

LITERATURA CITADA

1. FEUCHT, W. Mineralstoffe in Kurztrieben und Knospen alternierender Apfelbäume. Gartenbauwiss. 31 (2): 245. 1966.
2. JENSEN, W. A. Botanical Histochemistry. San Francisco, Freeman Company. 1962. 408 p.
3. JOHANSEN, D. A. Plant Microtechnique. New York, Mc Graw-Hill. 1940. 523 p.
4. KOBEL, F. Lehrbuch des Obstbaus auf Physiologischer Grundlage. Berlin, Springer Verlag. 1954. 348 p.
5. MUELLER-THURGAU, H., und KOBEL, F. Untersuchungen über den Blüten- und Fruchtsatz unserer Obstäume, Landw. Jb. Schweiz. 1928. 684 p.
6. NOUGAREDE, A., GRIFFORD, E.M. and RONDET, P. Cytological studies of the apical meristem of *Amaranthus retroflexus* under various photoperiodic regimes. Bot. Gaz. 26 (4): 281. 1965.
7. RAUH, W. und REZNIK, H. Histologische Untersuchungen an Blüten- und Infloreszenzachsen. Sitz. ber. Heidelb. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl. 1951. 139 p.
8. ZIEGLER, H. Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. Planta (Berlin). 47: 447. 1956.

Características de emergencia en un cruzamiento dialelo de trigo de invierno (*Triticum aestivum* L.) bajo niveles de temperatura y humedad controlados¹

P.C. Parodi², F.L. Patterson y W.E. Nyquist³.

INTRODUCCION

El trigo de invierno sembrado en otoño en latitudes altas de Norte y Sur América y el trigo de primavera sembrado a fines de otoño en climas mediterráneos, como la zona central de Chile, puede verse sometido durante la germinación a bajos niveles de humedad y temperatura, factores que pueden deteriorar el porcentaje de germinación y la uniformidad de la población. La expresión de vigor híbrido en poblaciones F_1 de trigo ha sido demostrada en varios estudios recientes, señalando significativos efectos de heterobeltiosis en el rendimiento. El trigo híbrido puede presentar otras ventajas además de rendimientos superiores, ya que la expresión del vigor híbrido no necesita estar confinada a los componentes de rendimiento.

Este experimento fue diseñado para estudiar el efecto de un ambiente adverso, temperatura y humedad limitadas, en la velocidad y el porcentaje de germinación de las generaciones F_1 y F_2 de un cruzamiento dialelo entre seis progenitores invernales.

Varios autores han estudiado el efecto de una humedad limitada en la germinación y otras etapas del desarrollo de la planta. Helmerick y Pfeifer (6), usando soluciones de manitol, concluyeron que la germinación y el crecimiento diferencial al estado de plántula estaban bajo control genético más que ambiental. Aamodt y Johnson (1) concluyeron que una mayor velocidad de germinación va asociada con una mayor resistencia a la sequía. Milthorpe (9) demostró que las plántulas de trigo eran resistentes a la sequía desde el embrión hasta que el coleoptilo alcanzaba 3 a 4 mm. de longitud. Parmar y Moore (11) simularon condiciones de sequía mediante soluciones acuosas con presiones osmóticas de 1 a 10 atmósferas; los porcentajes de germinación y el crecimiento posterior de dos lotes de semillas de maíz disminuyeron progresivamente con una mayor presión osmótica. Uhvits (14) informó que la velocidad y el porcentaje de germinación de plántulas de alfalfa disminuían al ser estas expuestas a soluciones de suelo de alta presión osmótica; la germinación fue in-

¹ Contribución de la Estación Experimental de Purdue University, Lafayette, Indiana 47907, USA. Parte de una sección de la tesis presentada por el autor principal en cumplimiento parcial a los requisitos del título de Ph. D. en Purdue University. Journal Paper Nº 3757.
Recepción manuscrito: 15 de septiembre de 1969.

² Anteriormente Rockefeller Fellow, actualmente Ingeniero Agrónomo, Ph. D., Proyecto Trigo, Estación Experimental La Platina, Instituto de Investigaciones Agropecuarias, casilla 5427, Santiago, Chile. Profesor Cátedra Investigación Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Católica de Valparaíso.

³ Profesores de Agronomía, Departamento de Agronomía, Purdue University, respectivamente.

hibida por soluciones de 12 a 15 atmósferas de presión.

