

COMPONENTES DE VARIANZA GENÉTICA Y RESPUESTA A LA SELECCIÓN COMBINADA EN CALABAZA (*Cucurbita pepo* L.) BAJO EL SISTEMA MILPA

I. Meneses-Márquez¹; C. Villanueva-Verduzco²; J. Sahagún-Castellanos²;
T. Roque Vázquez-Rojas²; L. C. Merrick³

¹Egresado del Posgrado en Horticultura, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo,
Chapingo Estado de México. México. C.P. 56230. (*Autor responsable)

²Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo,
Chapingo, Edo. de México. México. C.P. 56230.

³Department of Agronomy, Iowa State University, USA.

RESUMEN

El presente trabajo se realizó con la finalidad de caracterizar y analizar la variación genética en una población de calabaza (*Cucurbita pepo* L.) de amplia base genética, simultáneamente a la aplicación de un proceso de selección combinada de medios hermanos maternos, bajo el sistema de asociación maíz-calabaza. Se utilizaron los diseños bloques al azar y completamente al azar, con 100 y 120 tratamientos o familias de calabaza (primero y segundo ciclo de selección, respectivamente), con 17 repeticiones para el bloques al azar y cinco repeticiones para el completamente al azar. Se intercaló un surco de maíz con cada surco de calabaza (familia) y un surco de calabaza híbrida 'Grey Zucchini Tala' cada 12 familias para la estimación de la varianza ambiental y determinar los componentes de varianza genética de la población. En general, se encontró alta diversidad genética en todos los caracteres evaluados, pero con la selección se disminuyó. Además, la varianza genética total estuvo determinada principalmente por efectos aditivos de los genes. Las varianzas de dominancia fueron negativas y altamente significativas. La magnitud de la heredabilidad varió con el carácter entre 29.2 a 95.4 % y 28.96 a 88.8 % para el primero y segundo ciclo de selección, respectivamente. En calidad de fruto maduro, se lograron avances importantes: en el primer año predominaron colores y sabores de pulpa no deseados (insípido y amarillo claro) en un 50 y 30 %, respectivamente; y para el segundo año se encontraron sabores muy dulces y dulces, y colores anaranjados para pulpa de fruto, con 62.9 y 61.0 %, respectivamente.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES: Cucurbitaceae, mejoramiento genético, varianza ambiental, heredabilidad, hortaliza.

COMPONENTS OF GENETIC VARIANCE AND RESPONSE TO COMBINED SELECTION IN SQUASH (*Cururbita pepo* L.) IN THE MILPA SYSTEM

SUMMARY

This study was conducted to characterize and analyze genetic variation in a squash (*Cururbita pepo* L.) population with a broad genetic base cultivated under a system of maize-squash intercropping. Simultaneously, a process of combined selection was carried out with progeny from the same mother plant. A random block design and a completely random design were used with 100 and 120 treatments, or squash families (first and second selection cycle, respectively), with 17 replications for the random block design and five replications for the completely random design. One row of maize was alternated with one row of squash (family), and one row of 'Grey Zucchini Tala' hybrid squash was planted every 12 families to estimate environmental variance and determine the components of genetic variance of the population. In general, a broad genetic diversity was found for all of the traits evaluated, but it decreased with selection. Also, total genetic variance was determined principally by additive effects of the genes. Variances of dominance were negative and highly significant. The magnitude of heritability varied from trait to trait from 29.2 to 95.4 % and 28.96 to 88.8 % for important advances: in the first year undesirable pulp colors and tastes predominated (light yellow and insipid) with 50 and 30 %, respectively, but by the second year very sweet and sweet tastes and orange colors predominated in the fruit pulp with 62.9 and 61 %, respectively.

ADDITIONAL KEY WORDS: Cucurbitaceae, genetic improvement, environmental variance, components of variance, heritability, vegetables.

INTRODUCCIÓN

La principal finalidad del fitomejoramiento ha sido incrementar la producción de alimentos para la población mundial. Esta tecnología para mejoramiento de variedades incrementa la uniformidad del cultivar, siendo esto una amenaza de colapso en la producción (Frankel y Hawkes, 1975).

La conservación *ex situ* está adaptada hacia un número relativamente pequeño de plantas conocidas; además, fija el material genético de la planta al momento en que éste entra al banco de germoplasma. Este tipo de conservación se realiza en instalaciones de almacenamiento especializadas y están intentando conservar el recurso genético fuera de las influencias ambientales; en contraste, la conservación *in situ* está dirigida a colecciones más grandes de especies, algunas de las cuales no siempre son conocidas y la conservación se realiza en su contexto ambiental (Gollin y Smale, 1999). El mejoramiento genético participativo en el amplio contexto, es considerado como el mejoramiento descentralizado y controlado por los mejoradores vegetales; y en varios grados, involucrando al agricultor en el proceso de mejoramiento (Hardon, 1996). El control y manejo de la selección por el agricultor es la forma más práctica y efectiva de manejar recursos genéticos que soportan (sostienen) estabilidad del rendimiento a largo plazo, específicamente adaptados al ambiente y al sistema local de producción, incluyendo organización social y valores culturales (Cleveland *et al.*, 1994).

La varianza (σ^2) es una medida de la variabilidad fenotípica y puede ser descompuesta en: varianza genotípica (σ_G^2), ambiental (σ_E^2) y de interacción genotipo-ambiente (σ_{GE}^2). La genotípica, a su vez, se compone de varianza aditiva (σ_A^2), de dominancia (σ_D^2) y epistática (σ_{AD}^2). Para estimar la varianza ambiental intraparcelar (σ_{WE}^2) es necesario evaluar varios individuos de un mismo genotipo desarrollados en una misma unidad experimental; la varianza calculada para estos individuos es un estimador de la varianza ambiental intraparcelar (σ_{WE}^2), debido a que en estos individuos la varianza genética (σ_G^2) es igual a cero, y el valor de la varianza ambiental es igual al valor de la varianza fenotípica (σ_F^2) (Falconer, 1986). La varianza ambiental intraparcelar (σ_{WE}^2) es un componente de varianza importante para determinar la heredabilidad y respuesta esperada a la selección en esquemas de selección masal y combinada (Sahagún, 1995). La heredabilidad en sentido estricto (h^2), se define como el cociente de la varianza aditiva (σ_A^2) y la fenotípica (σ_F^2),

siendo una propiedad de cada carácter y población. La utilidad de su estimación radica en el sentido de predecir la respuesta a la selección (Nyquist, 1991).

