

Vigor híbrido, capacidad combinatoria y acción génica en seis genotipos de trigo (*Triticum aestivum* L.), para rendimiento y componentes de rendimiento¹

Carol Müller T.², René Cortázar S.³, Patricio C. Parodi⁴ y Pablo Alvarado V.⁵

INTRODUCCION

La utilización del vigor híbrido en la formación de variedades comerciales de trigo híbrido

¹Parte de la tesis presentada a la Escuela de Agronomía de la Universidad de Chile por Carol Müller T. como uno de los requisitos para optar al título de Ingeniero Agrónomo.

Recepción manuscrito: 18 de mayo de 1971.

²Ing. Agr. Dirección actual: Dicksons of Hawlmark, County Down, Newtownards, Northern Ireland.

³Ing. Agr. Ph. D., Jefe Proyecto Cereales, Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Casilla 5427, Santiago, Chile.

⁴Ing. Agr. Ph. D., Proyecto Cereales, Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Casilla 5427, Santiago, Chile.

⁵Ing. Agr. M. S., Profesor Ayudante de las Cátedras de Genética y de Mejoramiento de Plantas, Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Casilla 1004, Santiago, Chile.

do es un tema que constituye un desafío para las instituciones dedicadas a la investigación genética, abriendo una gama de problemas científicos que deben ser estudiados.

La principal consideración al desarrollar variedades de trigo híbrido es aumentar los rendimientos. El costo adicional de producir semilla híbrida puede no justificarse si el híbrido no rinde significativamente más que su mejor progenitor, o por sobre el mejor genotipo en su área de adaptación (16).

Para producir variedades híbridas es necesario conocer una serie de aspectos genéticos y fisiológicos relativos a los sistemas que controlan el rendimiento y sus componentes principales, de manera de poder aprovechar con un máxi-

mo de eficiencia el germoplasma de que se dispone. En este estudio se investigó la magnitud de la heterosis y heterobeltiosis expresada en el rendimiento y componentes de rendimiento en la generación F_1 de un cruzamiento dialélico entre seis genotipos de trigo de hábito primaveral, la capacidad combinatoria de estos genotipos, y el tipo de acción génica que controla cada uno de los caracteres estudiados.

REVISION DE LITERATURA

Una revisión realizada por Parodi (15) en 1966 resume los porcentajes de heterosis y heterobeltiosis determinados en trigo por diferentes investigadores, la que ha sido actualizada en el Cuadro 1.

Cuadro 1.- Magnitud de vigor híbrido en el rendimiento de la generación F_1 en cruzamientos de trigo.

AUTOR	PORCENTAJE DE HETEROSIS	PORCENTAJE DE HETEROBELTIOSIS
Cho y Chiang	88,0	
Harrington	52,0 a 64,0	
Knott	3,6 a 22,5	
Knott	8,5 a 33,5	
Vaenica	72,0	
Sikka <i>et al.</i>	131,4	84,0
Lupton		44,0
Narvaez y Rodríguez		13,83 a 46,9
Narvaez y Rodríguez		9,40 a 39,6
Boyce		32,7
Shebeski (13)		-28,0 a 26,0
Widner y Lebsock (24)		81,0 a 184,0
Ramírez (18)	81,1 a 163,5	52,2 a 116,0
Parodi (16)	-3,4 a 39,8	-22,65 a 22,6
Parodi ¹	37,3 a 67,9	27,14 a 64,6

¹Parodi, P. C. Datos no publicados.

Las amplitudes de heterobeltiosis son aceptables como valores absolutos, manifestándose consistentemente el vigor híbrido en la generación F_1 , con una tendencia favorable a magnitudes positivas respecto al mejor progenitor de una cruce determinada.

Se han realizado varios estudios destinados a determinar los efectos de capacidad combinatoria general (CCG) y capacidad combinatoria específica (CCE) en trigo.

Bitzer (2) señaló que para rendimiento la CCG fue significativa en un cruzamiento dialélico entre seis progenitores invernales y la CCE fue significativa en otro cruzamiento dialélico entre ocho progenitores invernales. Bitzer, Patterson y Nyquist (3) indican que la CCE fue

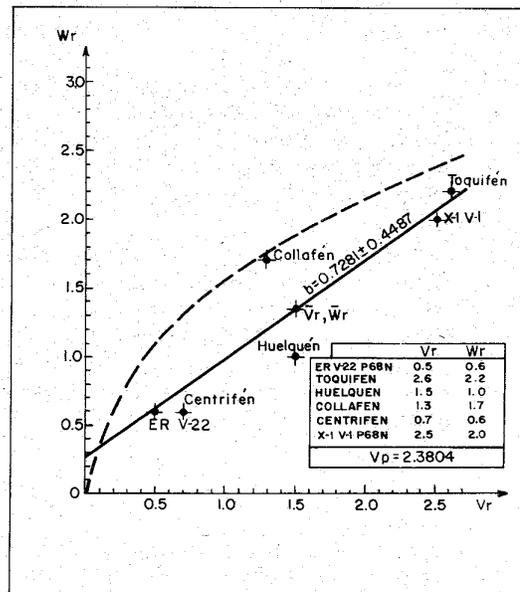


Figura 1.- Gráfico de varianza y covarianza para rendimiento.

significativa para rendimiento y peso de los granos, entre otras variables. Whitehouse, Thompson y Do Valle Ribeiro (25) asociaron peso de los granos con efectos significativos de CCE. Por otra parte, los efectos de CCE fueron bajos para componentes de rendimiento en el experimento de Kronstad y Foote (14). Johnson y Schmidt (13) citan a Larrea, quien encontró varianzas de CCE altamente significativas para peso de los granos, número de granos por espiga y rendimiento. Parodi (16) observó que los cuadrados medios de CCE fueron significativos para rendimiento, granos por espiga y peso de los granos, en la generación F_1 de un cruzamiento dialélico entre seis progenitores invernales.