Caldwell et al (3) observaron que la variedad de trigo Vermillion (CI 13080) germinaba satisfactoriamente bajo humedad y temperatura reducidas. Morrison (10) estudió el porcentaje y la velocidad de emergencia en las variedades de trigo rojo blando de invierno 'Vermillion' (CI 13080), 'La Porte' (CI 12557), 'Knox' (CI 12798) y 'Séneca' (CI 12529), usando diferentes combinaciones de humedad y temperatura. Los análisis demostraron diferencias significativas para concentraciones, temperaturas y variedades. Al disminuir la humedad del suelo de un tercio a diez atmósferas de tensión, disminuyó el porcentaje de plántulas emergidas. A diez atmósferas de tensión, el más alto porcentaje de emergencia se registró a 10.5°C. Los días promedio a emergencia también aumentaron al disminuir la humedad del suelo de un tercio a diez atmósferas de tensión, indicando una emergencia más lenta con menor humedad. La velocidad de emergencia aumentó al aumentar la temperatura. Los días promedio a emergencia determinaron mayor diferenciación varietal que el porcentaje de emergencia.

MATERIAL Y METODOS

Los genotipos de trigo invernal 'Vermillion' (Vm), 'Séneca' (Se), 'Knox 62' (Knox 62), 'Benhur' (Bhr), 'Arthur' (Atr) y Purdue 5215A1-5-1-8-10 (5215), fueron cruzados en un sistema dialelo. Los progenitores y las generaciones F_1 y F_2 fueron sometidos a 4 combinaciones de tratamientos, 2 niveles de humedad, 3 y 5 atmósferas de tensión y 2 niveles de temperatura, 3.5 y 8.5°C., bajo condiciones ambientales controladas.

Aproximadamente una tonelada de suelo seco al aire se cernió a través de una malla de 2 mm., se secó al horno a 60°C. durante 7 a 10 días y se almacenó a -30°C. en bolsas dobles de polietileno contenidas en tarros metálicos. Los niveles de humedad necesarios para obtener 3 y 5 atmósferas de tensión se determinaron usando un "15 Bar Ceramic Plate Extractor". Los niveles de humedad del suelo se alcanzaron usando el método descrito por Shaw (12) y utilizado posteriormente por Williams (15) y Morrison (10), método que emplea hielo en polvo. El hielo se pulverizó con un molino operado en un ambiente a -18°C. Se pesaron las proporciones correspondientes de suelo y hielo y se mezclaron manualmente en cantidades no superiores a 5 Kg. cada vez; la mezcla se almacenó a -18°C. en las condiciones descritas. Cuatro días antes de sembrar los tarros se transfirieron a un ambiente a

3.5°C. para permitir la homogenización de la mezcla.

La siembra se efectuó en vasos de 250 ml., los que se llenaron con 150 ml. de suelo de la humedad apropiada. En cada vaso se sembraron con los embriones hacia arriba, 10 semillas de cada genotipo (progenitores, F_1 o F_2), las que se cubrieron con 50 ml. de suelo de la misma humedad. Para evitar pérdidas de humedad cada vaso se selló con una hoja doble de polietileno sujeta con una banda elástica. El material fue ubicado en cámaras de ambiente controlado a 3.5 y 8.5°C., sin iluminación, en un diseño de bloques completos al azar con 3 repeticiones.

Los registros de emergencia se iniciaron al romper los coleóptilos la superficie del suelo y se continuaron diariamente hasta que se estabilizó la emergencia, aproximadamente cuando un 95% de las plántulas habían emergido. El número de plántulas emergidas se registró para cada día y se expresó como porcentaje de plántulas emergidas por día. Se computó un índice de emergencia (IE) usando la fórmula

$$IE = \frac{\sum_{i=1}^n p_i d_i}{\sum_{i=1}^n p_i}$$

donde p = proporción de plántulas emergidas un día determinado, y d = número de días después de la siembra. Esta modificación en el método de computar el IE, comparado con el IE usado por Morrison (10), fue diseñada para poder contrastar las diferencias en velocidad de emergencia entre tratamientos. Los genotipos de emergencia rápida se caracterizaron por IE menores que aquellos genotipos de emergencia lenta. Las comparaciones entre genotipos se basaron en análisis de variancia para progenitores y generación F_1 , y para progenitores y generación F_2 para todas las combinaciones de tratamientos, separando los efectos de niveles de temperatura y humedad.

Se analizaron los porcentajes totales de plántulas emergidas para observar si los tratamientos tenían efecto sobre la germinación total. Los porcentajes de plántulas emergidas se transformaron en arcosenos (radianes). Los análisis de variancia fueron idénticos que los descritos para IE.