Considerando la problemática anterior, en el presente trabajo se persiguen los objetivos: caracterizar la diversidad genética en caracteres agronómicos y morfológicos (cuantitativos y cualitativos) de la planta y fruto de una población de calabaza (*Cucurbita pepo* L.); correlacionar caracteres morfológicos con caracteres cuantitativos de interés agronómico de la planta, fruto y semilla; aplicar selección combinada de medios hermanos para rendimiento, calidad de fruto y semilla en una población de amplia base genética; y estimar los parámetros genéticos que permitan predecir el avance que se puede lograr a través del esquema de selección combinada de medios hermanos, bajo el sistema milpa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos fueron establecidos el 5 de abril y 28 de marzo en Chapingo, México (Campo Agrícola Experimental), durante el ciclo primavera-verano de 1997 y 1998, respectivamente, en condiciones de riego. El material vegetal evaluado fue 120 familias de medios hermanos maternos, sobresalientes por su calidad de fruto y semilla, derivados de colectas criollas de frutos realizados en las regiones de Chalco-Amecameca, Estado de México y Sierra Norte de Puebla; además, del híbrido de calabacita 'Grey Zucchini Tala' y un híbrido de maíz (H-135).

Se estableció una familia (fruto) por surco de 24 m de largo con una distancia entre surcos de 1.8 m y cada familia estuvo constituida por 17 matas de tres plantas separadas cada una a 1.5 m. Los surcos de maíz tuvieron 24 m de largo y 1.8 m entre surcos y con separación de 20 cm entre plantas intercaladas para simular el sistema milpa y se depositaron tres semillas por mata. La cosecha se realizó a los cinco meses después de la siembra. Los surcos de 'Grey Zucchini Tala' se distribuyeron cada 12 familias de calabaza para tener un muestreo del efecto ambiental en toda la parcela; la distancia entre matas fue de 40 cm, con tres plantas por mata.

Las variables evaluadas fueron las siguientes:

Días a floración masculina y femenina. Se registró cuando al menos el 50 % de las plantas en cada familia presentaron floración. Para esta variable únicamente se realizó una toma de datos por familia, por lo que no fue posible analizarlo estadísticamente. Sin embargo, con base en este sólo dato por familia se estimó su precocidad.

Frutos por planta (FP). Se cuantificó la cantidad promedio de frutos que presentó cada una de las 51 plantas por familia.

Peso de fruto individual (PF). El peso de fruto se determinó con ayuda de una báscula tipo reloj y se expresó en kilogramos.

Color externo de fruto (CEF). Los colores que se observaron fueron: verde oscuro, verde gris, gris, verde amarillo, amarillo y blanco. Para poder analizarlos estadísticamente se transformaron asignándoles los valores 1, 2, 3, 4, 5 y 6, respectivamente. Además se determinó el promedio ponderado por repetición y este valor fue el que se analizó estadísticamente. Considerándose el criterio del evaluador.

Textura externa de fruto (TEF). Su evaluación fue en forma visual con la siguiente escala: muy costillada, costillada, tenue y lisa. A estas categorías se les asignó valores de 1, 2, 3 y 4, respectivamente, para poder analizarlos estadísticamente. Para cada familia se determinó su promedio ponderado.

Las variables FP, PF, CEF y TEF se evaluaron individualmente todas las plantas (51) que constituyeron cada familia. Las variables que se describen a continuación se midieron en sólo una muestra de cinco frutos por familia.

Altura de fruto (ALF). Para esta variable se midió la longitud de la base a la parte apical (cm).

Anchura de fruto (ANF). Para su determinación, primero se partió el fruto en la parte ecuatorial, y una vez realizado esto, se midió el ancho del fruto con una cinta métrica (cm). Esta medición es más bien el diámetro del fruto y se midió en el segundo año.

Grosor de pulpa (GP). Esta medición se realizó con una regla de 30 cm. Si el grosor era variable se realizaban varias mediciones y se obtenía un promedio.

Color de pulpa (CP). Para determinar esta variable, se asignaron valores a los siguiente colores: 1: anaranjado intenso, 2: anaranjado, 3: amarillo intenso, 4: amarillo, 5: amarillo claro y 6: blanco.

Sabor de pulpa (SP). Para su registro y análisis se asignaron valores escalares en la forma siguiente: 1: muy dulce, 2: dulce y 3: insípido.

Peso de semilla por fruto (PS). Esta determinación se realizó en fresco con una báscula granataria y los datos se expresaron en gramos de semilla por fruto.

Alto (ALS) y ancho de semilla (ANS). Los valores que se obtuvieron por fruto, son el promedio del alto y ancho

de una muestra de 10 semillas. Estas dos variables se determinaron únicamente en el segundo año de evaluación.

Censo de caracteres. Además, en ambos ciclos de selección también se realizó un censo de caracteres como número de plantas arbustivas, tallo verde oscuro, hojas moteadas, zarcillos ahojados, fruto tierno de color amarillo, banda verde de corola, color de corola y esterilidad masculina. Esto fue para todas las familias evaluadas.

Se realizó selección familiar combinada de medios hermanos maternos. El lote de evaluación funcionó simultáneamente como lote de selección. La presión de selección entre familias (bE) fue del 33 % y dentro de familias (bW) de 6.6 %, para regenerar las 120 familias requeridas para continuar con el proceso de selección.

El diseño experimental utilizado fue bloques completos al azar con 100 tratamientos (familias), 17 repeticiones (matas) y 3 plantas por repetición, para el primer ciclo de selección; mientras que en el segundo ciclo, sólo varió la cantidad de tratamientos (120 familias). Para los análisis estadísticos se utilizaron tres modelos: el modelo Uno (bloques al azar) para los caracteres número de frutos por planta (NF), peso de fruto (PF), color externo de fruto (CEF) y textura externa de fruto (TEF); el modelo Dos (completamente al azar) para el resto de los caracteres; y finalmente el modelo Tres que se utilizó para el análisis de 'Grey Zucchini Tala'.

El análisis de varianza para las variables número de frutos por planta (FP), peso de fruto (PF), color externo de fruto (CEF) y textura externa de fruto (TEF), se presenta en el Cuadro 1. Para las variables alto y ancho de semilla (ALS y ANS), grosor y color de pulpa (GP y CP), sabor de pulpa (SP), peso de semilla (PS) y alto y ancho de semilla (ALS y ANS); así como para 'Grey Zucchini Tala' sus análisis de varianza se describen en los Cuadros 2 y 3, respectivamente.

