicos aditivos fueron más importantes a la madurez fisiológica, sugiriendo que la selección para este carácter sería más efectiva en esta etapa. La aptitud combinatoria general más alta para contenido de materia seca en ambas etapas, se encontró en Chorbadzhiiski y Fitostop (Luan-Tkhi-Dep, Milkova y Luan-Thi-Dep, 1992).

Se estudió la acción génica en *Capsicum annuum* por seis generaciones para rendimiento /planta, altura de planta, longitud del fruto y perímetro del fruto en dos cruzamientos intervarietales. Los efectos génicos aditivos para longitud del fruto, los efectos de dominancia para rendimiento y número de frutos/planta, y tanto los efectos génicos aditivos como de dominancia para altura de planta y perímetro del fruto fueron de gran importancia. Entre los efectos epistáticos el tipo dominancia x dominancia contribuyó mucho en la herencia de casi todos los caracteres. La producción de híbridos es factible, o se sugiere la selección recurrente para explotar todos los tipos de acción génica y lograr un mejoramiento del rendimiento y sus componentes (Jadhav y Dhumal, 1994).

El método dialélico propuesto por Hayman, permite analizar los datos en tres formas básicas:

- Análisis de varianza a través de la media de los tratamientos (interacción genotipo x bloque).
- Estimación de componentes genéticos de variación y de parámetros genéticos a partir de los componentes genéticos de variación:
  - a. Grado medio de dominancia.
  - b. Frecuencia de alelos dominantes y recesivos.
  - c. Relación de alelos dominantes y recesivos.
  - d. Número de genes o bloques génicos que exhiben dominancia en las líneas parentales.
  - e. Heredabilidad en sentido amplio y estrecho.
- Determinación de las constituciones genéticas relativas de los cultivares, por medio de análisis gráfico.

La utilidad de éste procedimiento de análisis, es permitir que los resultados sean confirmados y a la vez complementados (Hayman, 1958; Mather y Jinks, 1971).

Sprague y Tatum (1942) y Gardner y Eberhart (1966), reportan el tipo de información que puede obtenerse empleando el análisis genético-estadístico de un cruzamiento dialélico, destacando la información sobre el tipo y naturaleza de la acción génica que controla los caracteres cuantitativos; estos autores también señalan que el análisis ha mostrado ser de considerable valor en la toma de decisiones

concernientes al sistema de cruzamiento utilizado y a la selección de materiales promisorios.

Griffing (1953) y Yordanov (1983), afirman que la estimación de la varianza genética aditiva y no aditiva, y la magnitud de los efectos de la aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE), se pueden efectuar mediante el análisis dialélico de un cruzamiento dialélico.

Alvarado y Cortázar (1972), mencionan que ésta metodología permite detectar progenitores superiores, a la vez que ayuda a elegir los métodos de selección más eficientes. Los cruzamientos dialélicos han sido usados muy extensivamente en el mejoramiento vegetal, y pueden ser utilizados para la mayoría de las especies cultivables. Su uso depende de la dificultad de los cruzamientos y de la producción de semilla híbrida. Los cruzamientos dialélicos pueden ser de gran utilidad, si son analizados e interpretados adecuadamente.

Hallauer y Miranda (1988), señalan que en la utilización del cruzamiento dialélico, el principal problema parece presentarse en la interpretación e inferencias que se realizan sobre los estimativos obtenidos del análisis de dicho método. El cruzamiento dialélico y su análisis, han sido desarrollados para parentales con alta homocigosis y homogeneidad, o para parentales de amplia base genética. Después que los

cruzamientos sean evaluados y analizados, se pueden hacer las inferencias respecto al tipo de acción génica (Hallauer y Miranda, 1988).

Rubio y Torregroza (1971) y Estrada (1984), encontraron que el análisis dialéctico ayuda al fitomejorador a la identificación de padres deseables que puedan ser hibridados para explorar la heterosis o para aislar homocigotes deseables a partir de poblaciones segregantes.

Allard (1975), señala que la información que se deriva del análisis de un cruzamiento dialéctico permite investigar un número grande de líneas y dirigir esfuerzos hacia las mejores o unas pocas combinaciones híbridas, además de permitir conocer cómo actúan los genes (aditivos y no aditivos).

Gilbert (1958), al hacer algunas consideraciones acerca del sistema dialéctico concluye que dicho método podría ser usado con ventaja en estudios avanzados de un programa de selección, pero que ningún método estadístico puede reemplazar el conocimiento íntimo que sobre el cultivo tenga el mejorador, aunque estos sistemas puedan ser de alguna ayuda.

Allard (1975), afirma que la información derivada del análisis dialéctico permite a los mejoradores investigar un número grande de líneas y dirigir sus esfuerzos a relativamente pocas combinaciones híbridas. Además, la determinación de la aptitud

combinatoria general y específica, permite saber de que manera están actuando los genes (aditividad, no aditividad) como también la magnitud de éstas.

La misma opinión es compartida por Gardner y Eberhart (1966), quienes se refieren a la importancia de los cruzamientos dialécticos, diciendo que éstos han probado ser de gran valor para los mejoradores, cuando se debe elegir el procedimiento a usar en sus investigaciones y en la selección del material que se muestra promisorio.

Mayo (1980), revisando los modelos y metodologías sugeridas por Hayman con base en Mather (1949) y Griffing basado en Yates (1947), encontró que en los análisis dialécticos generalmente son violados algunos de los supuestos teóricos que hacen válidos los modelos. Uno de ellos, es el que los genes se distribuyen al azar y los gametos resultantes son una muestra representativa de los genotipos parentales, desconociendo las interacciones interalélicas presentes en herencias poligénicas.

Kempthorne (1957), revisando las bases teóricas del análisis dialéctico resalta el hecho que se asume en los modelos la presencia de dos alelos en cada locus (se descarta el alelismo múltiple) y la ausencia de epistasis; sin embargo, anota que en herencia poligénica éstas situaciones ocurren normalmente y por ello deben ser consideradas.

Vallejo (1976), destaca que los cruzamientos dialélicos vienen siendo usados de modo bastante general, siendo aplicados no sólo cuando se cruzan líneas puras o individuos de una población, sino también cuando se cruzan líneas con cualquier grado de endogamia, o entre variedades. Otros problemas que pueden aparecer en el análisis dialélico, son esencialmente el diseño experimental, y el excesivo espacio físico, obligando el uso de la metodología del cruzamiento parcial o dialélico incompleto.

El presente trabajo se realizó con el objetivo general de analizar genéticamente los caracteres rendimiento, número de frutos por planta, peso promedio del fruto, peso promedio del lóculo, largo y ancho del fruto, y días a floración en un cruzamiento dialélico entre cultivares de pimentón. Como objetivos específicos se tuvieron los siguientes: a) Determinar la presencia o ausencia de epistasia en las líneas parentales, así como estudiar la posibilidad de aplicar el modelo aditivo-dominante, b) Precisar el tipo de acción génica que controla la expresión de los caracteres mencionados, c) Estudiar la distribución de los genes dominantes y recesivos en los progenitores, d) Estimar el número mínimo de genes que exhiben dominancia en los progenitores.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El material consistió de 10 variedades de pimentón, Línea Promisoria UNAL (IPUNAL), Yolo Wonder (YLOW), Keystone Resistant Giant (KEYST),

Pimentao Amarelo (PIMAM), Morviones (MORVI), Avelar (AVELA), California Wonder (CALIW), Roque 8-B (ROQUE), Red Pepper (REDPE) y L 363-46-672 (L363-). Los cuarenta y cinco híbridos (sin incluir los recíprocos) junto con sus parentales fueron sembrados en un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones. Hubo un surco de cada híbrido y de cada padre, con 10 plantas espaciadas a 0,4 m. y a 1,0 m. entre surcos. Los datos de producción por planta, número de frutos por planta, peso promedio del fruto, peso promedio del lóculo, diámetro axial del fruto, diámetro transversal de fruto, y días a floración, fueron tomados sobre las ocho plantas centrales. La información fue analizada por el método propuesto por Hayman (1954, 1958).

Los datos individuales de cada característica, se sometieron al análisis de varianza para establecer si las diferencias entre cultivares, debidas a causas genéticas resultaban significativas desde el punto de vista estadístico. Con los promedios de los genotipos se realizó el análisis genético para aquéllas variables con diferencias significativas para genotipos, empleando la metodología propuesta por Hayman (1954, 1958), para estimar las relaciones genéticas entre el material experimental (componentes y parámetros genéticos).