Los híbridos se compararon con el promedio de los progenitores y con el promedio del mejor progenitor para determinar los porcentajes de heterosis y heterobeltiosis. El mejor progenitor fue el progenitor más alto para porcentaje de emergencia, y el progenitor más bajo para IE. Valores de heterobeltiosis negativos para IE indican que el híbrido emergió antes que el más rápido de sus progenitores. La significancia de los efectos de heterosis y heterobeltiosis

se estimó a través del método de diferencias mínimas significativas.

Los efectos de capacidad combinatoria general (CCG) y capacidad combinatoria específica (CCE) de los progenitores se estimaron usando el análisis de capacidad combinatoria de Griffing (4), método 4 (una serie de F_1 's — sin recíprocos), modelo 1 (modelo fijo — progenitores seleccionados). Se usó para estos análisis un programa de computador diseñado por R. K. Littlewood, S. G. Carmer y C. W. Hittle, Universidad de Illinois.

Para determinar los efectos y las relaciones de dominancia dentro del germoplasma paterino se utilizó el análisis gráfico de Jinks y Hayman (7). Las premisas para el análisis de variancia y covariancia (V_r , W_r), indicadas por Allard (2), son las siguientes: (a) herencia enteramente diploide; (b) progenitores homocigotas; (c) ausencia de efectos maternos; (d) los alelos en loci diferentes distribuidos independientemente en los progenitores; (e) ausencia de interacciones entre alelos en loci independientes; (f) cada loci representado por no más de 2 alelos. El cumplimiento de estas premisas se comprobó efectuando un análisis de variancia sobre los valores de $W_r - V_r$ (W_r menos V_r) calculados para cada uno de los r progenitores de acuerdo a lo propuesto por Hayman (5). La pendiente de la línea de regresión de los gráficos (V_r , W_r) se analizó en cuanto a desviación de pendiente uno con la prueba de "t" descrita por Steel y Torrie (13).

Para determinar la presencia de interacción interalélica se usó el análisis graduado de F_2 propuesto por Mather (8), el que supone que

no hay epistasis si $\frac{1}{4} \bar{P}_1 + \frac{1}{4} \bar{P}_2 + \frac{1}{2} \bar{F}_1 - \bar{F}_2 = 0$. La significancia de las desviaciones de cero se analizaron usando una prueba de t con un error standard compensado:

$$\sigma^2 = (k)^2 \frac{\sigma_b^2}{12} + (k)^2 \frac{\sigma_b^2}{12} + (k)^2 \frac{\sigma_b^2}{12} + (-1)^2 \frac{\sigma_b^2}{12} = \frac{111}{96} \sigma_b^2$$

Se estimó la heredabilidad usando la regresión de la generación más reciente (F_1 o F_2) sobre la generación anterior (promedio de los progenitores), donde heredabilidad = $H = b \pm s_b$. Este método determina heredabilidad en sentido restringido, considerando sólo la parte aditiva de la variancia genética.

RESULTADOS Y DISCUSION

Se computaron los análisis de variancia para índice de emergencia (IE) y porcentaje de emergencia (PE), para progenitores y F_1 , y progenitores y F_2 , considerando las 4 combinaciones de tratamientos. Los cuadrados medios para IE y PE se presentan en los Cuadros 1 y 2, respectivamente. Los cuadrados medios de IE para progenitores y generación F_1 , Cuadro 1, demostraron que los tratamientos eran altamente significativos. Una partición de la suma de cuadrados para tratamientos demostró que las temperaturas eran altamente significativas y que los niveles de humedad no eran significativos, indicando que las diferencias en la velocidad de emergencia entre progenitores y generación F_1 se debían principalmente a efectos de temperatura más bien que a niveles de humedad. La interacción temperatura x niveles

Cuadro 1 — Cuadros medios provenientes de análisis de variancia de tratamientos y genotipos para índice de emergencia (IE), progenitores y generación F_1 , y progenitores y generación F_2 .

Fuente de variación	g.l.	IE	
		Cuadros Medios	
		Progenitores y generación F_1	Progenitores y generación F_2
Bloques	2	16,2940	5.7415
Tratamientos	3	1340.2976**	1123.5876**
Temperaturas (T)	1	4008.2750**	3664.9947**
Niveles de humedad (H)	1	2.3490	1.3333
T x H	1	10.2689	4.4348
Error a	6	4.4749	3.7250
Genotipos (G)	20	3.5184**	5.0121**
Tratamientos x G	60	1.1695	1.6630
T x G	20	0.7553	1.3248
H x G	20	1.1610	1.5887
T x H x G	20	1.5923	2.0774
Error b	160	1.5108	1.6470

** Significativo al nivel de .01.

de humedad no fue significativa. Los cuadrados medios de genotipos fueron altamente significativos, señalando diferencias en las velocidades de emergencia de estos genotipos. Ninguna de las interacciones entre tratamientos y genotipos fue significativa. El análisis de progenitores y generación F_2 produjo resultados comparables. Los tratamientos fueron altamente significativos, pero dentro de tratamientos sólo fueron altamente significativas las temperaturas. Los genotipos fueron altamente significativos, pero no fueron significativas las interacciones tratamientos x genotipos.