CUADRO 1. Análisis de varianza para f familias (F), r bloques (B) y p plantas por bloque por familia (P). Modelo Uno.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	Esperanza de cuadrados medios E(CM)
Bloque (B)	$r-1$		
Familia (F)	$f-1$	M1	$\sigma_p^2 + p\sigma_{rf}^2 + p\sigma_f^2$
B x F	$(r-1)(f-1)$	M2	$\sigma_p^2 + p\sigma_{rf}^2$
Planta/(BxF)	$(p-1)rf$	M3	σ_p^2
Total	$frp-1$		

CUADRO 2. Análisis de varianza para f familias (F) y n frutos por familia (R). Modelo Dos.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	Esperanza de cuadrados medios E(CM)
Familia (F)	f-1	M1	$\sigma_n^2 + n\sigma_f^2$
Fruto(R)/F	(n-1)f	M2	σ_n^2
Total	fn-1		

CUADRO 3. Análisis de varianza para s surcos (S), r bloques (B) y p plantas por bloque por surco (P). Modelo Tres.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	Esperanza de cuadrados medios E(CM)
Bloque (B)	r-1		
Surco (S)	s-1	M1	$\sigma_{we}^2 + p\sigma_{rs}^2 + pr\sigma_s^2$
B x S	(r-1)(s-1)	M2	$\sigma_{we}^2 + p\sigma_{rs}^2$
Planta/(BxS)	(p-1)rs	M3	σ_{we}^2
Total	prs-1		

Con base en la información de los Cuadros 1, 2 y 3, y siguiendo la metodología propuesta por Márquez y Sahagún (1994); los parámetros genéticos estimados fueron:

a) varianza aditiva

$$\hat{\sigma}_A^2 = 4 \left[\frac{(M_1 - M_2)}{pr} \right] \text{ (Modelo Uno) y}$$

$$\hat{\sigma}_A^2 = 4 \left[\frac{(M_1 - M_2)}{n} \right] \text{ (Modelo Dos)}$$

b) varianza de dominancia

$$\hat{\sigma}_D^2 = (M_3 - M_3^* - 3 \left[\frac{(M_1 - M_2)}{pr} \right]) \text{ (Modelos Uno y Tres) y}$$

$$\hat{\sigma}_D^2 = (M_2 - M_3^* - 3 \left[\frac{(M_1 - M_2)}{n} \right]) \text{ (Modelos Dos y Tres)}$$

c) varianza ambiental intraparcelar

$$\hat{\sigma}_{we}^2 = M_3^* \text{ (Modelo Tres).}$$

d) coeficiente de variación genética aditiva

$$CV_A = \frac{\sigma_A}{\bar{X}}$$

donde; σ_A es la desviación estándar aditiva y \bar{X} es la media del carácter.

e) heredabilidad en sentido estricto. Se determinó con base en la fórmula propuesta por Nyquist (1991), quien señaló que es el cociente de la

varianza de familias y la varianza fenotípica entre familias de la siguiente manera:

$$\hat{h}^2 = \frac{\hat{\sigma}_f^2}{\hat{\sigma}_{PB}^2} = \left[\frac{(M_1 - M_2)}{pr} \right] / \left[\frac{M_1}{pr} \right] \text{ (Modelo Uno) y}$$

$$\hat{h}^2 = \frac{\hat{\sigma}_f^2}{\hat{\sigma}_{PB}^2} = \left[\frac{(M_1 - M_2)}{n} \right] / \left[\frac{M_1}{n} \right] \text{ (Modelo Dos).}$$

Además, también se determinó la varianza fenotípica:

a) dentro de familias

$$\hat{\sigma}_{PW}^2 = M_3 \text{ (Modelo Uno) y } \hat{\sigma}_{PW}^2 = M_2 \text{ (Modelo Dos)}$$

b) entre familias

$$\hat{\sigma}_{PB}^2 = \frac{M_1}{pr} \text{ (Modelo Uno) y } \hat{\sigma}_{PB}^2 = \frac{M_1}{n} \text{ (Modelo Dos)}$$

c) entre individuos

$$\hat{\sigma}_o^2 = \hat{\sigma}_f^2 + \hat{\sigma}_{PB}^2 + \hat{\sigma}_{PW}^2 + \hat{\sigma}_{fr}^2 \text{ (Modelo Uno) y}$$

$$\hat{\sigma}_o^2 = \hat{\sigma}_f^2 + \hat{\sigma}_{PB}^2 + \hat{\sigma}_{PW}^2 \text{ (Modelo Dos)}$$

Las respuestas absolutas (RA) esperadas a la selección combinada de medios hermanos maternos se estimaron con la fórmula:

$$R_{SCMH} = \left[\frac{i_b \left(\frac{\hat{\sigma}_A^2}{8} \right)}{\hat{\sigma}_{PB}} \right] + \left[\frac{i_w \left(\frac{3\hat{\sigma}_A^2}{8} \right)}{\hat{\sigma}_{PW}} \right]$$

Las intensidades de selección para familias como unidades de selección fue: $i_b = 1.10485$, correspondiente a una presión de selección (P_B) de 33 %; individuos dentro de familias, $i_w = 1.9615$, con $P_w = 6.6$ %; de acuerdo con la escala que presenta Molina (1992). Las respuestas relativas se calcularon como porcentaje de la respuesta absoluta (RA) respecto a la media de la población de familias (Pérez *et al.*, 1997; Nyquist, 1991).

Se determinaron los tamaños óptimos de muestra con

la fórmula $n = \frac{Z_{\alpha/2}^2 S_n^2}{d^2}$ donde: η : tamaño óptimo de

muestra, $Z_{\alpha/2}^2$: valor de Z^2 de tablas con $\alpha = 0.05$ (3.8416), d : precisión que se desea tener (5 % de la media) y S_n^2 :

varianza de la muestra preliminar para cada carácter (Gómez, 1977).