## Método Gráfico de Análisis

**Componentes Genéticos.** De conformidad con este análisis, se determinaron los siguientes



componentes, cuyo significado se explica brevemente:

Varianza de las líneas parentales ( $V_{ob}$ ):

$$V_{ob} = (1/p-1) [\sum_i Y_{ii}^2 - (\sum_i Y_{ii})^2 / p]$$

Varianza de la progenie de la línea parental  $i$  ( $V_{ri}$ ):

$$V_{ri} = (1/p - 1) [\sum_j Y_{ij}^2 - (\sum_j Y_{ij})^2 / p]$$

Media de las varianzas de la progenie del progenitor ( $V_{in}$ ):

$$V_{in} = (1/p) \sum_i V_{ri}$$

Covarianza de la progenie de la línea parental  $i$  con el padre no recurrente ( $W_{ri}$ ):

$$W_{ri} = (1/p - 1) [\sum_j Y_{ij} Y_{ij} - (\sum_j Y_{ij} \sum_j Y_{ij}) / p]$$

Media de las covarianzas entre la progenie del progenitor  $i$  con el padre no recurrente ( $W_{oin}$ ):

$$W_{oin} = (1/p) \sum_i W_{ri}$$

Varianza de las medias de la progenie del progenitor  $i$  ( $V_{oh}$ ):

$$V_{oh} = (1/p-1) [\sum_i Y_i^2 - (\sum_i Y_i)^2 / p]$$

Diferencia entre la media de los progenitores y la media de sus progenies y progenitores ( $M_{in} - M_{io}$ )<sup>2</sup>:

$$(M_{in} - M_{io})^2 = (1/p) [(\sum_i Y_{ii}) - (\sum_i T_i) / p]^2$$

Con el fin de verificar si los datos experimentales se ajustan al modelo aditivo-dominante (ausencia de epistasis), se realizó el análisis de varianza o prueba de homogeneidad de los valores ( $W_i - V_i$ ). En los casos en que la hipótesis de homogeneidad era aceptada, se prosiguió con el análisis, haciendo la regresión de los  $W_i$  en  $V_i$ , usando el modelo de regresión lineal simple de la forma ( $W_i = a + b V_i$ ) y se construyó la parábola limitante ( $W_i^2 = V_{ob} \cdot V_i$ ). En ausencia de interacción no alélica y distribución independiente de genes entre los progenitores  $W_i$  (covarianza) y  $V_i$  (varianza) estarán relacionados por una línea de regresión con  $b$  aproximadamente igual a 1.

En caso de sobredominancia, la recta interceptará al eje de las ordenadas ( $W_i$ ) debajo del origen; en caso de dominancia completa, en el origen; y en caso de dominancia incompleta, encima del origen. En ausencia de dominancia, la recta será tangente a la parábola.

La forma como están distribuidos los progenitores a lo largo de la recta de regresión, indica la distribución de los genes dominantes y recesivos de los genotipos parentales. Los que poseen mayor proporción de genes dominantes se encontrarán más cerca al punto de origen y presentarán valores menores de  $W_i$  y  $V_i$ , cercanos a la intercepción de la línea de regresión con la parábola limitante. Las líneas parentales recesivas se sitúan en la extremidad superior de la recta de regresión, próximas a la parábola limitante.

Se estimaron, además, los componentes de variación, así:

Componente genético referente a la acción génica aditiva (D):

$$D = V_{\text{olo}} - E$$

E = cuadrado medio del residuo (error experimental), es decir, el cuadrado medio de la interacción genotipo x bloque.

Componente genético relacionado con la varianza debida a los desvíos de dominancia de los genes, con efectos positivos, en la expresión del carácter ( $H_1$ ):

$$H_1 = \frac{V_{\text{olo}} - 4 W_{\text{olo}} + 4 V_{\text{ih}} - (3p - p) E}{p}$$

p = número de progenitores

Componente genético relacionado con la varianza debida a los desvíos de dominancia de los genes, con efectos negativos, en la expresión del carácter ( $H_2$ ):

$$H_2 = 4 V_{\text{ih}} - 4 W_{\text{oh}} - 2 E$$

Teóricamente,  $H_1 = H_2$  si hay simetría entre los genes cuyo efecto es positivo y los genes de efecto negativo; esto es, si los genes de efectos positivos y negativos están presentes en frecuencias similares. Componente genético referente a la frecuencia relativa de genes dominantes y recesivos en la población parental; F es positivo si los alelos dominantes fuesen más

frecuentes que los alelos recesivos, y negativos en caso contrario:

$$F = \frac{2 (V_{\text{olo}} - W_{\text{olo}} + V_{\text{ih}} - W_r - V_r) - (2p - 2) E/p}{p}$$

Componente genético relacionado con la acción génica dominante ( $h^2$ ); refleja el cuadrado de la diferencia entre la media de las líneas parentales y la media general de las  $p^2$  combinaciones posibles de la tabla dialéctica (p = número de líneas parentales):

$$H^2 = 4 (M_{11} - M_{10})^2 - 4 (p - 1) E / p^2$$

Las desviaciones estándar de los anteriores componentes genéticos, fueron estimados de acuerdo con Hayman (1958), y fueron utilizados para la obtención de los siguientes parámetros:

$$\text{Grado medio de dominancia} = \text{GMD} = \frac{H_1 + H_2}{2}$$

Producto de las frecuencias medias de alelos con efectos positivos y negativos en loci con dominancia:

$$H_2 / 4H_1$$

Este parámetro tiene un valor máximo teórico de 0,25 cuando la frecuencia de alelos positivos y alelos negativos es igual a 0,50.

Razón del número de alelos dominantes a recesivos:

$$\sqrt{4DH_1} + F\sqrt{4DH_1 - F}$$

Número mínimo de genes o bloques génicos que exhiben dominancia en las líneas parentales:

$$h_2/H_2$$

Heredabilidad en sentido amplio:

$$H = \frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F + E}$$

Heredabilidad en sentido estrecho:

$$h_e = \frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 + \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 + \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F + E}$$

El signo y la magnitud del coeficiente de correlación ( $r$ ) de  $(W_i + V_i)$  con la producción media de la línea parental ( $Y_i$ ), fueron empleados para la evaluación del sentido de actuación de los genes dominantes.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En las Tablas 1 y 2 se presentan los valores promedios para los caracteres evaluados en los parentales y los híbridos hechos entre ellos, los cuales mostraron variabilidad, lo cual se confirmó a través del análisis de varianza (Tabla 3).

**Tabla 1.** Promedio para las características evaluadas en 10 líneas progenitoras en una población dialéctica de pimentón. Palmira, 1997.

Parental	Rend. por planta (g)	No. frutos por planta	Peso promedio fruto (g)	Peso promedio lóculo (g)	Diámetro axial fruto (cm)	Diámetro transv. fruto (cm)	Días a floración
L. Promis. U. Nat. (1)	335,83	5,86	61,06	20,46	10,13	5,00	20,03
Yolo Wonder (2)	218,30	2,20	116,20	36,10	9,00	6,96	19,60
Keystone Resist. (3)	246,00	2,53	107,03	35,30	10,10	6,20	17,36
Piment. Amarelo (4)	352,30	3,10	117,90	38,00	12,53	6,53	18,8
Morviones (5)	313,33	4,20	77,10	24,10	7,36	6,30	31,10
Avelar (6)	419,90	8,00	52,33	16,16	10,26	5,23	22,66
Califor. Wonder (7)	264,83	2,76	106,56	34,93	8,96	6,63	16,70
Roque 8-B (8)	443,23	11,36	44,66	14,76	10,33	4,13	21,20
Red Pepper (9)	590,26	8,30	75,93	25,86	11,13	5,30	19,70
L363-46-672 (10)	436,03	7,16	68,40	23,46	10,26	5,53	23,86
Y...	362	5,55	82,72	26,91	10,01	5,78	21,10
DMS 0.05*	146,9	2,05	17,53	6,05	0,86	0,52	2,16
DMS 0.05!	198,08	2,77	23,63	8,16	1,16	0,70	2,91

\* Para comparación entre cualquier media  $P_i$  y la media general ( $Y...$ )

! Para comparación entre dos medias parentales cualquiera ( $P_i$  vs  $P_j$ )

**Tabla 2.** Comportamiento promedio para las características evaluadas en los 45 cruzamientos de un dialélico de 10 progenitores, sin incluir recíprocos. Palmira, 1997.

P1*	P2*	Rendimiento por planta (g)	Nº frutos por planta	Peso promed. fruto (g)	Peso promed. lóculo (g)	Diámetro axial fruto (cm)	Diámetro transv. fruto (cm)	Nº Días a floración
1	2	640,43	8,03	77,13	23,43	10,46	5,66	15,36
1	3	470,20	5,86	77,53	26,26	11,23	5,76	14,80
1	4	701,93	7,36	98,63	35,03	12,63	6,06	15,76
1	5	553,70	8,10	72,33	22,03	9,50	6,20	18,53
1	6	552,60	9,10	64,30	20,76	11,80	5,26	17,43
1	7	366,13	4,70	77,73	24,06	9,80	6,16	19,70
1	8	400,60	9,13	43,50	13,86	11,10	4,70	19,60
1	9	528,40	8,53	65,13	21,33	10,66	5,26	17,10
1	10	580,00	10,20	50,93	18,50	10,20	5,10	24,16
2	3	289,33	2,80	108,66	33,96	8,93	6,30	17,70
2	4	416,93	3,20	127,00	40,53	11,63	6,56	18,76
2	5	449,90	5,46	80,56	27,20	8,93	6,16	19,53
2	6	497,53	5,36	89,50	31,60	11,20	6,36	17,86
2	7	311,86	2,93	110,16	31,86	9,06	6,10	14,86
2	8	337,33	3,80	89,10	28,36	11,03	5,66	18,80
2	9	481,83	6,53	74,83	25,53	10,80	5,60	15,26
2	10	360,80	4,80	82,86	27,23	9,43	6,70	22,26
3	4	314,96	3,10	111,43	36,70	12,26	5,70	13,33
3	5	342,96	4,20	82,33	27,03	9,33	5,73	17,53
3	6	510,90	6,53	83,06	27,23	11,50	6,16	17,26
3	7	198,63	3,60	85,86	30,53	10,00	6,06	22,43
3	8	341,96	5,76	61,03	20,03	10,86	5,00	19,93
3	9	159,16	1,70	96,76	30,73	9,86	6,03	16,16
3	10	458,63	5,83	79,50	24,53	10,43	6,03	19,76
4	5	507,46	6,20	94,66	27,76	12,06	6,33	16,16
4	6	512,13	6,60	81,40	26,16	12,10	6,00	18,93
4	7	371,86	3,60	109,06	34,43	11,66	5,80	16,53