Los cuadrados medios de PE, Cuadro 2, para progenitores y F_1 fueron altamente significativos para tratamientos, y dentro de tratamientos sólo temperaturas fueron altamente significativas. Esto recalca el hecho que, dentro de las condiciones de este experimento y este germoplasma, el principal efecto sobre el PE debe ser atribuido a diferencias de temperatura. Los genotipos fueron altamente significativos, indicando un PE diferencial entre estos genotipos. Ninguna de las interacciones tratamientos x genotipos fue significativa. La situación se alteró al analizar progenitores y generación F_2 . Los cuadrados medios para tratamientos fueron altamente significativos, como asimismo los cuadrados medios para temperaturas y niveles de humedad. No hubo interacción significativa entre temperaturas y niveles de humedad. Los genotipos fueron altamente significativos. Todas las interacciones entre tratamientos y genotipos fueron significativas, indicando que progenitores y generación F_2 variaban en su respuesta a estos tratamientos de acuerdo a los niveles de temperatura y humedad.

Heterosis y heterobeltiosis

Heterosis, o porcentaje de aumento de la generación heterocigota sobre el promedio de los progenitores, y heterobeltiosis, o porcentaje de aumento de la generación heterocigota sobre el mejor progenitor del cruzamiento, se presentan en el Cuadro 3 para IE y PE.

El porcentaje de heterosis para IE tuvo un rango en el F_1 de -7.72 a 1.10% con un promedio de -3.39% ; 13 de las 15 progenies tuvieron IE más bajos que el promedio de los respectivos progenitores, 5 de ellos significativamente más bajos. En el F_2 , el porcentaje de heterosis para IE tuvo un rango de -8.60 a 0.78% , con un promedio de -3.95% ; 14 progenies tuvieron IE más bajos que el promedio de sus progenitores, 4 de ellos significativamente más bajos. El porcentaje de heterobeltiosis para IE tuvo en el F_1 un rango de -7.23 a 1.49% , con un promedio de -2.26% ; 12 progenies emergieron más rápido que el más rápido de sus respectivos progenitores, pero sólo 1 fue significativamente más rápida). En el F_2 el porcentaje de heterobeltiosis para IE tuvo un rango de -8.44 a 1.42% , con un promedio de -2.81% ; 12 progenies tuvieron IE más bajos que sus mejores progenitores, 3 significativamente más bajos.

Un aspecto interesante de la velocidad de emergencia dentro de este germoplasma, al comparar las generaciones F_1 y F_2 , es la similitud en el comportamiento de ambas generaciones, las que fueron generalmente superiores al promedio de sus respectivos progenitores y al comportamiento de su mejor progenitor. No hubo, sin embargo, disminución en la heterosis o

Cuadro 2 — Cuadrados medios provenientes de análisis de variancia de tratamientos y genotipos para porcentaje de emergencia (PE), progenitores y generación F_1 , y progenitores y generación F_2 .

Fuente de variación	g.l.	PE	
		Cuadrados medios	
		Progenitores y generación F_1	Progenitores y generación F_2
Bloques	2	0.01758	0.04797
Tratamientos	3	0.87774**	0.69756**
Temperaturas (T)	1	2.54643**	1.48859**
Niveles de humedad (H)	1	0.08010	0.60214**
T x H	1	0.00670	0.00194
Error a	6	0.05724	0.04097
Genotipos (G)	20	0.13635**	0.19159**
Tratamientos x G	60	0.04669	0.09029**
T x G	20	0.05848	0.13628**
H x G	20	0.03899	0.06143*
T x H x G	20	0.04259	0.07315**
Error b	160	0.04555	0.03578

*, ** Significativo al nivel de .05 y .01, respectivamente.

Cuadro 3 — Porcentajes de heterosis y heterobeltiosis en las generaciones F_1 y F_2 para índice de emergencia (IE) y porcentaje de emergencia (PE).

