

CAMBIOS EN LOS COMPONENTES DE VARIANZA GENÉTICA AL REALIZAR SELECCIÓN COMBINADA EN UNA POBLACIÓN DE CALABAZA

I. Meneses-Márquez¹; J. A. Mejía-Contreras²; C. Villanueva-Verduzco³

¹INIFAP-Campo Experimental Cotaxtla. Melchor Ocampo 233, Desp. 313-323. Col. Centro, Veracruz, Veracruz. C. P. 91700. MÉXICO.

Correo-e: immarquez@hotmail.com (*Autor responsable).

²Especialidad de Genética, IREGEP, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México. C. P. 56230. MÉXICO.

³Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. C. P. 56230. MÉXICO.

RESUMEN

Los experimentos se realizaron en el Campo Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo, en Chapingo, México, desde 1999 a 2001 en condiciones de riego. Se determinó la varianza genética aditiva, de dominancia y la varianza ambiental intraparcelar. El objetivo fue conocer los cambios suscitados en estos componentes de varianza por efecto de la selección combinada de medios hermanos maternos, a la que se ha sometida la población de calabaza. La varianza aditiva disminuyó por arriba de 50 % en ancho de fruto, color de pulpa y alto de semilla. Sin embargo, el peso de semilla y el alto y ancho de fruto, tuvieron mayor varianza aditiva. En 1999 y 2000, la varianza genética total estuvo determinada por efectos aditivos de los genes; en el 2001, la de dominancia fue superior a la aditiva. Se encontró alto coeficiente de variabilidad genética aditiva y heredabilidad alta, en la mayoría de los caracteres.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES: *Cucurbita pepo* L., varianza aditiva, varianza de dominancia, heredabilidad, mejoramiento genético.

CHANGES IN GENETIC VARIANCE COMPONENTS WHEN PERFORMING COMBINED SELECTION IN A SQUASH POPULATION

ABSTRACT

The experiments were carried out at the Experiment Station of the Autonomous University of Chapingo, Chapingo, Mexico, from 1999 to 2001 under irrigation conditions. We determined the additive and dominance genetic variances, as well as within-plot environmental variance. The objective was to know about the changes occurring in these variance components as an effect of combined selection of maternal half sibs in a population of squash. Additive variance diminished more than 50 % for fruit width, pulp color, and seed height. However, seed weight and height and fruit width had a higher additive variance. In 1999 and 2000, total genetic variance was determined by gene additive effects; in 2001, dominance variance was superior to additive variance. We found a high coefficient of additive genetic variability and high heritability for most characters.

ADDITIONAL KEY WORDS: *Cucurbita pepo* L., additive variance, dominance variance, heritability, genetic improvement.

INTRODUCCIÓN

La importancia de la calabaza se debe a su contenido de sustancias nutritivas y a sus cualidades gustativas del fruto; la pulpa del fruto maduro contiene de 11 a 27 % de sólidos totales y 45 % de azúcares de acuerdo con las variedades; las semillas son muy ricas en grasas, proteínas y albúminas (Guenkov, 1974). El uso principal de la calabaza es para verdura, sin embargo, la producción de fruto maduro para exportación (calabaza kabocha) y semilla, representan un rubro de interés. La "producción de semillas" es de importancia en México para el consumo nacional; en el año agrícola 1996, la superficie sembrada alcanzó un total de 1,191 ha cultivadas en temporal, con

una producción de 81 t en 606 ha cosechadas y un rendimiento de 0.13 t·ha⁻¹ (Anónimo, 1997).

La caracterización de la población permite definir el método de mejoramiento a aplicar, o saber si se continúa utilizando el mismo, cuando el mejoramiento está en proceso. Los parámetros poblacionales que se deben conocer son: la media, la varianza, la variación fenotípica y genotípica, y desde luego, los componentes de varianza genética aditiva y de dominancia. Los métodos utilizados en este tipo de estudios son: los diseños de apareamiento de Carolina del Norte (Comstock y Robinson, 1948); el estudio de generaciones, descendientes del cruzamiento entre dos líneas y sus retrocruzas (Mather y Jinks, 1971) y

los diseños dialélicos (Griffing, 1956); de todos ellos, los primeros son los más usados en maíz (Márquez y Sahagún, 1994).