A los datos de rendimiento por familia, se les realizó un ajuste del rendimiento mediante la fórmula de Molina (1992); donde el lote de selección familiar combinada se subdividió en 24 sublotes de cinco surcos (familias) de 24 m. La fórmula es:

$$\hat{Y}_{ij} = Y_{ij} - \bar{Y}_j + \bar{Y}_{..}$$

donde; $i = 1, \dots, 100$ y 120 (familias) para el primero y segundo ciclo de selección, respectivamente, $j = 1, \dots, 24$ (sublotes); \hat{Y}_{ij} : rendimiento ajustado de la familia i en el sublote j ; Y_{ij} : Rendimiento observado de la familia i en el sublote j ; \bar{Y}_j : media del rendimiento de todas las familias en el sublote j y $\bar{Y}_{..}$: media general del rendimiento de familias en el lote de selección.

La medición de la variación genética existente en la población se realizó a través de técnicas de genética de poblaciones basado en censos de las frecuencias fenotípicas de los caracteres. Para ello, primero se determinaron los caracteres apropiados para *Cucurbita pepo* con base en la lista de genes de *Cucurbita* spp. que presentan Hutton y Robinson (1992; 1994); además, también se determinó si los genes de dichos caracteres son dominantes o recesivos. Cuando el gen resultó ser recesivo, la fórmula fue:

$$q^2 = Fi/N$$

donde: Fi es la frecuencia observada y N el total de individuos censados de la población. A partir de este término se procedió de la siguiente manera:

$$q^2 = \sqrt{q^2} = q \text{ y } p + q = 1, \text{ entonces } p = 1 - q$$

con estos valores y suponiendo que la población está en equilibrio Hardy-Weimberg, se determinó la frecuencia del heterocigote ($2pq$). El valor promedio del heterocigote se determinó mediante la fórmula:

$$H_n = \left(\frac{2pq}{p^2 + 2pq + q^2} \right) (100)$$

Como último paso, se expresó la variación genética como la heterocigosis promedio (\bar{H}) de la fracción de individuos heterocigóticos, de acuerdo con la fórmula propuesta por Weaver y Hedrick (1992):

$$\bar{H} = \frac{H_1 + H_2 + \dots + H_n}{n}$$

donde; (\bar{H}) es la heterocigosis promedio; H_n es el promedio del heterocigote en el n -ésimo carácter y n es el número de caracteres involucrados. Cuando el carácter resultó ser dominante, le corresponde el término p^2 ; y de forma análoga se determinó sus valores correspondientes.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Parámetros genéticos estimados

Varianza aditiva

En este trabajo se realizaron dos años de evaluaciones y su análisis desde el punto de vista estadístico se hizo separado por considerarse dos poblaciones diferentes, debido al proceso de selección combinada a que está sometida la población. Se partió de la idea de que es factible realizar comparaciones entre un año y otro en lugar de realizar una evaluación en promedio de años. En los Cuadros 4 y 5 se aprecia que el carácter frutos por planta (FP) de tener un valor de 0.01952 de varianza aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) en el primer ciclo de selección, para el segundo ciclo de selección su valor disminuyó (0.0112); en el caso de la variable peso de fruto (PF) también hubo un decremento en su varianza aditiva al pasar de 1.45156 a 0.82156; el color externo de fruto (CEF) su decremento fue más marcado al disminuir de 1.74364 a 1.0332 de varianza aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$); sin embargo, hubo excepciones como en grosor, color y sabor de pulpa (GP, CP y SP, respectivamente) donde sus valores mostraron un incremento al pasar de un ciclo al siguiente, lo que significa un avance muy interesante desde el punto de vista del mejoramiento.

El carácter peso de semilla (PS) presentó una gran pérdida, ya que de 6223.2 disminuye a 2818.88 de varianza aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$). Los valores altos de varianza aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) encontrados en estos experimentos son muy importantes para el mejoramiento, ya que es este tipo de varianza el que se desea tener y a la vez permite lograr avances en cada ciclo de selección. A pesar de ello, estos resultados sugieren que es factible la selección en los caracteres con varianza aditiva elevada.

Los valores de varianza aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) que se encontraron en ambos ciclos de selección, fueron grandes y son como consecuencia de la variación que representan, al provenir de familias formadas por selección de los mejores frutos colectados en zonas geográficamente

contrastantes como el Valle de Chalco-Amecameca, en el Estado de México y la zona alta de la Sierra Norte de Puebla; y por lo mismo, de amplia diversidad genética en dichas especies. Inclusive, se ha observado en otros estudios que al realizar cruza entre materiales provenientes de una misma zona presentan menor rendimiento en comparación con alguna cruza de dos líneas de diferente lugar de origen y además, se observa un comportamiento similar para heterosis, donde las cruza interregionales exhiben un mayor valor que las intraregionales para los caracteres de rendimiento (Kasrawi, 1994).

CUADRO 4. Parámetros genéticos estimados para 12 caracteres en una población de calabaza (*Cucurbita pepo* L.) Chapingo, México, 1997.

Caracteres	Parámetros genéticos estimados					
	Media	CV	$\hat{\sigma}_A^2$	$\hat{\sigma}_D^2$	CV_A	h^2
FP	1.08	23.3	0.01956	0.0125	12.94	67.3
PF	2.92	36.7	1.45156	-0.05065	41.26	87.5
CEF	1.58	36.9	1.7436	-	83.57	95.4
TEF	2.45	15.9	0.69444	-	34.00	94.4
GP	1.89	21.6	0.202	-	23.78	60.1
CP	4.09	31.9	1.16	-	26.33	45.9
SP	2.66	19.2	0.084	-	10.89	29.2
PS	97.42	35.1	6223.2	-3720.15	80.98	86.9

CV: coeficiente de variación (%), $\hat{\sigma}_A^2$: estimador de la varianza aditiva, $\hat{\sigma}_D^2$: estimador de la varianza de dominancia, CV_A : coeficiente de variación genética aditiva (%), h^2 : heredabilidad (%). FP: frutos por planta, PF: peso de fruto (kg), CEF: color externo de fruto, TEF: textura externa de fruto, ALF: alto de fruto y ANF: ancho de fruto (cm), GP: grosor de pulpa (cm), CP: color de pulpa, SP: sabor de pulpa, PS: peso de semilla (g), ALS: alto de semilla y ANS: ancho de semilla (cm).