P1: parental femenino (ver Tabla 1)

P2: parental masculino (ver Tabla 1)

Continuación **Tabla 2.**

P1*	P2*	Rendimiento por planta (g)	Nº frutos por planta	Peso promed. fruto (g)	Peso promed loculo (g)	Diámetro axial fruto (cm)	Diámetro transv. fruto (cm)	Nº Días a floración
4	8	472,43	5,63	82,36	25,30	12,93	5,23	19,53
4	9	520,63	5,96	95,20	31,10	12,93	5,86	16,46
4	10	604,13	5,16	119,13	41,53	13,00	6,50	20,70
5	6	386,73	6,70	57,73	17,96	8,90	5,73	22,53
5	7	370,96	4,10	92,56	31,53	9,03	6,23	18,93
5	8	567,26	8,20	76,10	25,26	10,76	5,43	19,03
5	9	458,20	5,93	82,66	26,63	10,30	5,96	18,03
5	10	336,93	5,26	60,33	20,00	9,26	5,23	23,50
6	7	492,76	8,53	58,60	19,33	10,40	5,43	18,70
6	8	656,66	10,66	62,16	19,56	12,06	5,20	20,53
6	9	623,20	9,10	70,80	22,93	11,13	5,83	18,53
6	10	504,73	9,10	56,10	17,40	9,83	4,96	26,10
7	8	312,63	4,83	62,26	21,30	9,96	5,06	21,36
7	9	349,90	4,86	78,26	24,66	10,76	5,50	14,00
7	10	670,36	8,53	86,93	29,83	11,70	6,10	20,46
8	9	388,93	7,00	57,60	20,00	11,03	4,96	18,10
8	10	426,66	6,36	70,46	23,80	10,53	5,63	23,86
9	10	687,76	9,26	80,40	22,90	10,90	5,46	23,36
Media general (Y...)		455,31	6,18	80,55	26,17	10,75	5,75	18,87
DMS 0.05*		146,90	2,05	17,53	6,05	0,86	0,52	2,16
DMS 0.05**		198,08	2,77	23,63	8,16	1,16	0,70	2,91

\* Para comparación entre cualquier cruza Pij y la media general Y.

\*\* Para comparación entre dos medias de cruza cualquiera (Pij vs. Pkl)

Los análisis de varianza relativos a la prueba de homogeneidad de los valores ( $W_r - V_r$ ) no fueron significativos para producción por planta (WFRPP), número de frutos por planta (NFRPP), peso promedio del fruto (WXFR), peso promedio del loculo (WXL), diámetro axial del fruto (DAFR), diámetro

transversal del fruto (DTFR), y días a floración (DAFL). En consecuencia la falta de evidencia para dudar de la homogeneidad de los valores ( $W_r - V_r$ ) sugiere que en principio, los supuestos para aplicar la metodología de Hayman-Jinks han sido satisfechos.

**Tabla 3.** Valores y significancia de los cuadrados medios y coeficientes de variación (CV) del análisis de varianza, para los caracteres evaluados en un cruzamiento dialélico entre 10 parentales de pimentón. Palmira, 1997.

CUADRADOS MEDIOS								
Fuente de Variación	GL	Rendimiento por planta	Nº Frutos por planta	Peso promed. fruto	Peso promed. lóculo	Diámetro axial fruto	Diámetro trans. fruto	Días a floración
Repetición	2	83132,70	0,69	3076,37	331,80	8,06	1,05	9,76
Genotipo	54	49785,02**	16,62**	1213,71**	128,35**	4,45**	0,97**	31,08**
Padres	9	38077,38*	28,67**	2213,77**	222,48**	5,66**	2,35**	51,35**
P vs C	1	213718,10 **	9,88ns	115,54ns.	13,53ns.	13,6**	0,02ns.	121,90**
Cruzas	44	48454,02**	14,31**	1034,11**	111,71**	4,00**	0,70**	24,87**
ACG	9	120434,20 **	50,90 **	3869,02 **	394,30 **	14,96 *	2,00 **	83,36 **
ACE	35	29944,82 **	4,90 *	305,13ns	39,04 *	1,18 **	0,37 **	9,83 **
Error	108	14997,20	2,95	213,59	25,47	0,52	0,19	3,25
Total	164	27282,65	7,42	577,81	63,08	1,90	0,45	12,49
C V.		27,94	28,29	18,05	19,18	6,76	7,53	9,36
Promedio		438,35	6,07	80,94	26,31	10,62	5,76	1928

Sin embargo, según la prueba del coeficiente de regresión  $b = 1,0$  (de  $W_r$  en  $V_r$ ), que completa el análisis de la validez de las hipótesis, se encontró que para la variable producción por planta,  $b$  fue diferente de uno, por tanto, los valores correspondientes a dicha variable fueron transformados a log, ln, raíz cuadrada, raíz cúbica, y  $x^2$ , sin lograr una transformación satisfactoria, que resultara en un coeficiente de regresión igual a 1,0.

Las transformaciones son particularmente útiles cuando el modelo falla en explicar, en forma satisfactoria, la variación observada en los datos debido a la falta de independencia (presencia de ligamiento) de los genes

que controlan el carácter bajo estudio (Ceballos, 1997).

Cuando  $b$  no es significativamente diferente de la unidad, permite, también, suponer que se satisfacen los requerimientos del modelo de Hayman-Jinks.

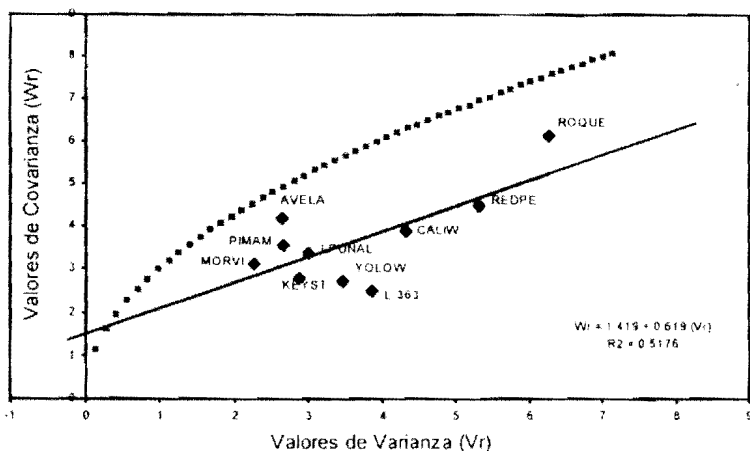
### Producción por Planta (WFRPP)

El coeficiente de regresión de  $W_r$  en  $V_r$ ,  $b = 0,390$  n.s.  $\pm 0,180$ , para los datos sin transformar, fue significativamente diferente de 1,0. El modelo aditivo-dominante no es adecuado, por lo que hay evidencia de epistasia o ligamiento genético (Tabla 4), y no es posible continuar con el análisis gráfico.

### Número de Frutos por Planta (NFRPP)

El coeficiente de regresión de  $W_r$  y  $V_r$ ,  $b = 0,619^* \pm 0,208$  (Figura 1a), no es diferente de uno, por lo que un modelo aditivo-dominante es adecuado (Tabla 4).

Una alta correlación negativa ( $r = -0,740^*$ ) entre el grado de dominancia de los progenitores ( $W_r + V_r$ ) y su comportamiento medio ( $\bar{m}$ ), indica que los alelos que favorecen un mayor número de frutos por planta tiende a ser predominantemente, más no exclusivamente, dominantes (Tabla 4).



**Figura 1a.** Gráfico  $W_r/V_r$  para la variable No. de frutos por planta, mostrando la parábola límite y la línea de regresión.

La clasificación relativa de los parentales en cuanto a las proporciones de alelos dominantes y recesivos, se presentan en la Figura 1a. Según Hayman (1954), un progenitor portador de la mayor proporción de genes dominantes es aquél que exhibe los menores valores de  $W_r$  y  $V_r$ , en tanto que al parental portador de la mayor proporción de genes recesivos corresponden los mayores valores de  $W_r$  y  $V_r$ .

Los parentales, **CALIW**, **ROQUE** y **REDPE** presentan una mayor proporción de genes recesivos, y por tanto se ubican en la extremidad superior de la recta de regresión. Los genotipos **LPUNAL**, **YOLOW**, **KEYST**, **PIMAM**, **MORVI**, **AVELA** y **L363**, presentan un comportamiento intermedio (Figura 1a). En general, no hay una distribución claramente lineal de los datos lo que sugiere que los efectos no aditivos no son muy

importantes. Esto coincide con la falta de significancia para progenitores vs. cruza (P vs. C) (n.s.) observado en la Tabla 3.

El componente genético aditivo ( $D = 8,573^* \pm 0,663$ ) y el componente relacionado con acción génica dominante, con efectos positivos ( $H_1 = 4,968^* \pm 1,412$ ) indican que tanto los desvíos aditivos de los genes como los dominantes, contribuyen en la expresión del número de frutos por planta, aunque, como se ve, la variación debida a los desvíos aditivos parece tener una mayor contribución en la expresión del carácter (Tabla 4). El valor positivo de  $F$  ( $2,793$

n.s.  $\pm 1,530$ ) sugiere una mayor cantidad de genes dominantes en la mayoría de los progenitores empleados en relación con los genes recesivos presentes en ellos.

El valor ( $D - H_1 = 3,605$ ) indica dominancia parcial, lo cual es confirmado por el grado medio de dominancia  $[(H_1/D)^{1/2} = 0,761 < 1,0]$  y la intersección de la recta de regresión con el eje de las ordenadas por encima del origen (Figura 1a). Silveti y Giovannelli (1976), por su parte, también encontraron dominancia parcial para el número de frutos por planta, utilizando otros genotipos (Tabla 4).