Sprague y Tatum (20), Falconer (4) y Hayman (8) indican que la varianza de CCG está asociada principalmente a acción génica aditiva, mientras que la varianza de CCE es causada por acción génica no aditiva y por interacciones interalélicas. Según Upadhyaya y Rasmussen (23) los componentes de varianza de CCG y CCE tiene una expresión más real cuando se usa un modelo aleatorio; sin este requisito, sin embargo, los parámetros así obtenidos proveen información útil.

Whitehouse, Thompson y Do Valle Ribeiro (25) en un estudio basado en cuatro variedades de trigo primaveral, detectaron dominancia parcial controlando espigas por planta, granos

por espiga y peso de los granos, y observó efectos de sobredominancia controlando rendimiento. Parodi (16) determinó dominancia parcial controlando la expresión de número de espigas por planta, granos por espiga y peso de los granos en un cruzamiento dialelo de trigo de invierno y sobredominancia controlando el rendimiento en grano. Hsu y Walton (9) observaron sobredominancia en número de espigas por planta, dominancia total para rendimiento por planta y dominancia parcial para número de granos por espiga y peso de 1000 granos.

MATERIAL Y METODO

El material de investigación estuvo constituido por seis genotipos primaverales; cuatro variedades comerciales, "Centrifén", (Ctf); "Collafén", (Clf); "Huelquén", (Hq), y "Toquifén", (Tqf), y dos líneas experimentales [Vogel 8058 x (Africa - Mayo)²] (ER V-22), y [(Mayo 54 - Norín 10/Yaqui 50 x Kenya - Lincoyán) x (Timstein/Chinese 166 x Kenya Farmer x Lee - Newthatch)] (X-1 V-1), genotipos que fueron cruzados en un sistema dialelo.

El ensayo se sembró en la Estación Experimental La Platina del Instituto de Investigaciones Agropecuarias durante la temporada 1969-70. Los seis progenitores y los 15 híbridos F₁ se sembraron en diseño de bloques de aleatorización completa con muestreo, con cuatro repeticiones, en surcos de 100 cm espaciados a 30 cm. Cada surco contenía 24 individuos de un mismo genotipo paterno o híbrido F₁. Las diferencias entre tratamientos se compararon mediante la nueva prueba de rango múltiple de Duncan (21).

Los caracteres medidos en cada una de las 15 plantas centrales de cada surco, en el momento de la madurez fisiológica, fueron los siguientes: rendimiento por planta, expresado en gramos por planta; número de espigas fértiles; peso de los granos, promedio de 200 granos de cada planta, y número de granos por espiga, valor obtenido de la relación rendimiento dividido por el producto de número de espigas por planta por peso promedio de los granos.

Los híbridos se compararon con el valor promedio de los progenitores (heterosis) y con el valor del mejor progenitor del cruzamiento específico (heterobeltiosis), para determinar la magnitud de los efectos de estos parámetros. La significación de heterosis y heterobeltiosis se estimó a través del método de diferencias mínimas significativas (21).

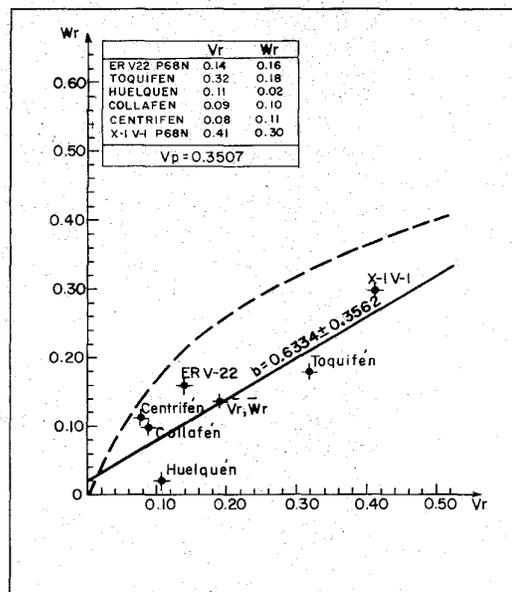


Figura 2.- Gráfico de varianza y covarianza para número de espigas por planta.

Con los promedios de los 15 tratamientos se efectuó un análisis de capacidad combinatoria por variable, de acuerdo al método 4, modelo 1, propuesto por Griffing (6), el cual considera los F₁ directos solamente y constantes los efectos de bloques y genotipos. El programa de computación fue adaptado por R. Barnier¹, programado en FORTRAN IV y procesado en un computador IBM 360-40 del Centro de Computación de la Universidad de Chile.