Genotipo	% heterosis				% heterobeltiosis			
	IE		PE		IE		PE	
	F_1	F_2	F_1	F_2	F_1	F_2	F_1	F_2
Vm x Se	-7.72**	-4.83	12.84	24.55**	-7.23**	-4.32	12.11	32.74**
Vm x Knox 62	-3.90	-8.58**	15.98*	25.94**	-3.76	-8.44**	13.32	23.05**
Vm x Bhr	-4.20	-5.92*	15.80*	9.00	-4.06	-5.79*	8.51	2.14
Vm x Atr	-6.98**	-7.93**	21.07**	25.60**	-4.09	-5.06	17.90**	22.32**
Vm x 5215	-2.77	-8.60**	18.07**	20.74**	-2.08	-7.89**	17.02*	19.67**
Se x Knox 62	-1.64	-2.31	17.55**	13.06*	-1.26	-1.93	14.13*	9.77
Se x Bhr	1.10	-1.84	4.70	6.44	1.49	-1.45	-1.29	0.35
Se x Atr	-5.38*	-5.26	19.84**	10.34	-2.97	-2.85	16.07*	6.86
Se x 5215	-3.89	-2.76	21.27**	17.00**	-3.66	-2.53	20.88**	16.62**
Knox 62 x Bhr	-1.77	-0.12	11.15	11.38	-1.77	-0.11	10.30	2.14
Knox 62 x Atr	-5.27*	-4.95	11.17	10.83	-2.48	-2.14	10.79	10.45
Knox 62 x 5215	-2.29	0.78	20.39**	4.31	-1.68	1.42	16.62*	1.04
Bhr x Atr	-5.70*	-2.06	10.63	5.55	-2.91	0.83	1.21	-3.44
Bhr x 5215	0.57	-2.86	9.91	-13.56*	1.21	-2.24	3.86	-18.32**
Atr x 5215	-0.98	-1.97	9.81	26.20**	1.39	0.28	6.02	21.84**
Promedio	-3.39	-3.95	14.67	13.16	-2.26	-2.81	11.16	8.54

* ** Significativo al nivel de .05 y .01, respectivamente.

heterobeltiosis en las poblaciones F_2 al compararlas con las poblaciones F_1 , como podría esperarse en base a una mayor homocigosis.

La heterosis para PE, calculada sobre valores transformados a arcosenos, tuvo en el F_1 un rango de 4.70 a 21.27%, con un promedio de 14.67%; todas las progenies emergieron mejor que el promedio de sus progenitores, 8 significativamente mejor. La heterosis para PE en el F_2 tuvo un rango de -13.56 a 26.20%, con un promedio de 13.16%; 14 progenies tuvieron un PE superior al promedio de sus progenitores, 7 significativamente superior. Un genotipo fue significativamente más bajo. El porcentaje de heterobeltiosis para PE en el F_1 tuvo un rango de -1.29 a 20.88%, con un promedio de 11.16 por ciento; 14 progenies tuvieron un PE superior al mejor de sus progenitores, 6 significativamente superior. En el F_2 el porcentaje de heterobeltiosis para PE tuvo un rango de -18.32 a 23.74%, con un promedio de 8.54%; 13 progenies tuvieron un PE superior al mejor de sus progenitores, 6 significativamente superior. Un genotipo fue significativamente inferior.

Tal como para velocidad de emergencia, el comportamiento de las generaciones F_1 y F_2 fue similar en cuanto a PE y, aunque se produjo una disminución en los valores promedios, ésta fue menor a lo que se podría esperar en base a mayor homocigosis.

Capacidad combinatoria

Los cuadrados medios de CCG y CCE para IE y PE, estimados en base a las generaciones F_1 y F_2 , se presentan en el Cuadro 4. Los cua-

drados medios de CCG para IE fueron altamente significativos en ambas generaciones; los cuadrados medios para CCE no fueron significativos en F_1 ni en F_2 . La mayor proporción de efectos de CCG sobre CCE sugiere que una parte importante de la variabilidad genética que controla la velocidad de emergencia en este germoplasma depende de acción génica aditiva. En el análisis de PE los cuadrados medios de CCG y CCE no fueron significativos en la generación F_1 . En la generación F_2 , sin embargo, los cuadrados medios de CCG y CCE fueron altamente significativos, indicando que la expresión de este carácter en la generación F_2 de este germoplasma parece estar bajo control de acción génica aditiva y de interacciones intra e interalélicas.

Cuadro 4 — Cuadrados medios de capacidad combinatoria general (CCG) y capacidad combinatoria específica (CCE) para índice de emergencia (IE), y porcentaje de emergencia (PE), generaciones F_1 y F_2 .