**Tabla 4.** Coeficientes de regresión (b), y correlación (r), componentes y parámetros genéticos, y heredabilidad en un dialélico de pimentón. Palmira, 1997.

	Nº frutos por planta	Peso promed. fruto (g)	Peso promed. lóculo (g)	Diámetro axial fruto (cm)	Diámetro transv. fruto (cm.)	Días a floración
$b \pm Std. Dev$	$0,619^* \pm 0,20$	$0,864^{**} \pm 0,12$	$0,641^{**} \pm 0,15$	$0,813^{**} \pm 0,08$	$1,025^{**} \pm 0,18$	$0,975^{**} \pm 0,19$
$r$	0,740 *	0,497 n.s.	- 0,938**.	- 0,916**.	- 0,313 n.s.	0,821 **
$D$	8,573 *	666,727 *	65,668 *	1,715 *	0,721 *	16,032 *
$H_1$	4,968 *	60,743 n.s.	9,747 *	1,007 *	0,241 *	22,243 *
$H_2$	3,156	32,624*	5,542*	0,940*	0,149*	12,654
$F$	2,793 n.s.	37,219*	2,911*.	- 0,469 *	0,414 *	13,537 *
$h^2$	0,930 n.s.	- 14,881*	- 1,837*	1,733*	- 0,023 n.s.	16,157*
$E$	0,983	71,197	0,024	0,0016	0,062	1,085
$GMD = (H_1/D)^{1/2}$	0,761	0,301	0,385	0,766	0,578	1,177
$UV = (H_2/4H_1)$	0,158	0,151	0,141	0,233	- 0,038	0,142
$h^2/H_2$	0,294	- 0,406	- 0,339	1,843	- 0,154	1,276
$N_D/N_R$	1,544	1,203	1,12	0,696	2,927	2,117
$h_a$	0,823	0,827	0,999	0,998	0,791	0,894
$h_s$	0,681	0,802	0,772	0,734	0,666	587



El valor de  $N_D/N_R = 1,544$  indica una mayor proporción de alelos dominantes con relación al número de alelos recesivos, en los padres. Existe, aparentemente, una asimetría entre la frecuencia de los alelos con efectos positivos y negativos, en favor de los genes con efectos positivos, lo cual se corrobora por el parámetro  $H_2/4H_1 = 0,158$ , menor que 0,25.

La varianza debida a los efectos aditivos de los genes, es mucho más importante que la varianza debida a los efectos no aditivos, como puede verse en los valores de heredabilidad en sentido estrecho ( $h_c = 0,681$ ) y de heredabilidad en sentido amplio ( $h_a = 0,823$ ) (Tabla 4). Lippert (1975), también anotó que los efectos génicos aditivos fueron más importantes que los efectos no aditivos, para la variable número de frutos por planta, entre otras.

Además, la variabilidad genética de este carácter es explicada en forma significativa por la presencia simultánea de la ACG y ACE. Así, una alternativa para intentar maximizar los efectos génicos aditivos y no aditivos y de tal forma aumentar la expresión del carácter número de frutos por planta, sería la selección recurrente. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que mayor número de frutos está asociado a menor tamaño y menor peso promedio de frutos, y a mayor altura de planta, de acuerdo al análisis de correlaciones realizado por Miranda (1987), citado por Miranda *et al.* (1988).

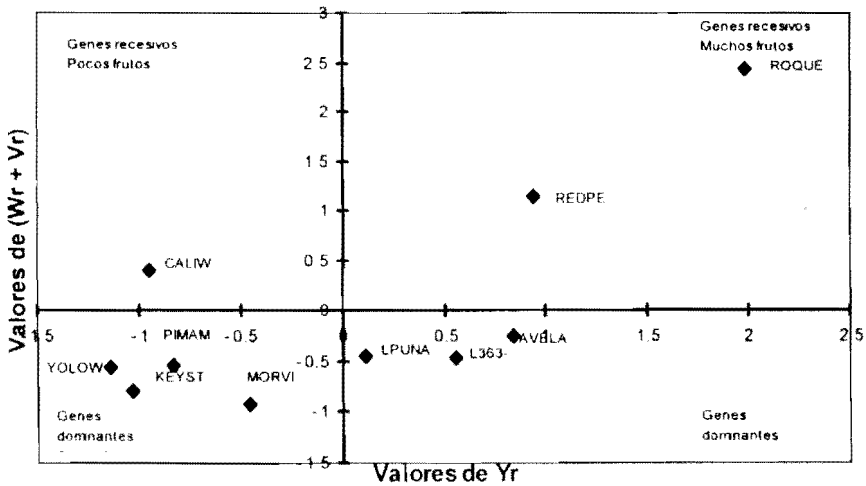
La Figura 1b, presenta el contraste entre  $(W_r + V_r)$  y  $(Y_r)$ , para la variable número de frutos por planta, donde puede verse que los parentales **LPUNAL**, **AVELA** y **L363-**, portan genes dominantes que contribuyen a incrementar la expresión de este carácter, mientras que los progenitores, **YOLOW**, **KEYST**, **PIMAM**, y **MOR-VI**, portan genes dominantes que no contribuyen en la misma dirección. En ambas situaciones, sin embargo, los efectos fueron de débil expresión. El parental **CALIW** lleva genes recesivos que no aportan cuando se trata de aumentar el número de frutos por planta, mientras que los genotipos **ROQUE** y **REDPE**, portan genes recesivos que contribuyen a aumentar el número de frutos por planta. El coeficiente de correlación entre el grado de dominancia de los cultivares  $(W_r + V_r)$  y sus respectivos valores medios, fue significativo ( $r = 0,740^*$ ), lo que indica que hubo efecto de dominancia unidireccional, por lo cual es posible estimar los límites de selección de los genes dominantes presentes en los cultivares, según lo establecido por Hayman (1954).

### Peso Promedio del Fruto (WXFR)

La regresión de  $W_r$  sobre  $V_r$  no revela violación de los supuestos, pues el coeficiente de regresión  $b = 0,864^{**} \pm 0,118$  (Figura 2a), no difirió de uno, de tal modo que un modelo aditivo-dominante es adecuado (Tabla 4).

Una alta correlación positiva ( $r = 0,497$  n.s.) entre el grado de dominancia de los progenitores ( $W_r + V_r$ ) y su comportamiento medio ( $Y_r$ ) indica que

los alelos que actúan en el sentido de aumentar el peso promedio de frutos, son predominantemente, más no exclusivamente recesivos (Tabla 4).



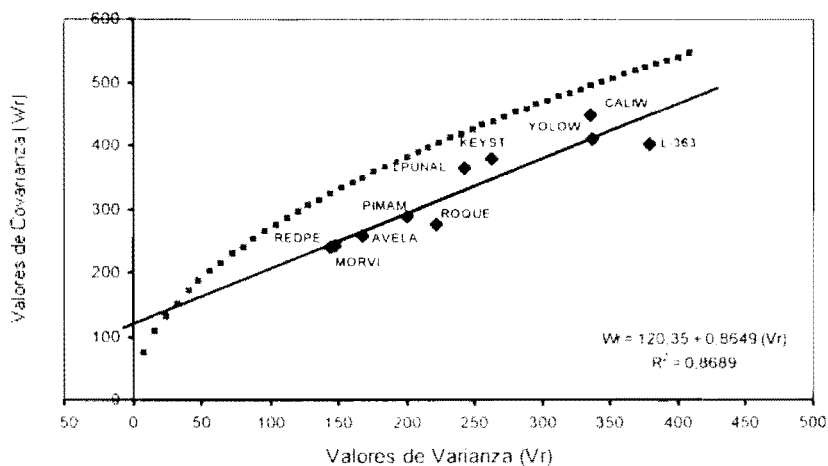
**Figura 1b.** Gráfico de  $(W_r + V_r)$  versus  $Y_r$  para la variable No. de frutos por planta.

La clasificación relativa de los parentales en cuanto a las proporciones de genes dominantes y recesivos, se presentan en la figura 2a, la cual sugiere dos grupos claramente definidos. Los parentales LPUNAL, YLOW, KEYST, CALIW y L363- son portadores en mayor proporción de genes recesivos y por tanto, se ubican en el extremo superior de la recta de regresión, mientras que los parentales PIMAM, MORVI, AVELA, ROQUE, y REDPE presentan un comportamiento intermedio.

El componente genético aditivo ( $D = 666,727^* \pm 22,671$ ) y el componente relacionado con acción génica dominante, con efectos positivos ( $H_1 = 60,743$  n.s.  $\pm 48,257$ ) indican que tanto los desvíos aditivos de los genes como los dominantes, contribuyen en la expresión del peso promedio del fruto, aunque la variación debida a los desvíos aditivos tiene una contribución mucho mayor en la expresión del mencionado carácter (Tabla 4), lo que coincide con lo consignado en la Tabla 3.