El análisis de acción génica se realizó de acuerdo al método gráfico de Jinks y Hayman (7) (8) (10) (12), determinándose la varianza (V_r) y covarianza (W_r) del dialelo según la notación utilizada por Hayman (8). La varianza de las variables de la diagonal llamada también varianza de la diagonal y/o varianza de los progenitores, se estimó como sigue: $V_p = [\sum (x_{ii})^2 - (X_{ii})^2/p] / p - 1$, siendo $X_{ii} = \sum x_{ii}$. La varianza de las familias de la r-ava columna, incluyendo el progenitor común, llamada varianza de la descendencia de un progenitor se estimó mediante la fórmula: $V_r = [\sum (x_i)^2 - (X_i)^2/p] / p - 1$ siendo $X_i = \sum x_{ij}$ incluyendo el padre constante. La covarianza entre las familias de la r-ava columna y sus progenitores no recurrentes, llamada co-

¹Ing Agr, Proyecto Estadística, Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Casilla 5427, Santiago, Chile.

varianza de la descendencia de cada grupo de progenitores con el progenitor no recurrente es $W_r = [\sum (x_{ij} x_{ii}) - (X_{ij} X_{ii})/p] / p - 1$. La parábola limitante se obtuvo mediante la fórmula $W_r^2 = V_p V_r$, y señala el límite de la zona de distribución de los genotipos progenitores del dialelo.

Estimados los valores V_p , V_r , y W_r se elaboró un gráfico de dispersión para el carácter en estudio, cuya línea de regresión obtenida por el método de mínimos cuadrados cumple con la función lineal $W_r = a + bV_r$.

La línea de regresión debe tener una pendiente igual a uno ($b = 1$), producto de la relación de las comparaciones entre cada progenitor con su progenie (V_r) y de todos los genotipos con cada una de las progenies del progenitor que se está comparando (W_r). Una desviación significativa de la pendiente uno (45 grados) podría indicar: a) interacción de algunos grupos de padres constantes; b) que el componente varianza ambiental es fuerte, y c) la presencia de efectos maternos, lo que haría dudosa la interpretación del gráfico.

Cuadro 2.- Cuadrados medios provenientes de análisis de varianza para rendimiento, número de espigas por planta, número de granos por espiga, y peso de los granos.

FUENTE DE VARIACION	G. L.	CUADRADOS MEDIOS			
		RENDIMIENTO	ESPIGAS POR PLANTA	GRANOS POR ESPIGA	PESO DE LOS GRANOS
Tratamientos	14	112,34**	14,17*	453,66**	6,05**
Bloques	3	6,52	18,60	371,38*	2,60*
Error experimental	42	24,65	7,38	112,48	0,88
Error de muestreo	840	11,99	3,11	51,88	0,59

*Significativo al nivel de 0,05.

**Significativo al nivel de 0,01.

El estimador ponderado de los promedios en cuanto a efectividad y grado de dominancia está dado por la posición de la línea respecto al origen en la coordenada (a). Si la línea de regresión no se desvía significativamente del origen se supone que el carácter está controlado por efectos de dominancia total; si se desvía significativamente hacia arriba del origen se asume que el carácter es controlado por dominancia parcial, y si se desvía significativamente bajo el origen el carácter es controlado por efectos de sobredominancia. Las desviaciones fueron estimadas mediante la prueba de "t" para regresión simple (19).

La posición de los estimadores de los progenitores y su progenie, puntos (V_r , W_r) a lo largo de la línea de regresión, representan el grado de dominancia del progenitor que es constante en un grupo. Cuando la dispersión de los progenitores es hacia el centro de la línea, próximo al punto promedio (\bar{V}_r , \bar{W}_r), indica que los genotipos dominantes o recesivos extremos aparentemente no están presentes dentro del grupo. Una ubicación cerca del origen de las coordenadas indica que el genotipo tiene efectos dominantes en el carácter que se está estu-

diando; si la ubicación de los genotipos es cerca del punto de interacción de la línea de regresión y la parábola limitante se puede suponer la presencia de genes recesivos en esos progenitores.

RESULTADO Y DISCUSION

El análisis de varianza para tratamientos indicó existencia de diferencias altamente significativas ($P < 0,01$) para rendimiento, granos por espiga y peso de los granos y diferencias significativas ($P < 0,05$) para espigas por planta, Cuadro 2. Dado que existen diferencias genotípicas en los caracteres se justificó realizar el análisis de capacidad combinatoria.

Grafius (5) postula que el rendimiento es el volumen de un paralelepípedo (W) cuyas aristas están constituidas por el número de espigas por planta (X), número de granos por espiga (Y), y peso de los granos (Z), llamados componentes principales de rendimiento (17). En el Cuadro 3 se presentan los valores obtenidos para rendimiento y componentes de rendimiento, comparados mediante la nueva prueba de rango múltiple de Duncan. Los más altos valores de

Cuadro 3.- Prueba de comparaciones múltiples de promedios de rendimiento y componentes de rendimiento en progenitores e híbridos F₁.