Hallauer y Miranda (1981) señalaron que la estimación de los componentes de varianza genética se basa en el análisis de varianza y las esperanzas de los cuadrados medios propios del modelo de cada diseño, suponiendo que tanto éste como la muestra del genotipo bajo estudio son aleatorios. A pesar de que el Diseño I de Carolina del Norte es ampliamente usado, Márquez y Sahagún (1994) y Márquez *et al.* (1994), encontraron que en igualdad de condiciones el "Diseño de Familias de Medios Hermanos Maternos" (DFMHHM) puede producir estimaciones más precisas que las producidas por el Diseño I. Algunos de los problemas que acentúan la baja precisión en la estimación de componentes de varianza genética son aquellos inherentes a la calidad de la técnica experimental y al número de repeticiones en la evaluación de las familias generadas (Sahagún, 2000). El nivel de endogamia de los progenitores, en un diseño de apareamiento, no necesariamente afecta de igual manera la precisión de los estimadores de los componentes de varianza aditiva y de dominancia, ni tiene el mismo efecto en un diseño de apareamiento que en otro (Sahagún, 1997 y 1998). Por otra parte, Sahagún (2000), encontró una relación directa entre el nivel endogámico de las hembras y el número de repeticiones con la precisión con que se estima a los componentes de varianza genética; concluyó que sólo el coeficiente de endogamia del progenitor femenino tiene efecto en la precisión.

A pesar de que los individuos de una población genética tienden a ser similares en razón de su grado de parentesco, también pueden existir diferencias fenotípicas y genotípicas entre ellos. El factor genético involucra principalmente efectos aditivos y de dominancia de los genes, y son precisamente estos efectos los que se desean conocer mediante los diseños de apareamiento (Molina, 1992).

Considerando lo anterior y el hecho de que en *Cucurbita pepo* no existen estudios sobre la pérdida de la variación genética por causa de la selección, en este estudio se realizaron estimaciones de los componentes de varianza genética de una población de amplia base genética, la cual se encuentra en el quinto ciclo de selección combinada de medios hermanos maternos, con el objetivo de conocer los cambios suscitados en estos componentes por efecto del proceso de mejoramiento por selección combinada.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se establecieron los experimentos en el Campo Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo, en Chapingo, México de 1999 a 2001, en condiciones de riego.

Durante el tercero y cuarto ciclos de selección (1999 y 2000, respectivamente), se evaluaron 120 familias de medios hermanos maternos de calabaza y se sembró el 8 y 13 de abril, respectivamente. La forma del establecimiento en campo para estos dos años (1999 y 2000), se describe en Meneses *et al.* (2002).

En el año 2001, se sembraron 60 familias en dos densidades y dos localidades (3 y 10 de marzo en San Martín y San Juan, respectivamente) de evaluación. La longitud del surco fue 15 y 1.5 m entre matas (11 matas por familia). En la densidad uno, se depositaron cinco semillas para dejar a tres plantas y en la dos, se sembraron cuatro semillas para dejar dos plantas. Se sembró el híbrido de maíz con los mismos distanciamientos de los años 1999 y 2000, al igual que la calabacita 'Zucchini Tala'; exceptuando la longitud del surco que fue 15 m y 'Zucchini Tala' que se estableció cada 15 familias de calabaza.

Variables estudiadas

1) Frutos por planta (FP); se contabilizó la cantidad de frutos que tuvo cada planta dentro de las familias. 2) Peso individual de fruto (PF; kg); se pesó en una báscula tipo reloj. 3) Color externo de fruto (CEF); los colores evaluados de manera visual fueron: verde oscuro, verde gris, gris, verde amarillo, amarillo y blanco, asignando valores escalares de 1, 2, 3, 4, 5 y 6, respectivamente; 4) textura externa del fruto (TEF); evaluación visual considerando la escala: muy costillada, costillada, tenue y lisa, asignándoles a estas categorías los números 1 al 4 para facilitar el análisis; 5) altura de fruto (ALF; cm); se midió la longitud del fruto desde la base hasta la parte apical. 6) Anchura de fruto (ANF; cm); se partió el fruto y después se midió con un regla milimétrica en la parte ecuatorial. 7) Grosor de pulpa (GP; cm); la determinación se efectuó con una regla milimétrica. 8) Color de pulpa (CP); se utilizó la siguiente escala: 1: anaranjado intenso, 2: anaranjado, 3: amarillo intenso, 4: amarillo, 5: amarillo claro y 6: blanco. 9) Sabor de pulpa (SP); se consideraron los sabores: muy dulce, dulce e insípido con los valores 1, 2, y 3, respectivamente. 10) Peso de semilla por fruto (PS; g); se extrajo la semilla y se pesó en fresco con una báscula de precisión. 11) Alto y ancho de semilla (ALS y ANS; cm); se midió el alto y ancho de 10 semillas formadas longitudinal y transversalmente, utilizando el promedio para el análisis estadístico.