El decremento en los valores de las estimaciones de varianza aditiva para algunos caracteres, sugiere que se debe a un efecto del proceso de selección; situación que era de esperarse de acuerdo con Falconer (1986), suponiendo un modelo aditivo y frecuencia génica del alelo favorable de al menos $\frac{1}{2}$. Los casos donde se observó un incremento de los valores aditivos, es conveniente retomar lo que se manejó al momento de hacer la preselección en campo, la cual difiere del tradicional y consistió en tratar de mantener la diversidad fenotípica presente dentro de cada carácter; es decir, no se seleccionaron estrictamente a los mejores individuos; por ejemplo, para textura externa de fruto se seleccionaron tanto frutos que presentaban costillas muy prominentes hasta los que eran totalmente lisos y a esto pudo deberse el incremento de la varianza.

Varianza de dominancia

La varianza de dominancia ($\hat{\sigma}_D^2$) en los caracteres frutos por planta (FP), peso de fruto (PF) y peso de semilla (PS), en ambos ciclos de selección, presentó valores muy

bajos y/o negativos, lo que permite considerar que la varianza genética total estuvo determinada por efectos aditivos de los genes, lo que es muy favorable y factible de explotarse a través de cualquier esquema de selección.

Los valores negativos de varianza de dominancia ($\hat{\sigma}_D^2$) encontrados, son por naturaleza no interpretables; sin embargo, justifican más el utilizar la selección combinada como método de mejoramiento (Cuadros 4 y 5). Los otros caracteres no se midieron en el híbrido porque se consideraron únicamente a los de mayor interés agronómico; es decir, los caracteres de rendimiento.

CUADRO 5. Parámetros genéticos estimados para 12 caracteres en una población de calabaza (*Cucurbita pepo* L.) Chapingo, México, 1998.

Caracteres	Parámetros genéticos estimados					
	Media	CV	$\hat{\sigma}_A^2$	$\hat{\sigma}_D^2$	CV_A	h^2
FP	1.04	15.9	0.0112	0.00663	10.18	76.36
PF	2.16	31.1	0.82156	-0.27892	42.0	88.8
CEF	1.6	30.8	1.0332	-	63.53	88.53
TEF	2.38	18.9	0.64748	-	33.8	87.61
ALF	17.5	18.06	14.4576	-	21.73	64.31
ANF	18.1	11.36	6.9428	-	14.56	67.22
GP	2.33	17.46	0.3768	-	26.35	73.59
CP	2.54	53.97	0.6116	-	30.79	28.96
SP	2.17	32.99	0.1692	-	18.96	29.38
PS	73.9	57.28	2818.88	-3607.04	71.84	66.31
ALS	2.17	6.36	0.052	-	10.51	81.25
ANS	0.86	12.69	0.0144	-	13.95	60.00

CV: coeficiente de variación (%), $\hat{\sigma}_A^2$: estimador de la varianza aditiva, $\hat{\sigma}_D^2$: estimador de la varianza de dominancia, CV_A : coeficiente de variación genética aditiva (%), h^2 : heredabilidad (%). FP: frutos por planta, PF: peso de fruto (kg), CEF: color externo de fruto, TEF: textura externa de fruto, ALF: alto de fruto y ANF: ancho de fruto (cm), GP: grosor de pulpa (cm), CP: color de pulpa, SP: sabor de pulpa, PS: peso de semilla (g), ALS: alto de semilla y ANS: ancho de semilla (cm).

Coeficiente de variabilidad genética aditiva (CV_A)

Los coeficientes de variabilidad genética del tipo aditiva (CV_A) obtenidos en el presente estudio durante el primer ciclo de evaluación, indican que existe poca variabilidad genética aditiva en frutos por planta (FP) y sabor de pulpa (SP); mediana variabilidad en grosor (GP) y color de pulpa (CP) y textura externa de fruto (TEF); y una alta variabilidad genética aditiva en peso de fruto (PF) y semilla (PS) y color externo de fruto (CEF) (Cuadro 4). En la población derivada del segundo ciclo de selección, se encontró que caracteres como frutos por planta (FP), ancho de fruto (ANF), sabor de pulpa (SP), alto (ALS) y ancho de semilla (ANS) tienen poca variabilidad genética del tipo aditiva; en cambio, la textura externa de fruto (TEF), alto de fruto (ALF), grosor (GP) y sabor de pulpa (SP) tienen mediana variabilidad y, finalmente, los caracteres como

peso de fruto (PF), color externo de fruto (CEF) y peso de semilla (PS) mostraron una alta variabilidad genética aditiva (CV_A) (Cuadro 5). Esto significa que es más fácil lograr importantes avances por selección en este último grupo de caracteres; ya que, en los de poco CV_A la propia selección ha reducido la varianza aditiva y por ende el CV_A (Peña, 1998).

La disminución de los CV_A en frutos por planta (FP) radica principalmente en que en el proceso de selección el criterio utilizado ha sido el obtener individuos que tengan la mayor cantidad de frutos. Para color externo de fruto (CEF), la disminución encontrada era de esperarse, inclusive en el campo esa variación ya era muy notoria al grado de tener en el primer año frutos desde verde oscuro hasta los "tipos loros" (frutos con la mitad de color amarillo y el resto de color verde) y cremas, y ya para el segundo año no se encontraron estos dos últimos tipos de frutos. Aunque estos cambios deben ser considerados con cautela, debido a que es una especie alógama y que de un año a otro su segregación es muy diferente y se puede dar el caso de que en un siguiente ciclo se volviera a tener esos colores externos del fruto. En los caracteres grosor (GP), color (CP) y sabor de pulpa (SP) es muy claro que incrementaron su coeficiente de variabilidad aditiva (CV_A) de un ciclo a otro, y es muy probable que sea como una causa el tener criterios flexibles al momento de la selección; lo anterior se menciona ya que este trabajo forma parte de un nuevo enfoque de mejoramiento donde se trata de ir avanzado pero también conservando en lo posible la diversidad. Sin embargo, era de esperarse que en peso de semilla (PS) su variabilidad disminuyera dado que para este carácter, al momento de seleccionar las familias, se consideraron exclusivamente las de mayor rendimiento.

Heredabilidad

La heredabilidad en los ocho caracteres estudiados resultó ser de mediana a alta ($45.9\% \leq \hat{h}^2 \leq 95.4\%$), con excepción de sabor de pulpa (SP) que presentó baja heredabilidad (29.2 %) en el primer año de evaluación, de acuerdo con la clasificación que presentan Molina (1992) y Márquez (1985) (Cuadro 4). Sin embargo, aún después de un ciclo de selección, los valores de heredabilidad fueron elevados ($28.96\% \leq \hat{h}^2 \leq 88.8\%$); aunque hay caracteres donde, por el mismo efecto de la selección, su porcentaje de heredabilidad ha disminuido, como es el CEF, TEF, CP y PS; ocurriendo lo contrario con FP, PF y GP (Cuadro 5). Esto resalta el potencial de variabilidad genética y mejoramiento por selección que existe en esta especie, sobre todo para los caracteres peso de fruto (PF) y semilla (PS) y, el color externo de fruto (CEF).