GENOTIPOS	RENDIMIENTO (GR)	NUMERO DE ESPIGAS POR PLANTA	NUMERO DE GRANOS POR ESPIGA	PESO DE 100 GRANOS (GR)
ER V-22	8,80abc ¹	6,60 a	43,44 abc	3,07 cd
Tqf	5,08 fg	5,75 abcd	34,31 f	2,54 f
Hq	7,33 cde	5,95 abcd	37,93 def	3,23 abc
Cllf	4,62 g	4,96 d	43,06 abc	2,13 g
Ctf	7,05 cde	5,38 bed	40,73 bede	3,25 abc
X-1 V-1	6,26 efg	5,20 d	43,85 abc	2,62 f
ER V-22 x Tqf	8,43 abcd	6,46 ab	38,06 def	3,34 abc
ER V-22 x Hq	9,48 ab	6,20 abc	42,23 abcd	3,58 a
ER V-22 x Cllf	7,51 cde	5,55 abcd	42,83 abc	3,13 bc
ER V-22 x Ctf	8,92 abc	6,01 abcd	41,42 bede	3,53 ab
ER V-22 x X-1 V-1	9,59 ab	6,36 abc	46,06 a	3,19 abc
Tqf x Hq	8,03 abede	6,26 abc	37,34 ef	3,44 abc
Tqf x Cllf	5,03 fg	4,98 d	37,09 ef	2,63 f
Tqf x Ctf	8,51 abcd	6,16 abc	42,02 abcd	3,32 abc
Tqf x X-1 V-1	7,17 cde	6,48 ab	39,82 cde	2,64 ef
Hq x Cllf	6,63 def	5,68 abcd	38,26 def	3,02 cde
Hq x Ctf	8,97 abc	5,96 abcd	41,37 bede	3,59 a
Hq x X-1 V-1	9,82 a	6,65 a	44,86 ab	3,25 abc
Cllf x Ctf	7,10 cde	5,56 abcd	39,78 cde	3,19 abc
Cllf x X-1 V-1	6,14 efg	5,21 cd	43,23 abc	2,72 def
Ctf x X-1 V-1	7,70 bede	5,78 abcd	43,64 abc	3,09 cd

¹Las medias unidas por la misma letra no difieren significativamente al nivel de 0,05 de acuerdo a la nueva prueba de rango múltiple de Duncan.

rendimiento fueron dados por un grupo de ocho genotipos F₁ donde participan los progenitores ER V-22, Centrifén, (X-1 V-1), Huelquén y Toquifén, en orden de frecuencia. La línea experimental homocigota ER V-22 rindió también dentro del rango de estos híbridos F₁. En general estos mismos genotipos ocuparon lugares destacados en el análisis de los componentes de rendimiento. Las variedades Toquifén y Collafén cuyo híbrido F₁ tuvo un comportamiento relativamente bajo, están estrechamente relacionadas en su origen genético, lo que estaría enfatizando la necesidad de buscar diversidad genética entre los progenitores para obtener incrementos significativos de heterosis y heterobeltiosis en las variables de interés comercial.

El Cuadro 4 indica los valores promedios de los seis progenitores y los 15 híbridos para cada carácter. Los híbridos produjeron como grupo más granos por espiga y un mayor peso de los granos que los progenitores. Los promedios entre progenitores e híbridos no difieren significativamente en rendimiento y espigas por planta. Sin embargo, como se indica más adelante, existen combinaciones específicas que rinden significativamente más que el promedio

de los respectivos progenitores y que el mejor progenitor del cruzamiento, lo que enfatiza la necesidad de buscar combinaciones determinadas que produzcan el máximo de heterobeltiosis.

Cuadro 4.-Valores promedio de los 6 progenitores y sus 15 híbridos F₁ para rendimiento y componentes de rendimiento.

CARACTERES	PROGENITORES	HIBRIDOS
Rendimiento (gr)	6,52	7,93
Número de espigas por planta	5,63	5,95
Número de granos por espiga	30,55	46,06**
Peso de 100 granos (gr)	2,80	3,17*

*Significativo al nivel de 0,05.

**Significativo al nivel de 0,01.

Heterosis y heterobeltiosis

Los porcentajes de heterosis y heterobeltiosis de los cuatro caracteres se presentan en los Cuadros 5 y 6. El carácter rendimiento en la ge-

Cuadro 5.- Porcentaje de heterosis en rendimiento y componentes de rendimiento.

GENOTIPOS	PORCENTAJE DE HETEROSIS			
	RENDIMIENTO	NUMERO DE ESPIGAS POR PLANTA	NUMERO DE GRANOS POR ESPIGA	PESO DE 100 GRANOS
ER V-22 x Tqf	21,46	4,70	- 2,09	18,93**
ER V-22 x Hq	17,61	- 1,12	3,81	13,66*
ER V-22 x Clif	11,92	- 3,98	- 0,98	20,45**
ER V-22 x Ctf	12,62	0,33	- 1,57	11,53
ER V-22 x X-1 V-1	27,35*	7,79	5,54	12,00
Tqf x Hq	29,51*	7,00	3,37	19,00**
Tqf x Clif	3,81	- 6,92	- 4,12	12,50
Tqf x Ctf	40,42**	10,79	11,99**	14,45*
Tqf x X-1 V-1	26,45	18,46*	1,99	2,28
Hq x Clif	11,05	4,22	- 5,51	12,64
Hq x Ctf	24,75*	5,30	5,18	10,69
Hq x X-1 V-1	44,62**	19,38**	10,51*	10,82
Clif x Ctf	21,78	7,54	- 5,04	18,73**
Clif x X-1 V-1	12,86	2,55	- 0,51	14,43
Ctf x X-1 V-1	15,78	9,26	3,19	5,03
Promedio	21,46	5,68	1,71	13,14
Amplitud	3,81 a	- 6,92 a	- 5,51 a	2,28 a
	44,62	19,38	11,99	20,45

*Significativo al nivel de 0,05.

**Significativo al nivel de 0,01.

neración F₁ de este germoplasma mostró un valor 21,46% superior al promedio de los padres, y su amplitud varió entre 3,81 y 44,62%. La amplitud de heterobeltiosis para rendimiento se distribuyó entre -14,66 y 33,96% con un promedio de 6,52%. Los progenitores más frecuentes en alta expresión de rendimiento fueron Centrifén, (X-1 V-1), Huelquén y Toquifén. Se observó heterosis en todos los híbridos. Cinco de los 15 F₁ fueron significativamente superiores al promedio de sus progenitores, destacándose las cruzas (Hq x X-1 V-1) y (Tqf x Ctf). El promedio de heterosis fue elevado indicando una tendencia favorable de expresión de rendimiento al compararse con el promedio de los progenitores del cruzamiento. Los genotipos (Hq x Ctf) y (Hq x X-1 V-1) rindieron significativamente más que su mejor progenitor, Cuadro 6. El promedio de heterobeltiosis en rendimiento fue el más elevado de todos los caracteres.