En 1999 se aplicó una presión de selección entre familias (bB) de 33 % ($120 \times 0.33 = 40$ familias) y dentro de familias (bW) de 5.88 % ($51 \times 0.0588 = 3$ plantas); derivándose 120 familias para el siguiente ciclo de selección. Para el año 2000, las presiones de selección fueron 17 y 5.88 % para bB y bW, respectivamente. En 1999 y 2000, se hizo una preselección en campo de cinco frutos para cada familia, los cuales se llevaron a una bodega para postmaduración, llenado de semilla y medición de las

variables de fruto. En el año 2001 se midieron todos los frutos de cada familia.

Diseño experimental

En campo, se utilizó bloques al azar, considerando a las familias como tratamientos y a las matas (de tres plantas) como repeticiones. Para el análisis estadístico en 1999 y 2000, se utilizó un completamente al azar. En 2001, se usó bloques completos al azar; este mismo diseño se aplicó para 'Zucchini Tala'. Además, en el año 2001 se realizaron análisis combinado de localidades y por localidad.

Componentes de varianza.

Se estimó la varianza genética aditiva y de dominancia con el método de Familias de Medios Hermanos Maternos, en la cual, la varianza genética dentro de familias corresponde a $(3/4)\sigma_A^2 + \sigma_D^2$. La varianza aditiva se estimó a partir de la relación que tienen la μ y σ_F^2 (varianza entre familias), mediante la fórmula: $\sigma_A^2 = 4\sigma_F^2$. El híbrido 'Zucchini Tala' generó información de la varianza ambiental dentro de parcelas y facilitó el cálculo de la varianza genética de dominancia (Márquez y Sahagún, 1994).

En 1999 y 2000, el modelo aleatorio para evaluar f familias (F) y n frutos (R) fue:

$$Y_{ij} = \mu + F_i + R_{(ij)} \dots \dots \quad (\text{Modelo 1}),$$

donde: Y_{ij} es el valor observado del j -ésimo fruto de la i -ésima familia, μ es la media, F_i el efecto de la i -ésima

familia y $R_{(ij)}$ el efecto del j -ésimo fruto de la i -ésima familia. El cuadrado medio de familias y del error experimental son:

$M_1 = \sigma_n^2 + n\sigma_f^2$ y $M_2 = \sigma_n^2$, con $(f-1)$ y $(n-1)f$ grados de libertad, respectivamente.

El modelo aleatorio para la evaluación de s surcos (S), r bloques (B) y p plantas por bloque por surco (P) de 'Zucchini Tala' para datos por planta fue:

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + B_j + SB_{ij} + P_{(ijk)} \dots \dots \dots (\text{Modelo 2})$$

Donde: Y_{ijk} es el valor observado en la k -ésima planta en el j -ésimo bloque de la i -ésima familia, μ es la media, S_i el efecto del i -ésimo surco, B_j el efecto del j -ésimo bloque, SB_{ij} la interacción entre la i -ésima familia y el j -ésimo bloque y $P_{(ijk)}$ el efecto de la k -ésima planta dentro del j -ésimo bloque del i -ésimo surco. Siendo de interés particular el último factor, ya que determina el efecto ambiental intraparcelar. El cuadrado medio de esta fuente de variación es: $M_3 = \sigma_{we}^2$, con $(p-1)rs$ grados de libertad. Conociendo este valor, se pudo efectuar el cálculo de la varianza de dominancia de la población.

En el año 2001, se hicieron análisis combinados de localidades (Cuadro 1) y por localidad (Cuadro 2).

En el análisis combinado de localidades y por localidad de 'Zucchini Tala', el interés se centró en el cuadrado medio del error intraparcelar, ya que éste proporcionó el efecto ambiental de cada parcela; su representación fue: $M_6 = \sigma_{we}^2$ y $M_5 = \sigma_{we}^2$ con $[lrs(n-1)][d-1]$

CUADRO 1. Análisis de varianza de f familias en d densidades con r bloques al azar y p plantas en l localidades para datos por planta de calabaza (*Cucurbita pepo* L.). Modelo mixto (densidad es factor fijo y el resto aleatorios) (Modelo 3).

F.V.	G.L.	C.M.	PCM	E(C.M.)
Localidades (L)	$l-1$			
Repeticiones /L	$l(r-1)$			
Densidades (D)	$d-1$			
L x D	$(l-1)(d-1)$			
Familias (F)	$f-1$	M_1	PCM_1	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + ndr\sigma_{if}^2 + nadr\sigma_f^2$
D x F	$(d-1)(f-1)$	M_2	PCM_2	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + nr\sigma_{idf}^2 + nar\sigma_{df}^2$
L x F	$(l-1)(f-1)$	M_3	PCM_3	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + ndr\sigma_{if}^2$
L x D x F	$(l-1)(d-1)(f-1)$	M_4	PCM_4	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + nr\sigma_{idf}^2$
Error común	$[l(r-1)][df-1]$	M_5	PCM_5	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2$
Error intraparcelar	$[lfr(n-1)][d-1]$	M_6	PCM_6	σ_w^2
Total	$\{[lfr(n-1)][d+1]\} - 1$			

CUADRO 2. Análisis de varianza de f familias en d densidades con r bloques al azar y p plantas en un ambiente para datos por planta de calabaza (*Cucurbita pepo* L.). Modelo mixto (densidad es factor fijo y el resto aleatorios) (Modelo 4).