De acuerdo con Nyquist (1991), los valores de heredabilidad (\hat{h}^2) aquí presentados corresponde a las

familias, por lo que en un sentido predictivo de la respuesta, sólo deben ser usados para la selección familiar de medios hermanos; además, es muy probable que tanto la varianza aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) como la heredabilidad (h^2) hayan sido sobreestimados debido a que al realizar la evaluación de familias de medios hermanos obtenidos de un lote de polinización libre sobreestima a la varianza de familias ($\hat{\sigma}_F^2$) por contener alguna proporción de hermanos completos.

Respuesta esperada a la selección combinada (R_{sc})

El análisis de la R_{sc} indicó que los caracteres peso de fruto (PF), color (CEF) y textura externa de fruto (TEF) y, peso de semilla (PS) presentaron mayor respuesta esperada a la selección en comparación con el resto de los caracteres evaluados en el primer año (Cuadro 6). Además, la mayor respuesta a la selección ocurrió en los caracteres con mayor varianza aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$).

En las familias evaluadas en el segundo ciclo, los caracteres con mejor respuesta esperada a la selección (R_{sc}) fueron: alto (ALF) y ancho de fruto (ANF), así como el peso de semilla por fruto (PS). Caracteres como frutos por planta (FP), características de pulpa (grosor, color y sabor) y el alto (ALS) y ancho de semilla (ANS), presentaron valores bajos a la respuesta esperada a la selección (R_{sc}) (Cuadro 7). De forma similar que en el primer año, los valores de varianza aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) tienen una relación directa con la respuesta esperada a la selección (R_{sc}), ya que caracteres con alta respuesta a la selección presentaron mayor varianza aditiva.

CUADRO 6. Estimadores de varianza y respuesta esperada a la selección combinada de medios hermanos (R_{sc}). Chapingo, México, 1997.

Carácter	Media	Parámetros genéticos estimados				
		$\hat{\sigma}_A^2$	$\hat{\sigma}_O^2$	$\hat{\sigma}_{PB}^2$	$\hat{\sigma}_{PW}^2$	R_{sc}
FP	1.08	0.01956	0.09481	0.00725	0.06353	0.0888
PF	2.92	1.45156	2.72766	0.41196	1.14609	1.309
CEF	1.58	1.74364	1.48009	0.45686	0.3402	2.5552
TEF	2.45	0.69444	0.63239	0.18372	0.15216	1.5332
GP	1.89	0.202	0.4681	0.084	0.1668	0.46
CP	4.09	1.16	2.629	0.632	1.707	0.8545
SP	2.66	0.084	0.353	0.072	0.26	0.1644
PS	97.42	6223.2	4510.74	1788.99	1165.95	154.3781

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

semilla (cm). ($\hat{\sigma}_A^2$) varianza aditiva, ($\hat{\sigma}_O^2$) fenotípica de individuos, ($\hat{\sigma}_{PB}^2$) fenotípica entre

familias y ($\hat{\sigma}_{PW}^2$) fenotípica dentro de familias.

CUADRO 7. Estimadores de varianza y respuesta esperada a la selección combinada de medios hermanos (RSC). Chapingo, México, 1998.

Carácter	Parámetros genéticos estimados					
	Media	$\hat{\sigma}_A^2$	$\hat{\sigma}_O^2$	$\hat{\sigma}_{PB}^2$	$\hat{\sigma}_{PW}^2$	R_{sc}
FP	1.04	0.0112	0.03927	0.00367	0.0271	0.0756
PF	2.16	0.82156	1.17696	0.23098	0.4543	1.1327
CEF	1.6	1.0332	1.28266	0.29176	0.2442	1.802
TEF	2.38	0.64748	0.86841	0.18411	0.2047	1.261
ALF	17.5	14.4576	19.266	5.62	10.0318	4.19983
ANF	18.1	6.9428	8.5527	2.582	4.235	3.07829
GP	2.33	0.3768	0.3879	0.128	0.1657	0.82633
CP	2.54	0.6116	2.5576	0.528	1.8767	0.44463
SP	2.17	0.1692	0.6963	0.144	0.51	0.23585
PS	73.9	2818.88	3558.14	1062.84	1790.58	60.94178
ALS	2.17	0.052	0.05	0.016	0.019	0.33426
ANS	0.86	0.0144	0.0215	0.006	0.0119	0.12277

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

($\hat{\sigma}_A^2$) varianza aditiva, ($\hat{\sigma}_O^2$) fenotípica de individuos, ($\hat{\sigma}_{PB}^2$) fenotípica entre familias, ($\hat{\sigma}_{PW}^2$) fenotípica dentro de familias.

Respuestas esperada (RE) y observada a la selección (RO)

La comparación de las respuestas porcentuales esperada y observada (Cuadro 8) mostraron que en la mayoría de los caracteres a pesar de no lograr avances en comparación con las esperadas, sí se ha logrado ganancias muy importantes sobre todo para grosor de pulpa (GP), donde prácticamente se incrementó tal como se esperaba. En caracteres como el color y sabor de pulpa también se lograron avances significativos. Los valores negativos que se observaron fue debido a la forma en que se les asignaron valores para poder analizarlos estadísticamente, dado que los colores de pulpa que no son muy apreciados en el mercado, tuvieron valores altos y los avances porcentuales resultaron negativos (Cuadro 8).

Respecto a los caracteres color y textura externa de fruto al comparar ambas respuestas, se encontró que no ha habido cambios para color, ni para textura del fruto, aunque numéricamente hay cambios pero en bajo porcentaje. Sin embargo, en los caracteres de rendimiento (FP, PF y PS) hubo una disminución muy marcada debido a que durante el segundo año de evaluación se tuvo el ataque de virus en forma severa en todas las familias y esto propició que su rendimiento fuera inferior que al año anterior (Cuadro 8).