Los datos de heterosis y heterobeltiosis para rendimiento indican que es posible lograr un significativo avance mediante combinaciones híbridas específicas dentro del germoplasma

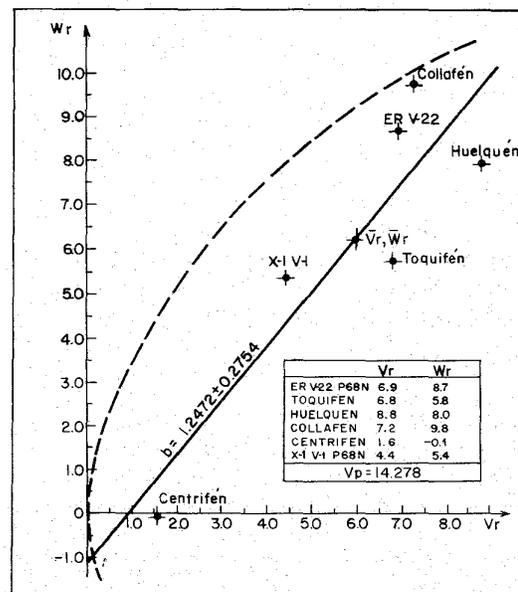


Figura 3.- Gráfico de varianza y covarianza para número de granos por espiga.

Cuadro 6.- Porcentaje de heterobeltiosis de rendimiento y componentes de rendimiento.

GENOTIPOS	PORCENTAJE DE HETEROBELTIOSIS			
	RENDIMIENTO	NUMERO DE ESPIGAS POR PLANTA	NUMERO DE GRANOS POR ESPIGA	PESO DE 100 GRANOS
ER V-22 x Tqf	- 4,21	- 2,13	-12,39*	8,65
ER V-22 x Hq	7,72	- 6,07	- 2,79	10,85
ER V-22 x Cllf	-14,66	-15,91*	- 1,41	1,88
ER V-22 x Ctf	1,36	- 8,94	- 4,66	8,48
ER V-22 x X-1 V-1	8,97	- 3,64	5,03	3,80
Tqf x Hq	9,54	8,86	- 1,56	6,30
Tqf x Cllf	- 0,99	-13,40	-13,87**	3,30
Tqf x Ctf	20,70	7,13	3,16	1,99
Tqf x X-1 V-1	14,63	12,79	- 9,20*	0,68
Hq x Cllf	- 9,55	- 4,54	-11,15*	- 6,62
Hq x Ctf	22,47*	0,16	1,57	10,39
Hq x X-1 V-1	33,96**	11,76	2,30	0,37
Cllf x Ctf	0,70	3,34	- 7,62	- 1,79
Cllf x X-1 V-1	- 1,92	0,19	- 1,42	3,58
Ctf x X-1 V-1	9,21	7,43	- 0,48	- 5,08
Promedio	6,52	- 0,20	- 3,64	3,11
Amplitud	-14,66 a 33,96	-15,91 a 12,79	-13,87 a 5,03	- 6,62 a 10,85

*Significativo al nivel de 0,05.

**Significativo al nivel de 0,01.

estudiado, y confirma además que los cruzamientos indiscriminados difícilmente producirán combinaciones híbridas sobresalientes.

El número de espigas por planta presentó un bajo promedio de heterosis, 5,68% con tres valores inferiores al promedio de los respectivos progenitores. El rango de heterosis fue de -6,92 a 19,38%. Las más altas expresiones de heterosis se observaron en los cruzamientos (Hq x X-1 V-1) y (Tqf x X-1 V-1), siendo estos dos híbridos significativamente superiores al promedio de sus respectivos progenitores. En porcentaje de heterobeltiosis el mayor valor correspondió a la cruce (Tqf x X-1 V-1) con 12,79%. El promedio de heterobeltiosis fue de 0,20% y su amplitud varió entre -15,91 y 12,79%. El padre con valores frecuentemente más altos fue (X-1 V-1). Siete de los 15 F₁ fueron más bajos que su progenitor más sobresaliente, siendo la cruce (ER V-22 x Cllf) la más negativa. El promedio indicó una tendencia a disminuir el número de espigas por planta con respecto al progenitor con mayor número de ellas.

El porcentaje de heterosis de número de granos por espiga tuvo un promedio de 1,71%, con un rango de -5,51 a 11,99%. Ocho combinaciones

presentaron valores positivos, y dos fueron significativamente superiores. Las cruces con mayor expresión fueron (Tqf x Ctf) y (Hq x X-1 V-1). En heterobeltiosis el promedio fue -3,64%, con un rango de -13,87 a 5,03%. Once de las 15 combinaciones fueron negativas, y cuatro tuvieron desviaciones negativas significativas con respecto al mejor progenitor de la cruce respectiva.

El promedio de heterosis de peso de 100 granos fue 13,14% y su amplitud osciló entre 2,28 y 20,45%. Todas las combinaciones fueron positivas y con valores altos. Seis de los 15 F₁ fueron significativamente superiores destacándose (ER V-22 x Tqf), (ER V-22 x Cllf), (Tqf x Hq) y (Cllf x Ctf).