F.V.	G.L.	C.M.	PCM	E(C.M.)
Bloques (B)	$r-1$			
Densidades (D)	$d-1$			
B x D	$(r-1)(d-1)$			
Familias (F)	$f-1$	M_1	PCM_1	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + nd\sigma_{rf}^2 + nrd\sigma_f^2$
D x F	$(d-1)(f-1)$	M_2	PCM_2	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + nr\sigma_{df}^2$
B x F	$(r-1)(f-1)$	M_3	PCM_3	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2 + nd\sigma_{rf}^2$
Error común	$(r-1)(d-1)(f-1)$	M_4	PCM_4	$\sigma_w^2 + n\sigma_e^2$
Error intraparcelar	$[rf(n-1)][d-1]$	M_5	PCM_5	σ_w^2
Total	$\{[rf(n-1)][d+1]\} - 1$			

y $[rs(n-1)][d-1]$ grados de libertad, respectivamente. Todos los análisis de varianza se realizaron con PROC GLM de SAS (SAS Institute, 1989).

Los supuestos que asume este análisis son: existe herencia diploide, dos alelos por locus, equilibrio Hardy-Weinberg, equilibrio de ligamiento y ausencia de epistasis. Los parámetros genéticos estimados fueron:

1) Varianza aditiva (σ_A^2):

$$\sigma_A^2 = 4 \left[\frac{(M_1 - M_2)}{n} \right] \quad (\text{Modelo 1});$$

$$\sigma_A^2 = 4 \left[\frac{(M_1 - M_3)}{nldr} \right] \quad (\text{Cuadro 1) y}$$

$$\sigma_A^2 = 4 \left[\frac{(M_1 - M_3)}{nrd} \right] \quad (\text{Cuadro 2}).$$

2) Varianza de dominancia (σ_D^2):

$\sigma_D^2 = \left\{ M_2 - M_{3*} - 3 \left[\frac{(M_1 - M_2)}{n} \right] \right\}$ en el análisis de varianza de los años 1999 y 2000 (Modelos 1 y 2);

$\sigma_D^2 = \left\{ M_6 - M_{6*} - 3 \left[\frac{(M_1 - M_3)}{nldr} \right] \right\}$ en el análisis combinado de localidades (Cuadro 1) y

$\sigma_D^2 = \left\{ M_5 - M_{5*} - 3 \left[\frac{(M_1 - M_3)}{nrd} \right] \right\}$ correspondiente al análisis por localidad (Cuadro 2).

3) Varianza ambiental intraparcelar (σ_{we}^2):

$\sigma_{we}^2 = M_{3*}$ (Modelo 2); $\sigma_{we}^2 = M_{6*}$ y $\sigma_{we}^2 = M_{5*}$ en el análisis combinado de localidades y por localidad, respectivamente en el año 2001.

4) Coeficiente de variación genética aditiva (CV_A):

$CV_A = \frac{\sigma_A}{\bar{X}}$, donde: σ_A es la desviación estándar aditiva y \bar{X} es la media del carácter involucrado.

5) Heredabilidad en sentido estricto (h^2):

Es el cociente de la varianza entre familias y la varianza fenotípica entre familias (Nyquist, 1991). Con los datos de los años 1999 y 2000, la fórmula empleada fue:

$$\hat{h}^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_{PB}^2} = \frac{\left[\frac{(M_1 - M_2)}{n} \right]}{\left(\frac{M_1}{n} \right)} = \frac{(M_1 - M_2)}{M_1} = 1 - \frac{M_2}{M_1} \quad (\text{Modelo 1})$$

y; con los del año 2001 la

$$\hat{h}^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_{PB}^2} = \frac{\left[\frac{(M_1 - M_3)}{nldr} \right]}{\left(\frac{M_1}{nldr} \right)} = \frac{(M_1 - M_3)}{M_1} \quad \text{en el análisis}$$

combinado (Cuadro 1), y por localidad

$$\hat{h}^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_{PB}^2} = \frac{\left[\frac{(M_1 - M_3)}{nrd} \right]}{\left(\frac{M_1}{nrd} \right)} = \frac{(M_1 - M_3)}{M_1} \quad (\text{Cuadro 2}).$$