CUADRO 8. Comparación de las respuestas estimada (RE) y observada (RO) a la selección combinada de medios hermanos (SCMH) para 12 caracteres en calabaza. Chapingo, México, 1997 y 1998.

Carácter	Tamaño óptimo de muestra			SCMH	
	Ciclo 1 (1997)	Ciclo 2 (1998)	Diferencia	RO (%)	RE (%)
FP	6	3	- 0.04	- 3.7	8.2
PF	53	34	- 0.76	- 26.02	44.83
CEF	50	47	0.02	1.27	161.7
TEF	14	22	- 0.07	- 2.86	62.58
ALF	-	60	-	-	-
ANF	-	25	-	-	-
GP	9	8	0.44	23.28	24.3
CP	37	59	- 1.56	- 38.05	20.8
SP	8	17	- 0.49	- 18.42	6.2
PS	2136	2589	- 23.54	- 24.16	158.5
ALS	-	1	-	-	-
ANS	-	1	-	-	-

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

Respuesta estimada a la selección combinada (R_{sc})

Hubo una ganancia notable en color de pulpa al pasar de 4.1 (amarillo) a 2.54 (amarillo intenso, próximo a anaranjado); grosor de pulpa (1.89 cm a 2.33 cm) y sabor de pulpa (2.66: medio dulce a 2.17: dulce); significando una ganancia genética (β_1) de 0.44 cm de grosor de pulpa en promedio por ciclo de selección y -1.56 y -0.49 unidades escalares para color y sabor de pulpa, respectivamente. Se redujo el ciclo vegetativo, los días a floración masculina y femenina se redujeron en 5.2 y 4.5 días por ciclo de selección; este resultado debe interpretarse con cautela pues en el año de 1998 la temperatura fue notablemente más elevada que en 1997, y es bien sabido, que el incremento en la temperatura acelera los procesos fisiológicos y el desarrollo de las plantas. El número de frutos por familia, peso de fruto y de semilla por fruto, mostraron una reducción de 0.04, 0.76 y 0.49, respectivamente. Tales reducciones deben también considerarse con cautela dado que, los datos usados como base de cálculo fueron obtenidos por muestreo de las poblaciones crecidas en diferentes años y por tanto bajo diferentes condiciones ambientales; además, en 1998 ocurrió un alto grado de incidencia de virosis, otro factor determinante en tales reducciones. Posiblemente, otro de los factores que están determinando en forma considerable estos comportamientos sean los tamaños óptimos de muestra que debieran usarse, ya que específicamente para el rendimiento de semilla, se debió haber hecho las

mediciones de 2136 y 2589 frutos para el año uno y dos, respectivamente, para lograr abarcar toda la variabilidad; sin embargo, esto implicaba un gran esfuerzo práctico que haría muy lenta la toma de los datos, a pesar de ello, se midieron 500 y 600 frutos por año, respectivamente. En el resto de los caracteres sí se logró la medición de los tamaños óptimos de muestra requeridos (Cuadros 8).

Los cambios observados en el color externo del fruto indicaron que en la población intercolectas, se está avanzando lentamente hacia el color oscuro de los frutos ($\beta_1 = 0.02$); mientras que la textura externa del fruto avanza muy poco hacia costillas menos prominentes ($\beta_1 = -0.07$) (Cuadro 9).

Heterocigosis y polimorfismo

La población estudiada presentó un buen número de caracteres que están determinados por pocos genes (generalmente uno, Cuadro 9). Weaver y Hedrick (1992) mencionaron que al conocer las frecuencias alélicas para un gen determinado, se pueden clasificar a los genes como polimórficos o monomórficos; y señalan que cuando el alelo más común tiene una frecuencia de 0.99 o más, es considerado monomórfico. Sin embargo, en estos estudios los valores encontrados para el alelo más común no alcanzan esa cantidad, por lo que posiblemente estos caracteres sean polimórficos.

CUADRO 9. Frecuencias alélicas para ocho caracteres de herencia simple en calabaza. Chapingo, México, 1997, 1998.

Carácter	Ciclo 1 (1997)				Ciclo 2 (1998)			
	p ²	2pq	q ²	H _N (%)	p ²	2pq	q ²	H _N (%)
PA	0.97219	0.027608	0.00019	2.76	0.9746	0.0252	0.0001	2.52
TVO	0.0145	0.2118	0.7737	21.18	0.0131	0.2025	0.7844	20.25
HM	0.00039	0.0388	0.960786	3.8	0.0006	0.049	0.9495	4.9
ZA	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0
FTA	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0
BVC	0.0055	0.1372	0.8573	13.72	0.0040	0.119	0.8762	11.9
CC	0.8573	0.1372	0.0055	13.72	0.8649	0.1302	0.0049	13.02
EM	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0
H	0.0689			6.89	0.0658			6.58

PA: planta arbustiva, TVO: tallo verde oscuro; HM: hojas moteadas, ZA: zarcillos ahojados, FTA: fruto tierno amarillo, BVC: banda verde de corola, CC: color de corola y EM: esterilidad masculina.

H : heterocigosis promedio y H_N: valor del heterocigote en porcentaje.

Correlaciones fenotípicas

Se encontró que el número de frutos por planta (FP) y peso de fruto (PF) tuvieron correlación positiva y altamente significativa ($r = 0.3^{**}$ y 0.4^{**} para el año uno y

dos, respectivamente). El peso de fruto (PF) y textura externa de fruto (TEF) presentaron correlaciones de $r = -0.4^{**}$ y -0.3^{**} para el ciclo uno y dos de selección, respectivamente. Respecto a los caracteres ALF, ANF, GP, CP, SP, PS, ALS y ANS las correlaciones fueron bajas, negativas y no significativas en la mayoría de los casos. Sin embargo, Paris y Nerson (1998) al evaluar una muestra de 12 semillas de cada una de 64 accesiones de *C. pepo*, encontraron que los cultivares que tienen frutos largos tuvieron semillas más cortas que las que tenían frutos redondos; atribuyendo a que durante siglos de mejoramiento (selección) de calabaza en *C. pepo* se ha tenido una tendencia hacia semillas más cortas y llenas; también encontraron que aparentemente hay una relación entre las proporciones del fruto y semilla, ya que frutos más largos y angostos tienen semillas más cortas y llenas; sugiriendo que el ancho de fruto, o más precisamente el ancho de la cavidad de la semilla, juega un papel restrictivo sobre la longitud de la semilla, ya que en frutos más largos hay menos espacio para alargarse pero más espacio para que se llenen que en frutos redondos.