Generación	Fuente de variación	g.l.	Cuadrados medios	
			IE	PE
F_1	CCG	5	0.38574**	0.00392
	CCE	9	0.13844	0.00348
	Residuo	160	0.12590	0.00379
F_2	CCG	5	0.79290**	0.01581**
	CCE	9	0.11827	0.01044**
	Residuo	160	0.13725	0.00298

** Significativo al nivel de .01.

Se estimaron los efectos individuales de CCG de cada progenitor para ambos caracteres, Cuadro 5. Los progenitores Benhur, Arthur y Purdue 5215 presentaron efectos positivos de CCG para IE en el F_1 ; los progenitores Vermillion, Séneca y Knox 62 presentaron efectos negativos de CCG. El más alto efecto positivo de CCG correspondió a Purdue 5215; Vermillion tuvo el más alto efecto negativo de CCG, tanto en la generación F_1 como en la F_2 . Los restantes 5 genotipos tuvieron efectos positivos de CCG en el F_2 . En el análisis de PE, 4 progenitores, Vermillion, Séneca, Benhur y Purdue 5215, presentaron efectos positivos de CCG en el F_1 ; sólo Vermillion y Séneca tuvieron efectos positivos de CCG en el F_2 .

Cuadro 5 — Estimaciones de efectos de capacidad combinatoria general (CCG) para índice de emergencia (IE) y porcentaje de emergencia (PE), generaciones F_1 y F_2 .

Progenitor	IE		PE	
	F_1	F_2	F_1	F_2
Vm	-0.5458	-0.8942	0.0242	0.1151
Se	-0.0737	0.0818	0.0073	0.0196
Knox 62	-0.0191	0.0995	-0.0313	-0.0377
Bhr	0.2067	0.2108	0.0237	-0.0600
Atr	0.0701	0.2978	-0.0468	-0.0042
5215	0.3617	0.2043	0.0229	-0.0329
ES [†]	0.2509	0.2620	0.0436	0.0386

[†] Error standard de la diferencia entre 2 efectos.

Acción génica

El grado de dominancia y las relaciones de dominancia de los progenitores fueron estimados para IE y PE, en base a datos F_1 , considerando todos los tratamientos, usando el análisis de Jinks y Hayman (7), Figuras 1 y 2. En los gráficos de variancia y covariancia (V_r , W_r), los puntos que representan a la descendencia de cada progenitor deben distribuirse a lo largo de una línea de regresión de pendiente uno. La prueba de "t" indicó que la pendiente de las líneas de regresión de los gráficos (V_r , W_r), para IE y PE, respectivamente, no se diferenciaban significativamente de pendiente uno.

El gráfico de (V_r , W_r) para IE, Figura 1, una línea de regresión de pendiente 0.700, significativamente bajo el origen, sugiere que efectos génicos de sobredominancia controlan la expresión de este carácter en este germoplasma. Knox 62 parece ser el más dominante de estos genotipos y Arthur el más recesivo.

El gráfico de (V_r , W_r) para PE, Figura 2, con una línea de regresión de pendiente 0.714,

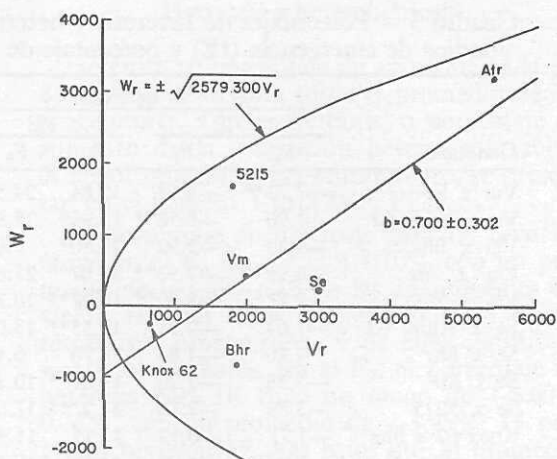


Figura 1 — Gráfico de variancia y covariancia para índice de emergencia.

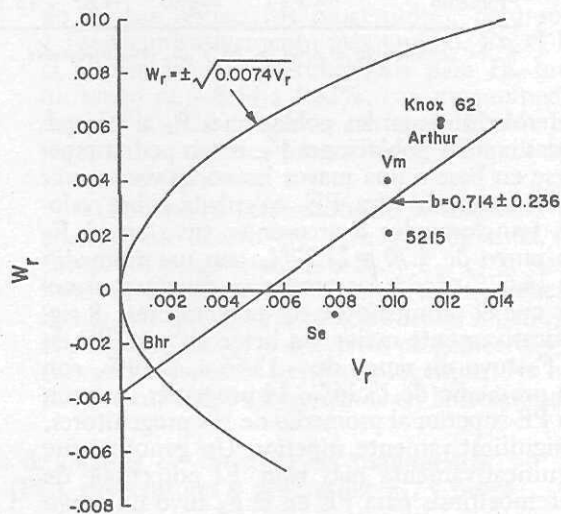


Figura 2 — Gráfico de variancia y covariancia para porcentaje de emergencia.

significativamente bajo el origen, también indica que la expresión de este carácter está controlada, dentro de este germoplasma, por efectos de sobredominancia. Benhur parece ser el más dominante de estos genotipos y Knox 62 y Arthur los más recesivos.