Se determinó la varianza fenotípica entre familias a partir del Modelo 1: $\sigma_{PB}^2 = \frac{M_1}{n}$ (1999 y 2000). En el año

2001 fue: $\sigma_{PB}^2 = \frac{M_1}{nldr}$ (Cuadro 1) y $\sigma_{PB}^2 = \frac{M_1}{nrd}$ (Cuadro 2).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Varianza genética aditiva

La varianza genética aditiva disminuyó por efecto de la selección combinada, al pasar del cuarto (2000) al quinto ciclo de selección (2001), en todos los caracteres bajo estudio. De 1999 a 2000 hubo caracteres que aumentaron su varianza aditiva: peso de fruto (PF), alto de fruto (ALF) y peso de semilla (PS); en contraste, el ancho de fruto (ANF), color de pulpa (CP) y el alto de semilla (ALS) su varianza aditiva decreció en mas de 50 %. La evaluación de familias en localidades permitió detectar caracteres que disminuyeron su valor aditivo, como fue peso de semilla (PS) y ancho de fruto (ANF) (Cuadro 3). Situación debida en parte a que en San Martín se hizo la evaluación y selección de los cuatro ciclos anteriores, por lo que al establecer las familias en otro ambiente, era de esperarse que existiera influencia sobre el genotipo.

CUADRO 3. Varianza genética aditiva estimada de 12 caracteres en una población de calabaza (*Cucurbita pepo* L.) Chapingo, México, 1999-2001.

Carácter	1999	2000	2001		
			Combinado	San Martín	San Juan
FP	-	-	0.0004	0.001	0.0004
PF	0.78	1.12	0.112	0.504	0.084
ALF	7.92	16.12	5.792	10.748	5.824
ANF	15.49	7.20	3.092	5.768	1.416
CEF	2.00	-	0.584	0.652	0.152
TEF	1.69	-	0.132	0.232	0.156
GP	0.58	0.44	0.015	0.012	0.041
CP	3.36	1.60	0.003	0.092	0.008
SP	0.43	0.44	0.072	0.060	0.056
PS	1,946.95	11,371.04	-90.11	1,344.00	42.23
ALS	4.73	1.76	0.240	0.996	0.604
ANS	0.79	0.60	0.133	0.048	0.104

FP: frutos por planta; PF: peso de fruto (kg); ALF: altura de fruto (cm); ANF: anchura de fruto (cm); CEF: color externo de fruto; TEF: textura externa de fruto; GP: grosor de pulpa (cm); CP y SP: color y sabor de pulpa; PS: peso de semilla por fruto (g); ALS y ANS: alto y ancho de semilla (cm).

En 1999, las variables con varianza genética aditiva alta fueron: peso de semilla (PS), ancho de fruto (ANF) y alto de fruto (ALF), mismas que para 2001 redujeron significativamente su valor. Esta reducción se debió al proceso de selección a la que se ha sometido la población

(Cuadro 3). Lo anterior contrasta con lo reportado por Ayala (2002), donde a pesar de existir reducción de la varianza aditiva, ésta fue muy ligera. Sin embargo, se coincidió en los caracteres con varianza aditiva alta en todos los años evaluados.

Del tercer (1999) al cuarto (2000) ciclo de selección los caracteres SP, GP, ANS y PF disminuyeron su varianza aditiva en magnitud muy ligera; en el último ciclo el decremento fue notorio. Esto sugirió que el mejoramiento modifica las frecuencias génicas e implica una menor varianza de los valores reproductivos de la población. La magnitud en el decremento está influenciada por el método y la presión de selección utilizadas.

Varianza de dominancia

En 1999 y 2000, la varianza genética total estuvo determinada sólo por efectos aditivos de los genes en todos los caracteres, ya que la varianza de dominancia encontrada fue negativa y por lo tanto se consideró como cero. Esta última suposición fue hecha con base en Searle (1971) quien señaló que las estimaciones obtenidas del análisis de varianza pueden ser negativas y considerarlas como cero, equivale a eliminar el término correspondiente del modelo. Situación totalmente opuesta se encontró en las determinaciones hechas en el quinto ciclo de selección combinada (2001), en la cual, todos los caracteres tuvieron valores positivos de dominancia. En este ciclo de selección, la varianza genética total incluyó en gran magnitud varianza de dominancia, con excepción de los caracteres ALF, ANF, CEF y ANS en donde la varianza aditiva es importante (Cuadro 4).

CUADRO 4. Varianza genética de dominancia estimada de 12 caracteres en una población de calabaza (*Cucurbita pepo* L.) Chapingo, México, 1999-2001.