El promedio de heterobeltiosis fue 3,11% y su rango estuvo entre -6,62 y 10,85%. Hubo tres combinaciones negativas y no se presentó desviación significativa del progenitor superior.

Capacidad combinatoria

El Cuadro 7 presenta los cuadrados medios y componentes de varianza provenientes del análisis de CCG y CCE para cada carácter. El análisis utiliza los grados de libertad del error

de muestreo del diseño estadístico utilizado, lo que permite mayor precisión que el usar el error experimental. Los cuadrados medios de CCG de los cuatro caracteres fueron altamente significativos. En relación a CCE, fue altamente significativo el cuadrado medio de granos por espiga y significativo el de rendimien-

to; los cuadrados medios de espigas por planta y peso de los granos no fueron significativos. Los componentes de varianza indican la presencia de una mayor importancia relativa de los efectos génicos aditivos sobre los efectos no aditivos, para los cuatro caracteres considerados.

Cuadro 7.- Cuadrados medios y componentes de varianza provenientes del análisis de capacidad combinatoria para rendimiento y componentes de rendimiento.

FUENTE DE VARIACION	g. l.	CUADRADOS MEDIOS			
		RENDIMIENTO	NUMERO DE ESPIGAS POR PLANTA	NUMERO DE GRANOS POR ESPIGA	PESO DE 100 GRANOS
CCG	5	4,5355**	0,5160**	16,207**	25,795**
CCE	9	0,3935*	0,0809	2,756**	1,341
Error de muestreo	840	0,1999	0,0519	0,864	0,981
COMPONENTES DE VARIANZA					
$1/5 \sum \hat{g}_i^2$		1,0839	0,1160	3,836	6,204
$1/9 \sum \sum_{i < j} \hat{s}_{ij}^2$		0,1936	0,0290	1,892	0,361
$\hat{\sigma}^2$		0,1999	0,0519	0,865	0,981

*Significativo al nivel de 0,05.

**Significativo al nivel de 0,01.

Los estimadores de los efectos de CCG (\hat{g}_i) correspondientes a los seis progenitores, se incluyen en el Cuadro 8. Un valor positivo indica (1) que el genotipo en sus combinaciones híbridas tiene un comportamiento superior al promedio de todos los F_1 para un carácter en particular, mientras que un valor negativo significa que el genotipo presenta un comportamiento comparativamente inferior. Se observó que la línea ER V-22 presentó valores positivos para todos los caracteres, mientras que la mayor frecuencia de efectos negativos de CCG la presentaron las variedades Collafén y Toquifén, indicando que estos progenitores tendían a disminuir los valores de la progenie híbrida F_1 . Se observó valores positivos de efectos de CCG para rendimiento en los genotipos ER V-22, Huelquén, Centrifén y (X-1 V-1), enfatizando el potencial de estos genotipos en la manifestación del vigor híbrido. Los mayores valores positivos para espigas por planta se observaron en ER V-22, Toquifén,

Huelquén, y (X-1 V-1). El carácter granos por espiga se expresó en forma positiva en (X-1 V-1), ER V-22, y Centrifén. El componente peso de los granos presentó altos valores de CCG, correspondiendo los mayores valores positivos a los genotipos Huelquén, ER V-22, y Centrifén. Collafén presentó el efecto de CCG más bajo para peso de los granos y espigas por planta, observación interesante en una variedad que se caracteriza por su alta potencialidad de macolla.

El Cuadro 9 contiene las estimaciones de los efectos de CCE (\hat{s}_{ij}) para cada carácter. Se destacaron en rendimiento los híbridos F_1 (Hq x X-1 V-1), (Tqf x Ctf) y (Clif x Ctf). En espigas por planta los más altos valores positivos correspondieron a los híbridos (Clif x Ctf), (Hq x X-1 V-1), (Tqf x X-1 V-1), (Hq x Clif) y (ER V-22 x Tqf). Para el componente granos por espiga los híbridos (Tqf x Ctf), (ER V-22 x Clif), (Hq x X-1 V-1) y (ER V-22 x X-1 V-1), presentaron los más altos valores positivos de CCE. En peso de los granos los más altos valores

positivos de CCE correspondieron a los híbridos (Tqf x Hq), (Clif x Ctf), (Clif x X-1 V-1), (Hq x X-1 V-1) y (ER V-22 x Tqf). En general, los genotipos ER V-22, Collafén, y (X-1 V-1) presentaron el mayor número de efectos positivos de CCE dentro de su progenie. Los híbridos que se destacan son factibles de aprovecharse en un programa de cruzamientos destinados a un aprovechamiento comercial del F₁; para una utilización en generaciones posteriores deben emplearse los antecedentes de CCG.

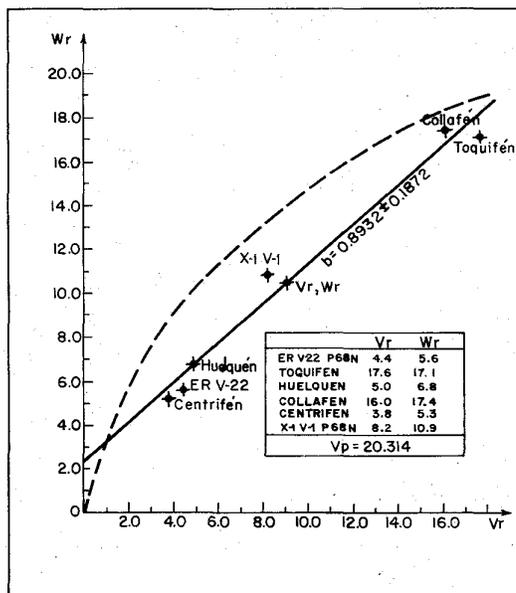


Figura 4.- Gráfico de variancia y covarianza para peso promedio de los 100 granos.