Interacción interalélica

La información proporcionada por el análisis gráfico de Jinks y Hayman, Figuras 1 y 2, sugiere la posible presencia de efectos de sobredominancia. Dados que estos efectos pueden deberse en parte a interacciones interalélicas, se usó el análisis graduado de F_2 de Mather (8) para determinar epistasis; las desviaciones de

cero se indican en el Cuadro 6. Cuatro familias presentaron desviaciones significativamente diferentes de cero para IE. Para PE, 6 familias presentaron desviaciones significativas; 4 de éstas fueron las mismas que demostraron interacción complementaria para IE. Es aparente, en consecuencia, que la expresión de estos caracteres dentro de este germoplasma, está en parte controlada por interacción interalélica.

Cuadro 6 — Estimaciones de interacción interalélica (desviaciones de cero) usando la prueba graduada de F_2 de Mather.

Genotipo	Desviaciones de cero	
	IE	PE
Vm x Se	0.989*	0.233**
Vm x Knox 62	1.228**	-0.215**
Vm x Bhr	0.708	0.014
Vm x Atr	0.846**	-0.179**
Vm x 5215	1.347**	-0.145*
Se x Knox 62	0.242	-0.051
Se x Bhr	0.308	-0.054
Se x Atr	0.358	-0.005
Se x 5215	0.018	-0.079
Knox 62 x Bhr	-0.143	-0.074
Knox 62 x Atr	0.441	-0.061
Knox 62 x 5215	-0.361	-0.071
Bhr x Atr	-0.149	-0.003
Bhr x 5215	0.587	0.245**
Atr x 5215	0.292	-0.256**
ES ⁺	0.42534	0.06826

+ Error standard compensado.

Heredabilidad

Los valores de heredabilidad en sentido restringido, estimados por regresión, se indican en el Cuadro 7. La estimación de heredabilidad para IE fue baja en el F_1 y alta en el F_2 . Para PE, las estimaciones de heredabilidad fueron intermedias y consistentes en el F_1 y F_2 . Esta información sugiere que la parte aditiva de la variabilidad genética, en la expresión de estos dos caracteres, es aparentemente restringida. Es posible, además, que la porción ambiental de la variabilidad sea significativa. Desde este aspecto, el promedio de los progenitores parece no constituir una base adecuada para predecir el comportamiento de la descendencia en cuanto a velocidad y porcentaje de emergencia.

Cuadro 7 — Estimaciones de heredabilidad en sentido restringido para índice de emergencia (IE) y porcentaje de emergencia (PE) en las generaciones F_1 y F_2 .

Caracter	Heredabilidad en sentido restringido	
	F_1	F_2
IE	0.381 $\pm$ 0.497	0.918 $\pm$ 0.586
PE	0.512 $\pm$ 0.292	0.463 $\pm$ 0.585

* $H = b \pm s_b$

DISCUSION GENERAL

Las generaciones F_1 y F_2 de este cruzamiento dialelo demostraron tener la potencialidad de emerger más rápido y en mayor número que sus progenitores al ser sometidas a condiciones ambientales adversas. Esto sugiere que la condición heterocigota de estas poblaciones les confiere una mayor capacidad de adaptación a ambientes extremos. Los análisis indicaron que se producía una mayor diferenciación entre progenitores y descendencia al variar la temperatura que al modificar el nivel de humedad. Es posible que los niveles de humedad usados en este experimento no fueran lo suficientemente críticos como para ocasionar una diferenciación significativa.

Los análisis de capacidad combinatoria señalaron, con una excepción, predominancia de acción génica aditiva sobre acción génica no aditiva. A través del análisis de Jinks y Hayman, sin embargo, se detectó la presencia de sobre-dominancia, la que es usualmente asociada con interacciones intraalélicas e interalélicas. El análisis de Mather estimó una cierta proporción de epistasis, lo que es consistente con la interpretación de los gráficos de variancia y covariancia. En apariencia, el poder del análisis de capacidad combinatoria de Griffing sería inferior al de los análisis de Jinks y Hayman y Mather, para detectar interacciones génicas dentro de este germoplasma. Los valores de heredabilidad en sentido restringido fueron en general bajos, lo que sugiere que la parte aditiva de la acción génica puede ser limitada, o que el componente ambiental de la variancia puede afectar la expresión de estos caracteres. Existe finalmente evidencia de que ciertos factores de origen materno, como tamaño de la semilla, pueden influir drásticamente en la expresión de caracteres de plántula como los analizados en este estudio.