Carácter	1999	2000	2001		
			Combinado	San Martín	San Juan
FP			0.040	0.033	0.033
PF	-0.211	-0.33	0.896	0.459	1.033
ALF	-5.780	-6.84	0.936	-3.817	3.363
ANF	-7.022	-2.21	4.831	2.321	6.745
CEF	-	-	0.472	0.354	0.967
TEF	-	-	0.331	0.139	0.395
GP	-0.328	-0.08	0.518	0.828	0.362
CP	-0.436	-0.71	1.057	0.830	1.250
SP	-0.034		1.166	1.489	0.406
PS	-1,035.96	-6,316.72	906.3	180.7	805.1
ALS	-2.770	-14.12	0.740	-25.45	0.523
ANS	-0.418	-0.34	0.029	0.147	-0.070

FP: frutos por planta; PF: peso de fruto (kg); ALF: altura de fruto (cm); ANF: anchura de fruto (cm); CEF: color externo de fruto; TEF: textura externa de fruto; GP: grosor de pulpa (cm); CP y SP: color y sabor de pulpa; PS: peso de semilla por fruto (g); ALS y ANS: alto y ancho de semilla (cm).

La reducción de la varianza aditiva implicó un incremento en la de dominancia, situación que era de esperarse con la selección y, más aún, la población se encuentra en el quinto ciclo de selección combinada. Los resultados aquí encontrados y retomando que la varianza de dominancia de un locus es igual a la suma de cuadrados de las desviaciones de dominancia, se concluye que las diferencias entre efectos genotípicos y valores aditivos de los caracteres involucrados son dignos de ser tomados en cuenta para los siguientes años de mejoramiento (Molina, 1992). Probablemente las frecuencias génicas fueron intermedias y el proceso de selección actuó de manera más rápida (Falconer, 1981).

Coeficiente de variabilidad genética aditiva (CV_A)

Los CV_A obtenidos en este estudio indican que este parámetro disminuyó conforme se avanzó en el proceso de selección. En PS el decremento fue enorme, ya que de 91 % en el tercer ciclo de selección (1999), este valor descendió a 65 % y prácticamente a 0 % en el cuarto (2000) y quinto (2001) ciclo, respectivamente. Los caracteres como ALF y ANS se pueden considerar estables a pesar de que la población se encuentra en un proceso avanzado de mejoramiento (Cuadro 5). Tanto en 1999 como en 2000, los caracteres PS, CP, TEF, PF y CEF conformaron un grupo de alto CV_A , en comparación con el resto de los caracteres. En 2001, caracteres como CEF, TEF y SP mostraron coeficientes de variabilidad aditiva superior. Al efectuar comparaciones de variación entre poblaciones, se recurre a este coeficiente para evitar interpretaciones erróneas respecto a su magnitud relativa; se prefiere comparar los CV_A , más aun cuando se confronta la varianza de diferentes caracteres (Molina, 1992).

CUADRO 5. Coeficiente de variación genética aditiva (CV_A) estimada de 12 caracteres en una población de calabaza (*Cucurbita pepo* L.) Chapingo, México, 1999-2001.

Carácter	1999	2000	2001		
			Combinado	San Martín	San Juan
FP			1.94	3.07	1.94
PF	51.35	34.14	11.83	24.91	10.28
ALF	18.31	20.60	13.77	18.62	13.92
ANF	24.91	13.98	9.71	13.39	6.51
CEF	49.10	-	31.58	35.26	15.17
TEF	51.38	-	17.14	24.45	17.25
GP	38.66	24.57	5.19	4.74	8.36
CP	65.70	79.06	2.55	14.51	4.05
SP	29.41	36.85	13.15	12.07	11.49
PS	91.34	64.75	-10.41	34.10	8.79
ALS	20.23	11.34	4.60	9.49	7.21
ANS	18.83	16.14	8.52	5.11	7.55

FP: frutos por planta; PF: peso de fruto (kg); ALF: altura de fruto (cm); ANF: anchura de fruto (cm); CEF: color externo de fruto; TEF: textura externa de fruto; GP: grosor de pulpa (cm); CP y SP: color y sabor de pulpa; PS: peso de semilla por fruto (g); ALS y ANS: alto y ancho de semilla (cm).

Cambios en los...