Con base en la presencia de los efectos aditivos y de dominancia en la población estudiada, un programa de mejoramiento genético, que busque obtener cultivares con mayor peso promedio de fruto, puede ser planeado con buenas posibilidades de éxito, y en consecuencia se puede intentar la selección de líneas homocigotas, o la formación de híbridos  $F_1$ , en cuyo caso debe tenerse en cuenta la presencia de dominancia incompleta para el carácter peso promedio del fruto. El valor positivo de  $F$  ( $37,219$  n.s.  $\pm 52,309$ ) significa una mayor cantidad de genes dominantes en relación a los recesivos en los parentales. El valor positivo de  $(D - H_1) = 605,984$ , indica dominancia parcial, lo que se puede confirmar por el valor de  $|(H_1/D)^{1/2}| = 0,301 < 1,0|$ , y la intersección de la recta de regresión con

el eje de las ordenadas por encima del origen (Figura 2a). La proporción entre el número de alelos dominantes y el número de alelos recesivos es de 6:5, aproximadamente, pues  $N_D/N_R = 1,203$ . La varianza debida a los efectos aditivos de los genes es mucho más importante que la varianza debida a los efectos no aditivos, lo cual es confirmado por los valores de la heredabilidad en sentido estrecho ( $h_c = 0,802$ ) y la heredabilidad en sentido amplio ( $h_a = 0,827$ ) (Tabla 4). El alto valor de  $h_c$  indica la posibilidad de ganancias genéticas rápidas a través de selección recurrente para este carácter. Sin embargo, parece que una alternativa para mejorar la expresión de dicho carácter sería el uso de selección masal o individual, porque posiblemente daría mayor progreso por unidad de tiempo y de dinero invertidos.



**Figura 2a.** Gráfico  $W_r/V_r$  para la variable peso promedio del fruto, mostrando la parábola límite y la línea de regresión.

En la Figura 2b, donde se presentan los grados de dominancia de los parentales ( $W_r + V_r$ ) y su comportamiento medio ( $Y_r$ ), para la variable peso promedio del fruto, puede verse que el genotipo **PIMAM** porta genes dominantes que contribuyen al aumento del peso del fruto, mientras que los parentales **MORVI**, **AVELA**, **ROQUE** y **REDPE**, presentan genes dominantes que no aportan en tal dirección.

Por otra parte, los genotipos **LPUNAL** y **L363-** portan genes recesivos que disminuyen el peso del

fruto, mientras que **YOLOW**, **KEYST** y **CALIW** llevan genes recesivos que si aportan a la expresión de dicho caracter.

El coeficiente de correlación entre el grado de dominancia de los cultivares ( $W_r + V_r$ ) y sus respectivos valores medios, no fue significativo ( $r = 0,497$  n.s.), lo que indica que no hubo efecto de dominancia unidireccional, por lo cual no fue posible estimar los límites de selección de los genes dominantes presentes en los cultivares, según lo establecido por Hayman (1954).

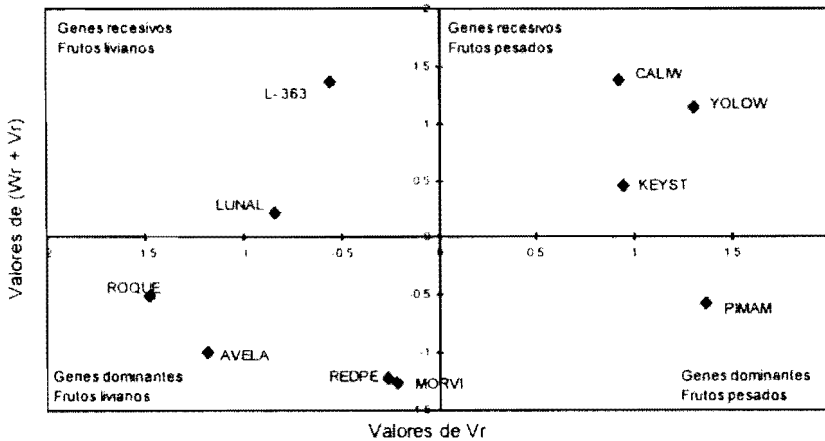


Figura 2b. Gráfico de ( $W_r + V_r$ ) versus  $Y_r$  para la variable peso promedio del fruto.

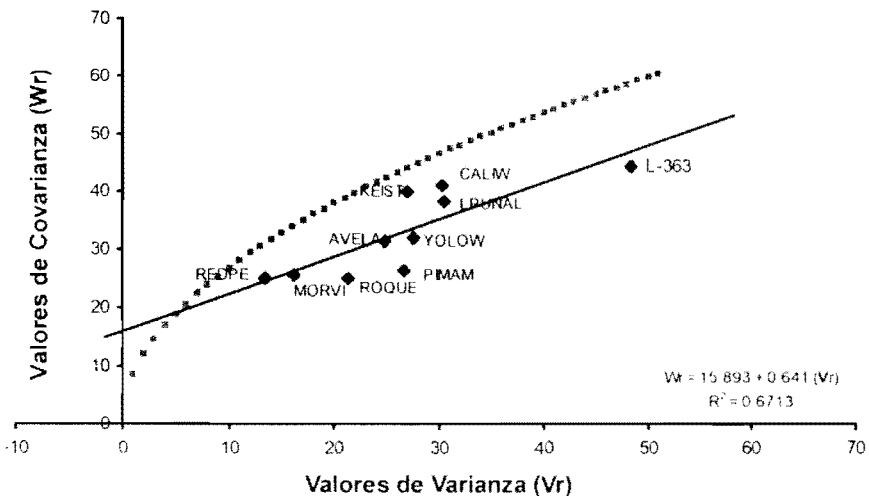
**Peso Promedio de Lóculos (WXL)**

La regresión de  $W_r$  sobre  $V_r$ , ( $b = 0,641^{**} \pm 0,158$ ) (Figura 3a), no es significativamente diferente de 1,0 y en consecuencia, un modelo aditivo-dominante es adecuado (Tabla 4).

Una correlación negativa y muy significativa ( $r = -0,938^{**}$ ) entre los grados de dominancia de los progenitores ( $W_r + V_r$ ) y su comportamiento promedio ( $Y_r$ ), expresa que los alelos que actúan en el sentido de aumentar dicho carácter son

predominantemente, más no exclusivamente, dominantes (Tabla 4).

La Figura 3a, sugiere tres grupos claramente diferentes. Los parentales **MORVI, ROQUE, REDPE**, son portadores en mayor proporción de genes dominantes, y se localizan en el extremo inferior de la recta de regresión. El progenitor **L363-**, que presenta una mayor proporción de genes recesivos, se localiza en el extremo superior de la recta. Finalmente, los genotipos **LPUNAL, YOLOW, KEYST, PIMAM, CALIW** y **REDPE** muestran un comportamiento intermedio.

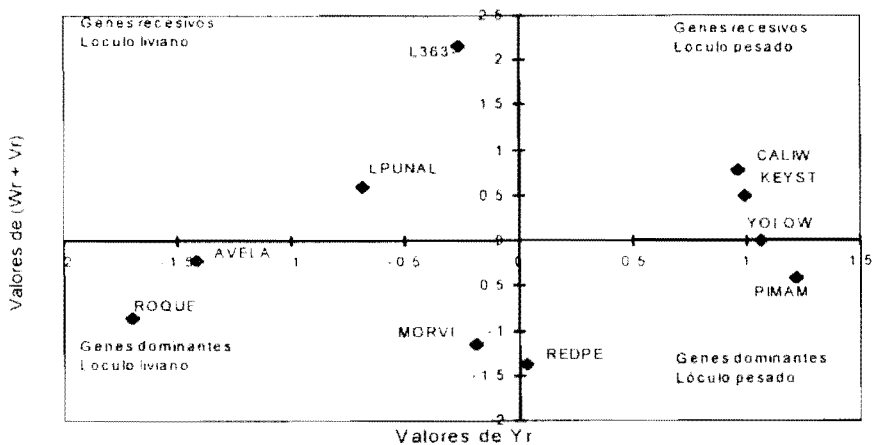


**Figura 3a.** Gráfico  $W_r/V_r$  para la variable peso promedio del lóculo, mostrando la parábola límite y la línea de regresión.

El componente genético aditivo ( $D = 65,668^* \pm 0,006$ ) y el componente relacionado con acción génica dominante ( $H_1 = 9,747^* \pm 0,012$ ) indican que tanto los efectos aditivos de los genes, como los dominantes contribuyen en la expresión del peso promedio del lóculo. Aun cuando el aporte de los efectos aditivos es mucho mayor (Tabla 4).

El valor positivo de  $F$  ( $2,911^* \pm 0,013$ ) expresa una mayor proporción de genes dominantes con relación a los recesivos en los progenitores. El valor positivo de  $(D - H_1)$  ( $= 55,921$ ), indica dominancia parcial, lo cual es confirmado por el grado medio de dominancia  $[(H_1/D)^{1/2}] = 0,385 < 1,0$  y la intersección de la recta con el eje de las ordenadas por encima del origen

(Figura 3a). La proporción entre el número de alelos dominantes y el número de alelos recesivos es de 5:4, aproximadamente, dado que  $N_D/N_R = 1,12$ . La varianza debida a los efectos aditivos de los genes es más importante que la varianza debida a los efectos no aditivos, lo cual puede verse en los valores de heredabilidad en sentido estrecho ( $h_c = 0,772$ ) y la heredabilidad en sentido amplio ( $h_a = 0,999$ ) (Tabla 4). Por otra parte, su variabilidad genética es explicada de manera significativa por la presencia simultánea de la ACG y ACE. Una opción para lograr maximizar los efectos génicos aditivos y no aditivos, y así incrementar la expresión del carácter peso promedio del lóculo sería a través de selección recurrente.