Efecto de la selección en la calidad del fruto

Como resultado de los dos ciclos de selección, el color de pulpa de los frutos ha experimentado cambios tan favorables; ya que en los frutos evaluados durante el primer año, se encontró que más del 50 % fueron de colores amarillo claro y blanco, los cuales no son muy apreciados en el mercado. Para el segundo año de selección, el 62.9 % de los frutos mostraron colores anaranjado intenso y anaranjado; esto motiva a continuar con el sistema de selección combinada que se ha utilizado. También se tuvo éxito respecto al sabor de pulpa, donde el 68.84 % de los frutos eran insípidos y después de un ciclo de selección esta frecuencia disminuyó hasta el 38.4 % y de manera contraria aumentaron los sabores muy dulce (22.1 %) y dulce (39.5 %).

CONCLUSIONES

Del análisis de los resultados obtenidos bajo las condiciones en que se desarrolló el presente estudio, se llegó a las siguientes conclusiones.

En el primer ciclo de selección se encontró una alta diversidad genética de naturaleza aditiva en todos los caracteres evaluados, tanto cuantitativos como cualitativos, pero esa diversidad disminuyó en el segundo ciclo de selección.

La varianza genética total estuvo determinada principalmente por efectos aditivos de los genes; además, las varianzas de dominancia fueron negativas y altamente significativas en las poblaciones derivadas en cada ciclo

de selección.

La heredabilidad estimada en los caracteres estudiados fluctuó entre 29.2 y 95.4 % en el primer ciclo de selección; en tanto que para el segundo fluctuó entre 28.96 y 88.8 %.

Hubo mayor respuesta esperada a la selección combinada en los caracteres color externo de fruto (2.55) y peso de semilla (154.37) para el primer ciclo de selección; mientras que en el segundo ciclo de selección estos valores disminuyeron, pero aún el carácter peso de semilla fue el de mayor respuesta esperada a la selección (60.94).

Se encontraron correlaciones fenotípicas importantes entre ancho de fruto y grosor de pulpa ($r = 0.48^{**}$) y entre alto y ancho de semilla ($r = 0.3^{**}$), por lo que estas correlaciones pueden ser utilizadas para considerar criterios de selección indirecta.

En calidad de fruto se lograron avances importantes, ya que de predominar el 50 % de frutos con pulpa de color amarillo claro y blanco en el primer ciclo de selección; para el segundo ciclo de selección se encontró que el 62.9 % de los frutos tuvieron colores de pulpa anaranjado intenso y anaranjado. Similar comportamiento se encontró en el sabor de pulpa, al pasar de un 30 a 61 % los sabores muy dulces y dulces de un ciclo de selección al siguiente.

LITERATURA CITADA

- CLEVELAND, D. A.; SOLERI, D.; SMITH, S. E. 1994. Do folk crop varieties have a role in sustainable agriculture? Incorporating folk varieties into the development of locally based agriculture may be the best approach. *BioScience* 44(11): 740-751.
- FALCONER, D. S. 1986. Introducción a la Genética Cuantitativa. Trad. F. Márquez S. Ed. CECSA. 2ª edición. D. F., México. 383 p.
- FRANKEL, O. H.; HAWKES, J. G. 1975. Crop Genetics Resources for Today and Tomorrow. Cambridge University Press. Great Britain. 492 p.
- GOLLIN, D.; SMALE, M. 1999. Valuing Genetic Diversity: Crop Plants and Agroecosystems, pp. 237-266. In: Biodiversity in Agroecosystems. W. W. Collins; C. O. Qualset (eds.). CRC Press LLC. Florida, USA.
- HARDON, J. 1996. Introduction and participatory plant breeding. Proceeding of a Workshop on Participatory Plant Breeding. International Plant Resources Institute. Wageningen, The Netherlands. 15 p.
- HUTTON, M. G.; ROBINSON, R. W. 1992. Gene list for *Cucurbita* spp. Cucurbit Genetics Cooperative Report 15: 102-109.
- HUTTON, M. G.; ROBINSON, R. W. 1996. Update of gene list *Cucurbita* spp. Cucurbit Genetics Cooperative Report 19: 91-92.
- KASRAWI, M. A. 1994. Heterosis and reciprocal differences for quantitative traits in summer squash (*Cucurbita pepo* L.). *Journal Genetic and Breeding* 48: 399-404.
- LIRA S., R. 1995. Estudios Taxonómicos y Ecogeográficos de las Cucurbitaceae Latinoamericanas de Importancia Económica. UNAM. Instituto de Biología. IPGRI. 281 p.
- MÁRQUEZ S., F. 1985. Genotecnia Vegetal. Métodos - Teoría - Resultados. Tomo I Ed. AGT Editor. D. F., México. 359 p.
- MÁRQUEZ S., F.; SAHAGÚN C., J. 1994. Estimation of genetic variances with maternal half-sib families. *Maydica* 39: 197-201.
- MOLINA G., J. D. 1992. Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (algunas implicaciones en genotecnia). Ed. 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.
- PARIS, H. S.; NERSON, H. 1998. Association of seed size and dimensions with fruit shape in *Cucurbita pepo* L., pp. 230-234. In: Cucurbitaceae '98. Evaluation and Enhancement of Cucurbit Germplasm. J. D. McCreight, (ed). 30 November - 4 December, Pacific Grove, California, USA.
- PEÑA L., A. 1998. Parámetros genéticos, respuesta a la selección y heterosis en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Tesis de Doctor en Ciencias con Especialidad en Genética. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 151 p.
- PÉREZ G., M.; MÁRQUEZ S., F.; PEÑA L., A. 1997. Mejoramiento Genético de Hortalizas. Universidad Autónoma Chapingo (UACH). Chapingo, Edo. de México, México. 380 p.
- SAHAGÚN C., J. 1995. Estimación de la varianza ambiental intraparcelar en el Diseño I de Carolina del Norte. *Rev. Fitotecnia Mexicana* 18(2): 107-114.
- SAHAGÚN C., J. 1998. Notas de la cátedra "Genética Cuantitativa", ciclo otoño-invierno. Depto. de Fitotecnica. Universidad Autónoma Chapingo (UACH). Chapingo, Estado de México.
- WEAVER, F. R.; HEDRICK, W. P. 1992. Genetics. Ed. WCB. Second Edition. USA. 649 p.