RESUMEN

Los genotipos de trigo blando rojo invernol 'Vermillion', 'Séneca', 'Knox 62', 'Benhur', 'Arthur', y Purdue 5215, fueron cruzados en un sistema dialelo para estimar vigor híbrido y acción génica en las generaciones F_1 y F_2 sometidas a condiciones de emergencia desfavorable.

Los progenitores y las generaciones F_1 y F_2 fueron expuestos a 2 niveles de temperatura, 3.5 y 8.5°C., y 2 niveles de humedad, 3 y 5 atmósferas de tensión, para determinar velocidad y porcentaje de emergencia. Los híbridos F_1 y F_2 emergieron más rápido y en mayor número que el promedio de los progenitores y que el mejor progenitor de los respectivos cruzamientos. La expresión de estos dos caracteres parece estar controlada por efectos génicos aditivos, y aditivos y no aditivos. Se detectó sobredominancia y cierta interacción complementaria. Las estimaciones de heredabilidad en sentido restringido para velocidad de emergencia, fueron bajas en F_1 y altas en F_2 ; para porcentaje de emergencia la heredabilidad fue intermedia y consistente en ambas generaciones.

SUMMARY

The soft red winter wheat genotypes 'Vermillion', 'Séneca', 'Knox 62', 'Benhur', 'Arthur' and Purdue 5215 were crossed in a diallel system to estimate hybrid vigor and gene action in the F_1 and F_2 generations subjected to emergence under stress conditions.

Parents, F_1 's and F_2 's were exposed to 2 levels of temperature, 3.5 and 8.5°C., and 2 levels of moisture, 3 and 5 atmospheres of tension, to determine rate of emergence and percent emergence. F_1 and F_2 generation hybrids emerged faster and better than mid-parents and better parents. Additive, and additive and non-additive effects controlled the expression of these 2 characters. Overdominance, and a degree of complementary interaction were detected. Narrow sense heritabilities for emergence rate were low in F_1 and high in F_2 ; the estimates were intermediate and consistent for percent emergence in both generations.

LITERATURA CITADA

1. AAMODT, O.S. and JOHNSON, W.H. Studies on drought resistance in spring wheat. Can. J. Res. 14: 122-151. 1936.
2. ALLARD, R.M. Biometrical approach to plant breeding. In Brookhaven Symposia in Biology N° 9. Genetics in Plant Breeding. 1956. pp. 69-88.
3. CALDWELL, R. M., COMPTON, L. E., SCHAFER, J. F., and PATTERSON, F. L. Knox and Vermillion; early maturing soft red winter wheats. Purdue Univ. Agr. Exp. Sta. Res. Bul. 680. 1959. 20 p.
4. GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. Biol. Sci. 9: 463-493. 1956.
5. HAYMAN, B. I. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39: 789-809. 1954.
6. HELMERICK, R. H., and PFEIFER, R. P. Differential varietal responses of winter wheat germination and early growth to controlled limited moisture conditions. Agron. J. 46: 560-562. 1954.
7. JINKS, J. L., and HAYMAN B. I. The analysis of diallel crosses. Maize Genetics Cooperative Newsletter 27: 48-54. 1953.
8. MATHER, R. Biometrical Genetics. Dover Pub. Inc. 1949. 158 p.
9. MILTHORPE, F. L. Changes in drought resistance of wheat seedlings during germination. Ann. Bot. 14: 79-89. 1950.
10. MORRISON, K. J. Interrelationship of drought and cold tolerance in common red winter wheat (*Triticum aestivum* L.) Ph. D. Thesis, Department of Agronomy, Purdue University. 1967. 86 p.
11. PARMAR, M. T. and MOORE R. P. Effects of simulated drought by polyethylene glycol solutions on corn (*Zea mays* L.) germination and seedling development. Agron. J. 58: 391-392. 1966.
12. SHAW, E. A new soil moisturizing technique. Soil Sci. 65: 347-348. 1948.
13. STEEL, R. G. D. and TORRIE J. H. Principles and Procedures of Statistics. New York. Mc Graw Hill. 1960. 481 p.
14. UHVITS, R. Effect of osmotic pressure on water absorption and germination of alfalfa seeds. Am. J. Bot. 33: 278-285. 1946.
15. WILLIAMS G. G. A study of the effects of soil moisture upon plant growth and phosphorus uptake. Ph. D. Thesis, Department of Agronomy, Purdue University. 1954. 92 p.