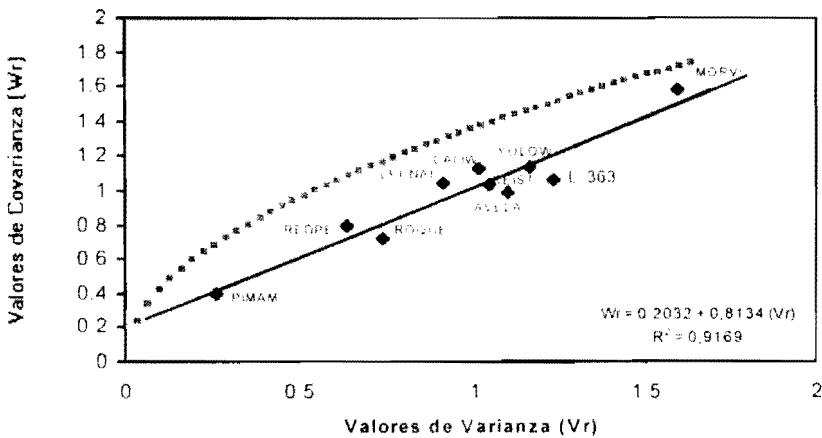


**Figura 3b.** Gráfico de  $(W_r + V_r)$  versus  $Y_r$  para la variable peso promedio del lóculo.

Respecto a esta variable, los parentales **MORVI**, **AVELA**, y **ROQUE**, y **LPUNAL** y **L363-**, que portan genes dominantes y recesivos respectivamente, no contribuyen con el incremento del peso promedio del lóculo. Por otra parte, los progenitores **YOLOW**, **KEYST**, **CALIW**, y **PIMAM** y **REDPE** portan genes recesivos y dominantes, respectivamente, que contribuyen al aumento del peso promedio del lóculo (Figura 3b). El coeficiente de correlación entre el grado de dominancia de los cultivares ( $W_i + V_i$ ) y sus respectivos valores medios, fue muy significativo ( $r = -0,938^{**}$ ), lo que indica que hubo efecto de dominancia unidireccional, por lo cual fue posible estimar los límites de selección de los genes dominantes presentes en los cultivares, según lo establecido por Hayman (1954).

### Diámetro Axial del Fruto (DAFR)

El coeficiente de regresión entre  $W_r$  y  $V_r$ ,  $b = 0,813^{**} \pm 0,086$  (Figura 4a), no fue significativamente diferente de uno, lo cual determina que modelo de aditividad-dominancia es adecuado (Tabla 4). El parental **PIMAM**, se encuentra próximo a la extremidad inferior de la recta de regresión (Figura 4a), lo que indica que este progenitor contiene una alta proporción de genes dominantes. Los genotipos **LPUNAL**, **YOLOW**, **KEYST**, **MORVI**, **AVELA**, **CALIW** y **L363-** se ubican en la extremidad superior de dicha recta, lo cual sugiere que tales progenitores portan una mayor proporción de genes recesivos. Los parentales, **ROQUE** y **REDPE** se encuentran en una posición intermedia (Figura 4a).



**Figura 4a.** Gráfico  $W_r/V_r$  para la variable diámetro axial del fruto, mostrando la parábola límite y la línea de regresión.

La correlación negativa ( $r = -0,916^{**}$ ) entre el grado de dominancia de los progenitores ( $W_r + V_r$ ) y su comportamiento medio ( $\bar{Y}_r$ ), indica que los alelos que favorecen un mayor diámetro axial del fruto, son predominantemente, más no exclusivamente dominantes (Tabla 4).

El componente genético aditivo ( $D = 1,715^* \pm 0,002$ ) y el componente relacionado con acción génica dominante, con efectos positivos ( $H_1 = 1,007^* \pm 0,005$ ) señalan que tanto los efectos aditivos de los genes como los dominantes, contribuyen en la expresión de carácter; sin embargo, la variación debida a los efectos aditivos tiene una mayor contribución en la expresión del carácter diámetro axial del fruto (Tabla 4). El valor positivo de ( $D - H_1 = 0,708$ ) indica dominancia parcial, lo cual es corroborado por el grado medio de dominancia [ $(H_1/D)^{1/2} = 0,766 < 1,0$ ] y confirmado por la intersección de la recta de regresión con el eje de las ordenadas por encima del origen (Figura 4a). El valor negativo de  $F$  ( $-0,469^* \pm 0,005$ ) determina una mayor proporción de genes recesivos en relación con los dominantes en los parentales.

El valor de  $UV$  ( $H_2/4H_1 = 0,233 < 0,25$ ), indica una asimetría en la frecuencia de los alelos con efectos positivos y negativos. Hay por lo menos un gen o bloque génico que exhibe dominancia para el carácter diámetro axial del fruto, pues  $h_2/H_2 = 1,843$  (Tabla 4).

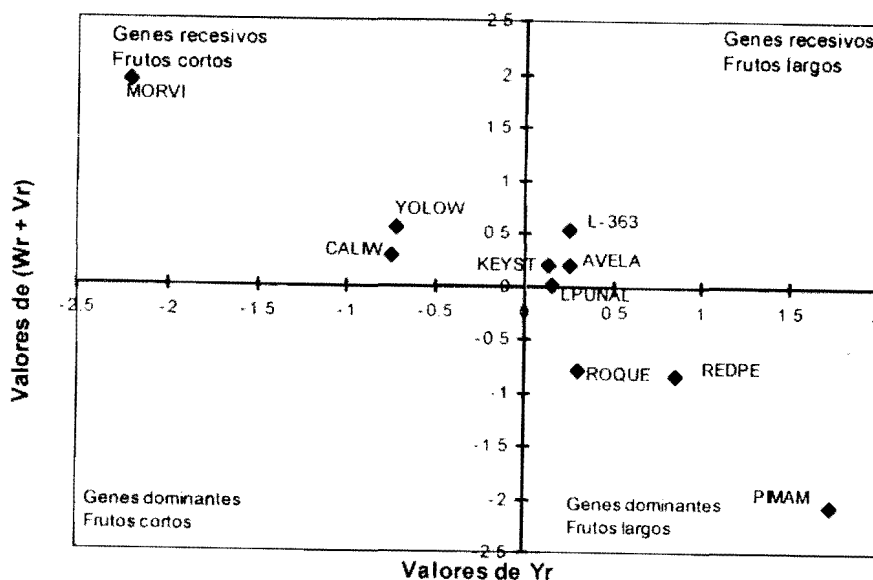
El carácter diámetro axial del fruto presenta unos coeficientes de

heredabilidad, en sentido estrecho ( $h_e = 0,734$ ) y en sentido amplio ( $h_a = 0,998$ ), indicando que tanto los efectos génicos aditivos como los no aditivos fueron importantes, en el control de éste carácter, aunque con preponderancia de los primeros. Además, la variabilidad genética de este carácter fue explicada significativamente por la presencia simultánea de ACG y ACE. La selección recurrente recíproca sería una buena alternativa para intentar maximizar los efectos génicos aditivos y no aditivos, y así incrementar la expresión del carácter diámetro axial del fruto (Tabla 4).

En la Figura 4b, se presenta el grado de dominancia de los parentales ( $W_r + V_r$ ) y su comportamiento medio ( $\bar{Y}_r$ ), para la variable diámetro axial del fruto, donde puede verse que los genotipos **KEYST**, **AVELA** y **L363-**, y **ROQUE** y **REDPE**, **LPUNAL**, que portan genes recesivos y dominantes respectivamente, contribuyen a aumentar la longitud del fruto. Por otra parte, los progenitores **YOLOW**, **MORVI** y **CALIW** portan genes recesivos que no contribuyen a incrementar la longitud del fruto.

El coeficiente de correlación entre el grado de dominancia de los cultivares ( $W_r + V_r$ ) y sus respectivos valores medios, fue muy significativo ( $r = -0,916^{**}$ ), lo que indica que hubo efecto de dominancia unidireccional, por lo cual fue posible estimar los límites de selección de los genes dominantes presentes en los cultivares, según lo establecido por Hayman (1954).





**Figura 4b.** Gráfico de (Wr + Vr) versus Yr para la variable diámetro axial del fruto.

### Diámetro Transversal del Fruto (DTFR)

El coeficiente de regresión entre **Wr** y **Vr**,  $b = 1,025^{**} \pm 0,179$  (Figura 5a), no difirió estadísticamente de uno, lo cual demuestra que un modelo aditivo-dominante es adecuado (Tabla 4).

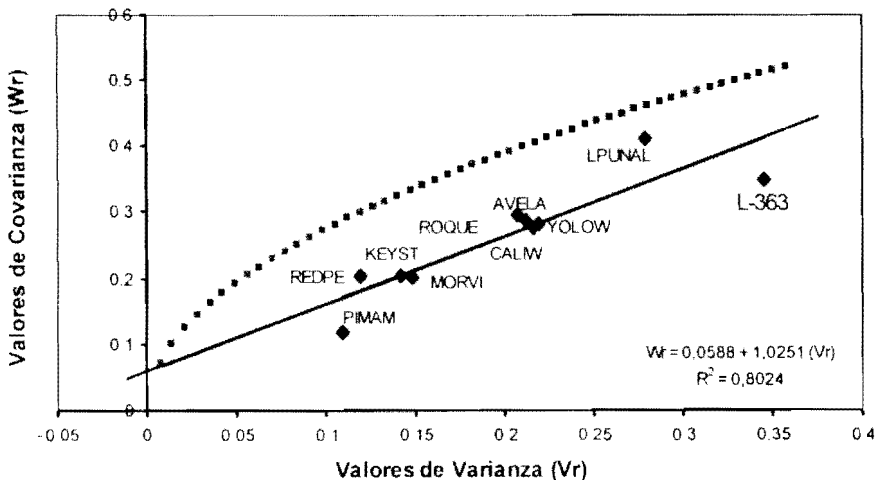
La clasificación relativa de los progenitores con relación a las proporciones de genes dominantes y recesivos se presentan en la Figura 5a. El parental **PIMAM** se localiza en el extremo inferior de la recta de regresión,

lo cual indica que dicho parental es portador de una alta proporción de genes dominantes favorables para la expresión de tal carácter. Los parentales **LPUNAL** y **L363-**, se localizan en el extremo superior de la recta de regresión, lo cual indica que dichos parentales son portadores de una alta proporción de genes recesivos favorables para la expresión de tal carácter. Los parentales **YOLOW**, **KEYST**, **MORVI**, **AVELA**, **CALIW**, **ROQUE** y **REDPE**, se ubican en una posición intermedia de la recta de regresión.