Acción génica

El análisis de Jinks y Hayman utilizado para determinar los efectos generales de dominancia y la relación de dominancia dentro de los genotipos progenitores, basado en datos F₁,

se indica en las coordenadas cartesianas para cada carácter. Las hipótesis para progenitores y repeticiones, derivadas de los análisis de variancia de los valores $W_r - V_r$ (W_r menos V_r), se consideran aceptadas en el presente estudio. Existe evidencia de otros autores que las hipótesis se cumplen en la especie en estudio (16) (18) (22).

La Figura 1, exhibe la variable rendimiento. La línea de regresión con una pendiente de $0,7281 \pm 0,4487$ no difiere significativamente de pendiente uno, lo que está de acuerdo con la premisa del análisis; no hubo desviación significativa del origen indicando dominancia total. Centrifén y ER V-22 parecen poseer el mayor número de genes dominantes; Toquifén y (X-1 V-1) ubicados al otro extremo de la línea parecen poseer el mayor número de genes recesivos dentro de este germoplasma, mientras que Huelquén y Collafén fueron intermedios.

El gráfico de variancia y covarianza para número de espigas por planta, Figura 2, presentó una línea de regresión $b = 0,6334 \pm 0,3562$, significativamente diferente de pendiente uno. Un intento de análisis indicaría dominancia total para este carácter; los progenitores con mayor número de genes dominantes serían posiblemente Centrifén, Collafén y Huelquén; con mayor número de genes recesivos (X-1 V-1) e intermedios los genotipos Toquifén y ER V-22.

El gráfico (V_r , W_r) para granos por espiga, Figura 3, mostró una línea de regresión cuya pendiente, $b = 1,2472 \pm 0,2754$ no fue significativamente diferente de pendiente uno, pero sí significativamente desviada hacia abajo del origen, lo que indica la presencia de sobredominancia en la expresión de este carácter dentro del germoplasma. La variedad Centrifén tiene la mayor cantidad de genes dominantes, Toquifén y (X-1 V-1) fueron intermedios, y los demás genotipos tuvieron comparativamente

Cuadro 8.- Estimaciones de los efectos de CCG para rendimiento y componentes de rendimiento de la generación F₁ de 6 genotipos de trigo.

GENOTIPOS	RENDIMIENTO	NUMERO DE ESPIGAS POR PLANTA	NUMERO DE GRANOS POR ESPIGA	PESO DE 100 GRANOS
ER V-22	1,0634	0,2033	1,1498	2,2303
Toquifén	-0,6257	0,1434	-2,9204	-1,2991
Huelquén	0,8138	0,2458	-0,4839	2,4778
Collafén	-1,8181	-0,6967	-1,2032	-2,9817
Centrifén	0,3798	-0,0742	0,5566	2,0784
X-1 V-1	0,1868	0,1784	2,9011	-2,5007

Cuadro 9.- Estimaciones de los efectos de CCE para rendimiento y componentes de rendimiento de la generación F₁ de 6 genotipos de trigo.

GENOTIPOS	VARIABLES	GENOTIPOS				
		TOQUIFEN	HUELQUEN	COLLAFEN	CENTRIFEN	X-1 V-1
ER V-22	Rendimiento	0,061	-0,336	0,327	-0,460	0,408
	Espigas/plantas	0,160	-0,202	0,090	-0,073	0,025
	Granos/espiga	-1,375	0,367	1,684	-1,485	0,809
	Peso granos	0,701	-0,630	0,311	-0,796	0,414
Toquifén	Rendimiento		-0,090	-0,465	0,822	-0,328
	Espigas/plantas		-0,082	-0,420	0,137	0,205
	Granos/espiga		-0,452	0,008	3,183	-1,364
	Peso granos		1,423	-1,209	0,625	-1,540
Huelquén	Rendimiento			-0,298	-0,159	0,883
	Espigas/plantas			0,177	-0,165	0,272
	Granos/espiga			-1,255	0,095	1,245
	Peso granos			-1,075	-0,422	0,704
Collafén	Rendimiento				0,600	-0,164
	Espigas/plantas				0,378	-0,225
	Granos/espiga				-0,770	0,333
	Peso granos				1,073	0,900
Centrifén	Rendimiento					-0,799
	Espigas/plantas					-0,277
	Granos/espiga					-1,023
	Peso granos					-0,478

un mayor número de genes recesivos. La sobredominancia puede ser debida a una interacción interalélica, interacción que puede determinarse con un análisis graduado de F₂ de Mather (11) (16).

La estimación del grado de dominancia para peso promedio de los 100 granos se presenta en la Figura 4. La línea de regresión no se desvió de pendiente uno, $b = 0,8932 \pm 0,1872$; al no desviarse la línea de regresión del origen indica que el carácter parece estar controlado por dominancia total. La distribución de los puntos (V_r, W_r) asignó a los progenitores Centrifén, ER V-22 y Huelquén como los más dominantes; Collafén y Toquifén como los más recesivos, y (X-1 V-1) intermedio.