El uso del CV_A permite llevar a cabo una comparación de la varianza genética aditiva entre caracteres de una misma población, estimada en diferentes ambientes. Con base en los datos correspondientes al 2001 en la cual la población se evaluó en dos ambientes, se encontró que en San Juan existe menor variabilidad genética aditiva en la mayoría de los caracteres, aunque el GP en esta localidad expresó el doble de variabilidad que en San Martín. El ANS tuvo ligera superioridad, mientras que en SP la variabilidad fue similar (Cuadro 5). Por lo que se esperaría lograr avances mediante selección en aquellos grupos de caracteres donde la variabilidad genética fue superior (Peña *et al.*, 2002),

Ayala (2002) encontró que los caracteres largo y ancho de semilla presentaron menor variabilidad genética aditiva, en contraste con CP, PF y PS. Sin embargo, mencionó que en los principales caracteres de interés agronómico (PF, PS y CP) es factible seguir obteniendo avances por selección debido a que aún existe varianza genética del tipo aditiva. El carácter PS fue desde los primeros ciclos de selección el que mostró mayor CV_A (Meneses *et al.*, 2002), e incluso en *Cucurbita argyrosperma* var. *stenosperma*, Sánchez *et al.* (2000) encontraron que este carácter tuvo la mayor variabilidad.

Heredabilidad

Los valores estimados de heredabilidad fueron elevados en los tres ciclos de selección. En 1999 osciló entre $51.91 \% \leq h^2 \leq 85.96 \%$, correspondiendo a los caracteres ALF y ALS; para el siguiente ciclo (2000) el valor más bajo resultó superior al anterior y el intervalo fue $66.67 \% \leq h^2 \leq 85.75 \%$, siendo GP el de valor inferior y PS el superior. En 2001, estos valores sufrieron una reducción notoria sobre todo en CP, en la cual, después de que en el cuarto ciclo de selección (2000) su valor fue de 75.08 %, éste cambió a 2.11 % en el análisis combinado de localidades. Esto contrasta con los valores encontrados en el análisis por localidad, donde la heredabilidad se mantuvo con valores elevados (Cuadro 6). Al comparar los resultados aquí presentados con los de Ayala (2002), resultaron superiores en cada uno de los años evaluados. Este autor encontró que para el 2000, los caracteres sabor de pulpa (56.81 %) y ancho de semilla (58.91 %) tuvieron los valores más bajos de heredabilidad, mientras que el peso (75.23 %) y ancho de fruto (75.04 %) los de mayor valor. En cambio, en el siguiente ciclo de selección, el sabor de pulpa presentó el valor más bajo (55.45 %), opuesto a los valores altos que correspondieron al ancho (78.03 %) y largo de semilla (69.95 %). Peña *et al.* (2002) encontraron bajos porcentajes de heredabilidad en caracteres del rendimiento de tomate de cáscara, tales como rendimiento en el corte dos, rendimiento total por planta y peso de fruto en el corte dos.

La h^2 presentada permitió inferir que es posible obtener avances con la selección; a pesar de que hay caracteres con CV_A bajos, como por ejemplo ALF y ALS y

ANS. Sin embargo, se presentan algunas inconsistencias entre estos valores, ya que caracteres con alta h^2 les correspondió un CV_A bajo. Probablemente, lo anterior fue consecuencia de la forma en que se estimó a ambos parámetros, ya que en el cálculo del CV_A se hizo uso de la varianza aditiva y la media, y la h^2 involucra tanto a la varianza aditiva como a la varianza fenotípica.

CUADRO 6. Heredabilidad (h^2) estimada de 12 caracteres en una población de calabaza (*Cucurbita pepo* L.) Chapingo, México, 1999-2001.

Carácter	1999	2000	2001		
			Combinado	San Martín	San Juan
FP			25.00	33.33	50.00
PF	67.59	71.57	39.04	78.96	61.93
ALF	51.91	67.04	61.87	77.71	75.83
ANF	76.65	69.53	48.63	84.33	66.69
CEF	64.97	-	73.50	71.89	61.48
TEF	79.45	-	67.33	77.22	66.78
GP	80.05	66.67	27.78	19.18	50.00
CP	66.24	75.75	2.11	61.54	53.46
SP	65.53	73.08	30.05	62.86	65.24
PS	76.54	85.75	-28.87	81.98	55.10
ALS	85.96	70.06	29.84	85.50	72.37
ANS	77.28	80.85	54.20	71.59	73.65

FP: frutos por planta; PF: peso de fruto (kg); ALF: altura de fruto (cm); ANF: anchura de fruto (cm); CEF: color externo de fruto; TEF: textura externa de fruto; GP: grosor de pulpa (cm); CP y SP: color y sabor de pulpa; PS: peso de semilla por fruto (g); ALS y ANS: alto y ancho de semilla (cm).

Los valores de heredabilidad anteriormente señalados corresponden a las familias, por lo que en la predicción de la respuesta a la selección sólo deben ser usadas para la selección familiar de medios hermanos maternos. Además, pudiera ser que la varianza aditiva y heredabilidad estén sobreestimadas, ya que al efectuar la evaluación de familias de medios hermanos obtenidos de un lote de polinización libre, se sobreestima la varianza de familias por contener una parte de hermanos completos (Nyquist, 1991).