Una correlación negativa ( $r = -0,313$  n.s.) entre los grados de dominancia de los progenitores ( $W_r + V_r$ ) y su comportamiento medio ( $Y_r$ ), indica que los alelos que favorecen un mayor diámetro transversal del fruto, son predominantemente, más no exclusivamente, dominantes (Tabla 4).

El componente genético aditivo ( $D = 0,721^* \pm 0,024$ ) y el componente relacionado con la acción génica dominante, con efectos positivos ( $H_1 = 0,241^* \pm 0,051$ ) señalan que tanto los

desvíos aditivos de los genes como los dominantes, contribuyen en la expresión de carácter; no obstante, la variación debida a los desvíos aditivos representa una mayor contribución en la expresión del carácter diámetro transversal del fruto (Tabla 4). El valor ( $D - H_1 = 0,481$ ) señala dominancia parcial, lo cual es corroborado por el grado medio de dominancia [ $(H_1/D)^{1/2} = 0,578 < 1,0$ ], y la intersección de la recta de regresión con el eje de las ordenadas por encima del origen (Figura 5a).



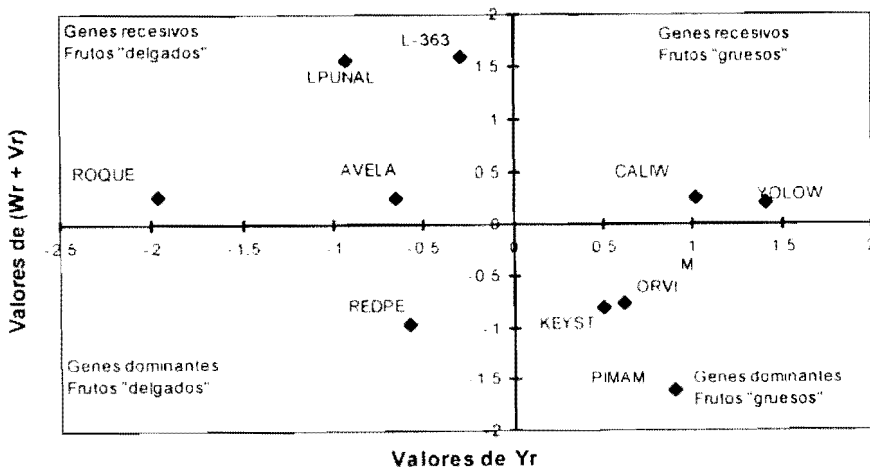
**Figura 5a.** Gráfico  $W_r/V_r$  para la variable diámetro transversal del fruto, mostrando la parábola límite y la línea de regresión.

El valor positivo de  $F$  ( $0,414^* \pm 0,056$ ) indica una mayor cantidad de genes dominantes en la mayoría de los progenitores utilizados en relación con los genes recesivos presentes en ellos.

La proporción entre el número de alelos dominantes y el número de alelos recesivos es de 3:1, aproximadamente, pues  $N_D/N_R = 2,93$ .

El valor de UV ( $H_1/4H_1 = -0,038 < 0,25$ ) señala una asimetría en la frecuencia de los alelos con efectos positivos y negativos. La varianza debida a los efectos aditivos de los genes es mucho más importante que la varianza debida a los efectos no aditivos, como puede verse en los valores de heredabilidad en sentido estrecho ( $h_e = 0,666$ ) y de heredabilidad en sentido amplio ( $h_a = 0,791$ ) (Tabla 4). Por otra parte, su variabilidad genética es explicada en forma significativa por la presencia simultánea de ACG y ACE. En consecuencia, la mejor forma de buscar maximizar los efectos génicos aditivos, y así aumentar la expresión del carácter diámetro transversal del fruto, sería a través de selección recurrente. En la figura 5b, donde se presenta el contraste entre

( $W_r + V_r$ ) y ( $Y_r$ ), puede observarse que los genotipos **YOLOW** y **CALIW** que portan genes recesivos, y **KEYST**, **PIMAM**, **MORVI**, llevan genes dominantes contribuyen a que los frutos sean más "gruesos" (mayor diámetro transversal). Por otra parte, los parentales **LPUNAL**, **AVELA**, **ROQUE** y **L363** que tienen genes recesivos, no aportan al incremento del "grosor" de los frutos. El coeficiente de correlación entre el grado de dominancia de los cultivares ( $W_r + V_r$ ) y sus respectivos valores medios, no fue significativo ( $r = -0,313$  n.s.), lo que indica que no hubo efecto de dominancia unidireccional, por lo cual no fue posible estimar los límites teóricos de selección de los genes dominantes presentes en los cultivares, según lo establecido por Hayman (1954).

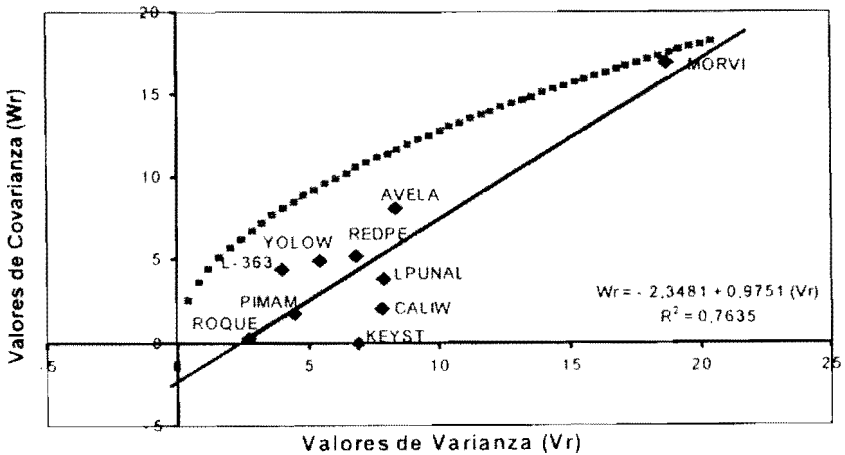


**Figura 5b.** Gráfica de ( $W_r + V_r$ ) versus  $Y_r$  para la variable diámetro transversal del fruto.

**Días a Floración (DAFL)**

El coeficiente de regresión entre  $W_r$  y  $V_r$ ,  $b = 0,975^{**} \pm 0,191$  (Figura 6a), no fue diferente de uno, y por tanto un modelo aditivo-dominante en principio es adecuado (Tabla 4). La clasificación relativa de los progenitores con relación a las proporciones de genes dominantes y recesivos se presentan en la Figura 6a. Los parentales LPUNAL, YOLOW, KEYST, PIMAM, CALIW, ROQUE,

REDPE y L363- se localizan en el extremo inferior de la recta de regresión, lo cual indica que son portadores, en mayor proporción de genes dominantes. El progenitor MORVI que presenta el mayor valor de días a floración, se localiza en la extremidad superior de la recta de regresión, lo que significa que es portador en mayor proporción de genes recesivos. El genotipo AVELA presenta un comportamiento intermedio.



**Figura 6a.** Gráfico  $W_r/V_r$  para la variable días a floración mostrando la parábola límite y la línea de regresión.

Una correlación positiva ( $r = 0,821^{**}$ ) entre los grados de dominancia de los progenitores ( $W_r + V_r$ ) y su comportamiento medio ( $Y_r$ ), indica que los alelos que favorecen un mayor número de días a floración son, predominantemente, aunque no exclusivamente, recesivos (Tabla 4).

El componente genético aditivo ( $D = 16,032^* \pm 1,79$ ) y el componente relacionado con la acción génica dominante, con efectos positivos ( $H_1 = 22,243^* \pm 3,81$ ) indican que tanto los desvíos aditivos como los dominantes, contribuyen en la expresión del carácter; sin embargo, la variación

debida a los efectos de dominancia hace una mayor contribución en la expresión del carácter días a floración. El valor ( $D - H_1 = -6,211$ ) indica sobredominancia, lo que se puede confirmar por el valor del grado medio de dominancia  $[(H_1/D)^2 = 1,177 > 1,0]$ , y por el hecho que la recta de regresión interseca el eje de las ordenadas por debajo del origen. El valor positivo de  $F (13,537 \pm 4,13)$  indica mayor cantidad de genes dominantes en la mayoría de los parentales empleados en relación a los genes recesivos presentes en ellos (Tabla 4). En general, esto coincide con los resultados de la Tabla 3. La proporción entre el número de alelos dominantes y el número de alelos recesivos es de 2:1, aproximadamente, ya que  $N_D/N_R = 2,11$ .

Hay por lo menos un gen o un bloque génico que exhibe dominancia para días a floración, ya que  $h_2/H_2 = 1,276$ . El valor de  $UV (H_2/4H_1 = 0,142 < 0,25)$  señala una asimetría en la frecuencia de los alelos con efectos positivos y negativos (Tabla 4).

La varianza debida a los efectos aditivos de los genes es tan importante como la varianza debida a los efectos no aditivos, como se aprecia de los valores de heredabilidad en sentido estrecho ( $h_c = 0,587$ ) y de heredabilidad en sentido amplio ( $h_s = 0,894$ ). El valor medio de heredabilidad ( $h_e = 0,587$ ), señala algunas posibilidades de selección en las generaciones segregantes (Tabla 4).