CONCLUSIONES

El proceso de selección disminuyó la varianza genética aditiva en: ancho de fruto, color de pulpa y alto de semilla; cuya varianza decreció en más de 50 %.

El peso de semilla, alto y ancho de fruto tuvieron mayor varianza aditiva.

Durante 1999 y 2000, la varianza genética total estuvo determinada por efectos aditivos de los genes; sin embargo, en 2001, los valores de la varianza de dominancia fueron superiores a la aditiva en la mayoría de los caracteres, con excepción del alto y ancho de fruto, y color externo de fruto.

Se encontraron valores altos del coeficiente de variabilidad genética aditiva y heredabilidad en la mayoría de caracteres evaluados, por lo que la selección todavía se puede seguir utilizando como metodología de mejoramiento.

LITERATURA CITADA

- ANÓNIMO. 1997. Anuario Estadístico de la Producción Agrícola de los Estados Unidos Mexicanos. Centro de Estadística Agropecuaria. SAGDER. Tomo I. D. F., México.
- AYALA E., J. A. 2002. Cambios ocasionados en los parámetros genéticos por la selección participativa en una variedad local de calabaza (*Cucurbita pepo* L.) tipo 'Round Zucchini'. Tesis de Maestría en Ciencias en Horticultura, Universidad Autónoma Chapingo, Departamento de Fitotecnia. Chapingo, México. 156 p.
- COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F. 1948. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4(4): 254-266.
- FALCONER, D. S. 1981. Introducción a la Genética Cuantitativa. CECSA. D. F., México. 430 p.
- GRIFFING, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9: 463-493.
- GUENKOV, G. 1974. Fundamentos de Horticultura Cubana. Instituto Cubano del Libro. La Habana, Cuba. pp. 169-172.
- HALLAUER, A. R.; MIRANDA, F. J. B. 1981. Quantitative Genetics in Maize Breeding. First Edition. Iowa State University Press. Ames, Iowa, USA. 468 p.
- MÁRQUEZ S., F.; SAHAGÚN C., J. 1994. Estimation of genetic variances with maternal half-sib families. *Maydica* 39: 197-201.
- MÁRQUEZ S., F.; SAHAGÚN C., J.; SAHAGÚN C., L. 1994. New approaches to the estimation of genetic variances. *Agron. Abst.* p. 117.
- MATHER, K.; JINKS, J. L. 1971. Biometrical Genetics: The Study of Continuous Variation. Second Edition. Chapman & Hall. London, UK. 377 p.
- MENESES M., I.; VILLANUEVA V., C.; SAHAGÚN C. J.; VÁZQUEZ R., T. R.; MERRICK, L. C. 2002. Componentes de varianza genética y respuesta a la selección combinada en calabaza (*Cucurbita pepo* L.) bajo el sistema milpa. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 8(1): 5-23.
- MOLINA G., J. D. 1992. Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (algunas implicaciones en genotecnia). AGT Editor. D. F., México. 349 p.
- NYQUIST, W. E. 1991. Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Critical Reviews in Plant Science* 10(3): 235-322.
- PEÑA L., A.; MOLINA G., J. D.; MÁRQUEZ S., F.; SAHAGÚN C., J.; ORTIZ C., J.; CERVANTES S., T. 2002. Respuestas estimadas y observadas de tres métodos de selección en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Rev. Fitotec. Mex.* 25(2): 171-178.
- SAHAGÚN C., J. 1997. Efecto de la endogamia en la estimación de varianzas genéticas en el Diseño II de Carolina del Norte. *Rev. Fitotec. Mex.* 20: 97-110.
- SAHAGÚN C., J. 1998. Precisión de estimadores del Diseño I con diferentes niveles endogámicos en diferentes asignaciones de hembras a machos. *Rev. Fitotec. Mex.* 21: 69-82.

- SAHAGÚN C., J. 2000. Estimación de varianzas genéticas con medios hermanos maternos y diferentes niveles endogámicos y repeticiones. *Agrociencia* 34: 21-32.
- SÁNCHEZ H., M. A.; VILLANUEVA V., C.; SAHAGÚN C., J.; MERRICK, L. C. 2000. Variación genética y respuesta a la selección combinada en una variedad de calabaza pipiana (*Cucurbita argyrosperma* Huber var *stenosperma*). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 8(2): 221-240.
- SAS Institute Inc. 1989. SAS/STAT user's guide. Version 6.01. Cary, N. Y., USA. 479 p.
- SEARLE, S. R. 1971. Topics in variance component estimation. *Biometrics* 27: 1-76.