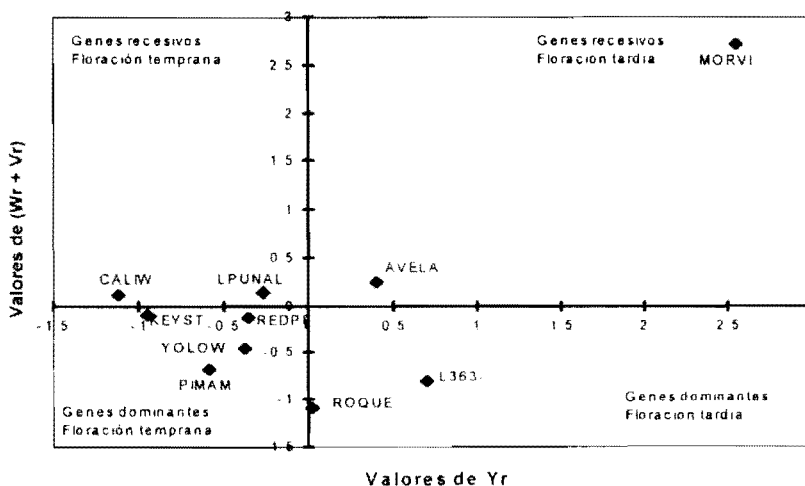


Figura 6b. Gráfico de  $(W_r + V_r)$  versus  $Y_r$  para la variable días a floración, mostrando la parábola límite y la línea de regresión.

Con relación a la variable días a floración, los parentales, **YOLOW**, **KEYST**, **PIMAM**, y **REDPE**, y **LPUNAL** y **CALIW**, que portan genes dominantes y recesivos, respectivamente, contribuyen con la precocidad de tales materiales. Los parentales **MORVI** y **AVELA**, y **ROQUE** y **L363-**, que portan genes recesivos y dominantes, respectivamente, contribuyen a que dichos materiales sean tardíos (Figura 6 b).

El valor presentado por el coeficiente de correlación ( $r=0,821^{**}$ ) entre  $(W_i + V_i)$  y  $(Y_i)$  fue significativo confirmando que los genes recesivos son predominantemente positivos (en el sentido de reducir el carácter), por lo que los límites teóricos de selección fueron estimados en 18,84 y 16,72 días a floración, para genes dominantes y recesivos, respectivamente.

### CONCLUSIONES

Teniendo en cuenta la importancia de los efectos génicos no aditivos, para rendimiento por planta, y una correlación negativa entre sus componentes primarios (número de frutos/planta, y peso promedio del fruto), una estrategia inmediata para aumentar el rendimiento, sería el aprovechamiento de la heterosis en plantas  $F_1$  con la producción de híbridos. Considerando la preponderancia de los efectos génicos aditivos y no aditivos en la expresión

del número de frutos/planta, peso promedio del lóculo, diámetros axial y transversal del fruto, se insinúa la selección recurrente como estrategia de mejoramiento. Así mismo, dada la importancia simultánea de los efectos génicos aditivos y de dominancia para peso promedio del fruto, se sugiere como estrategia de mejoramiento para aumentar la expresión de carácter, la selección de líneas homocigotas o la formación de híbridos. En virtud de la presencia conjunta de los efectos génicos aditivos y no aditivos, y del valor medio de  $h_c$  para días a floración, se presumen algunas posibilidades de selección en generaciones segregantes.

Finalmente, vale la pena destacar que los valores de  $h$  y  $h_c$  fueron bastante cercanos, evidenciando la acción génica de tipo aditivo en la mayoría de las características estudiadas, aspectos que sustenta el empleo de esquemas de selección para mejorarlas. Además, que la selección masal se puede emplear para mejorar el peso promedio del fruto y el peso del lóculo en los genotipos **YOLOW** y **PINAM**, basados en los valores de  $h$  y los valores promedios.

### BIBLIOGRAFÍA

- ALLARD, R.W. Principios de la mejora genética de las plantas. 2ed. Barcelona: Omega, 1975. 498p.
- ALVARADO, P. y CORTÁZAR, R. Capacidad combinatoria en cruzamientos dialélicos de tomate. *En: Agricultura Técnica*. Vol. 32, No. 2 (1972); p. 65-70.

- CEBALLOS L., H. Principios básicos de genética cuantitativa. Palmira: Universidad Nacional de Colombia, 1997. 215 p.
- CRUMPACKER, D.W. and ALLARD, R.W. A diallel cross analysis of heading date in wheat. *En: Hilgardia*. Vol. 32, No. 6 (1962); p. 275-319.
- ESTRADA S., E.I. Evaluación de cruzamientos dialélicos de tomate, *Lycopersicon esculentum* Mill. Bogotá, 1984. 99p. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia.
- GARDNER, C.O. and EBERHART, S.A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *En: Biometrics*. No. 22 (1966); p.439-452.
- GILBERT, E. Diallel cross in plant breeding. *En: Heredity*. No.12 (1958); p.439-452.
- GRIFFING, B. Analysis of tomato yield components in terms of genotypic and environmental effects. *En: Iowa State College, Ames Research Bulletin*. No.397 (1953); p. 327-379.
- \_\_\_\_\_. Concept of general and specific combining ability in relation to diallelic crossing systems. *En: Australian Journal of Biological Science*. Vol. 9, No. 4 (1956); p. 463-493.
- GVOZDENOVIC, D.J. A genetic analysis of the number of fruits per plant in pepper. *En: Savremena-poljoprivreda*. Vol. 36, No. 1/2 (1988); p. 59-65. Original no consultado. Resumen en: CAB International en CD-ROM 1992.
- \_\_\_\_\_. Genetic analysis of peppers for fruit weight per plant. *En: Savremena-poljoprivreda*. Vol.37, No.11/12 (1989); p. 545-590. Original no consultado. Resumen en: CAB International en CD-ROM 1992.
- HALLAUER, A.R. and MIRANDA, J.B. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State University Press, 1988. 468 p.
- HAYMAN, B.I. The theory and analysis of variance of diallel crosses. *En: Genetics* No. 39 (1954); p. 789-809.
- HAYMAN, B.I. The theory and analysis of variance of diallel crosses. Part II. *En: Genetics* No. 43 (1958); p. 63-85.
- \_\_\_\_\_. The theory and analysis of variance of diallel crosses. Part III. *En: Genetics* No. 45 (1960); p. 155-172.
- JADHAV, M.G. and DHUMAL, S.A. Genetic studies of some quantitative characters in chilli. *En: Journal of Maharashtra Agricultural Universities*. Vol. 19 No. 1 (1994); p. 62-64.
- KEMPTHORNE, O. An Introduction to Genetic Statistics. New York: Wiley, 1957. 545 p.
- KORDUS, R. Diallel analysis of some characters in pepper. *En: Folia-Horticulturae (Poland)*. Vol. 3 No. 2 (1991); p. 51-63. Original no consultado. Resumen en: CAB International en CD-ROM 1992.
- LUAN-TKIII-DEP; MIKOVA, L. y LUAN-TIII-DEP. Genetic analysis of dry matter content at commercial and botanical ripeness of the fruits in pepper (*Capsicum annuum* L.). *En: Genetika-i-Selektsiya*. Vol. 25, No. 2 (1992); p. 147-152. Original no consultado. Resumen en: AGRIS en CD-ROM 1993-1994.
- MATHER, K. y J.I. JINKS. Biometrical Genetics. 2ed. London: Chapman and Hall, 1971. 382 p.
- MAYO, O. The theory of plant breeding. Oxford University Press. 1980. 293 p.
- MIRANDA, J.E.C.; da COSTA, C.P. e CRUZ, C.D. Análise dialélica em pimentão. Part I: Capacidade combinatoria. *En: Revista Brasileira Genética*. Vol. 11, No. 2 (1988); p. 431-440.
- RUBIO, A.M. y M.A. TORREGROZA. Evaluación de variedades de maíz y de sus cruzamientos dialélicos posibles. *En: Revista ICA* Vol. 6, No. 1 (1971); p. 25-40.
- SILVETTI, E. and GIOVANELLI, G. Diallel analysis of quantitative traits in *Capsicum annuum* L. *En: Genética Agraria*. Vol. 30, No. 3-4 (1976); p. 343-353.

SPRAGUE, G.F and TATUM, L.A. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *En: Journal American Society Agronomy*. No. 34 (1942); p. 923-932.

THAKUR, P.C.; GILL, H.S. and BHAGCHANDANI, P.M. Diallel analysis of some quantitative traits in sweet pepper. *En: Indian Journal of Agricultural Science*. Vol. 50, No. 11 (1980); p. 811-817.

TOLEDO, J.F.F. e de KHHI., S. Metodos de analise dialelica do modelo genético em controle das características dias para floracao e numero de folhas trifoliadas en soja. *En: Pesquisa Agropecuaria Brasileira*.. Vol. 17, No. 5 (1982); p. 745-755.

VALLEJO C., F.A. Heredabilidad de los componentes del rendimiento en tomate *Lycopersicon esculentum* Mill. Bogotá. 1976. 93p. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia.

YATES, F. Analysis of data from all possible crosses between a set of parental lines. *En: Heredity*. No. 1 (1947); p. 287-301.

YORDANOV, M. Heterosis in the tomato. *En: FRAENKEL, R., ed. Heterosis: Reappraisal of theory and practice*. Berlin: Springer-Verlag, 1983. p.189-219. Original no consultado: Resumen en: CAB International en CD-ROM. 1991.