DISCUSION GENERAL

La capacidad de los híbridos F₁ para producir, en combinaciones específicas, mayor rendimiento que el mejor de sus progenitores, ha sido demostrada en este estudio. Esta observación es de especial interés si se señala que las cuatro variedades comerciales usadas como progenitores son las de más alto rendimiento en

la zona centro norte del país, y las dos líneas experimentales son también material con un potencial de rendimiento sobresaliente. Una variedad híbrida comercial con una magnitud de heterobeltiosis del orden del 34%, como el genotipo (Huelquén x X-1 V-1), constituiría una contribución significativa al problema de subabastecimiento de trigo que afecta al país.

Por otra parte, los estudios de capacidad combinatoria descritos indican una preponderancia de la acción génica aditiva, llamada también "acción génica simple", por sobre el tipo no aditivo o de interacción interalélica. Esta información, además de su utilidad en la programación de un esquema de obtención de híbridos, es también importante para el programa convencional de formación de variedades homocigotas. Se observó, por otra parte, la presencia de dominancia completa y sobredominancia controlando las variables estudiadas, situación que facilita la programación de cruzamientos y la transmisión de las variables deseadas a la descendencia. La caracterización de los progenitores en base a mayor o menor número de genes dominantes o recesivos, proporcionada por el análisis gráfico de Jinks y Hay-

man, permite planear con exactitud cruzamientos entre progenitores complementarios para los componentes principales de rendi-

miento, tanto enfocado hacia la obtención de híbridos F_1 como hacia la formación de variedades comerciales.

RESUMEN

Seis genotipos de trigo de primavera fueron cruzados en un sistema dialelo. La generación F_1 fue evaluada para heterosis y heterobeltiosis, capacidad combinatoria y acción génica como expresión de los siguientes caracteres: a) rendimiento en grano por planta; b) número de espigas por planta; c) número de granos por espiga y d) peso de los granos.

El promedio de heterosis y heterobeltiosis para rendimiento en grano en la generación F_1 fue de 21,46 y 6,52%, respectivamente, con amplitudes de 3,81 a 44,62% y -14,66 a 33,96%. El análisis de capacidad combinatoria de Griffing, método 4, modelo 1, indicó que una magnitud importante de la varianza genética total observada para todos los caracteres fue debida a efectos de capacidad combinatoria general y, consecuentemente, controlada por acción génica aditiva. El análisis gráfico de Jinks y Hayman demostró dominancia total para todos los caracteres, excepto granos por espiga que mostró sobredominancia.

En apariencia, no habrían barreras genéticas que pudieran impedir una óptima combinación de caracteres entre los seis genotipos estudiados.

SUMMARY

Six spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes were crossed in a diallel system. The F_1 generation was evaluated for heterosis heterobeltiosis, combining ability, and gene action, as expressed in the following characters: a) grain yield; b) number of spikes per plant; c) number of kernels per spike, and d) kernel weight.

The average heterosis and heterobeltiosis value for grain yield in the F_1 generation was 21,46 and 6,52%, respectively, ranking from 3,81 to 44,62%, and from -14,66 to 33,96%. Griffing's combining ability analysis, method 4, model 1, indicated that a large portion of the total genetic variance observed for all characters was due to general combining ability effects, and was consequently controlled by additive gene action. Jinks and Hayman's graphic analysis demonstrated full dominance for all characters except kernels per spike that showed overdominance.

Apparently, there were no genetic barriers that could preclude an optimum combination of characters among the six genotypes involved in the study.

LITERATURA CITADA

1. ALVARADO, P. A. Capacidad Combinatoria General y Especifica en cruzamientos dialélicos de tomate *Lycopersicon esculentum* Mill. Tesis M. S., Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 1968. 76 pp. (Mimeografiada).
2. BITZER, M. J. Hybrid vigor, combining ability and gene action in crosses of *Triticum aestivum* L. Thesis Ph. D., Department of Agronomy, Purdue University, Lafayette, Indiana 47907, USA. 1968. 185 p.
3. —, Patterson, F. L. and Nyquist, W. E. Dialle analysis and gene action in crosses of *Triticum aestivum* L.. Agron. Abstr. p. 4. 1967.
4. FALCONER, D. S. Introduction to Quantitative Genetics, Ronald Press, New York, N. Y., USA., 365 p., 1967.
5. GRAFIUS, J. E. Components of yield in oats: a geometrical interpretation. Agron. J. 48: 419-423. 1956.
6. GRIFFING, B.. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. Biol. Sci. 9: 463-493. 1956.
7. HAYMAN, B. I. The theory and analysis of diallel crosses (i). Genetics 39: 789-809. 1954.
8. —. The theory and analysis of diallel crosses (iii). Genetics 45: 155-172. 1960.
9. HSU, P. and WALTON, P. D. The inheritance of morphological and agronomic characters in spring wheat. Euphytica 19: 54-60. 1970.

10. JINKS, J. L. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics* 39: 767-788. 1954.
11. —. A survey of the genetical basis of heterosis in a variety of diallel crosses. *Heredity* 9: 223-238. 1955.
12. —, and HAYMAN, B. I. The analysis of diallel crosses. *Maize Genetics Cooperative Newsletter* 27: 48-54. 1953.
13. JOHNSON, V. A. and SCHMIDT, J. W. Hybrid wheat. *Advan. Agron.* 20: 199-233. 1968.
14. KRONSTAD, W. E. and FOOTE, W. H. General and specific combining ability estimates in winter wheat (*Triticum aestivum* Vill., Host) *Crop Sci.* 4: 616-619. 1964.
15. PARODI, P. C. Trigo híbrido. *Simiente (Chile)* 36: 13-20. 1966.
16. —. Hybrid vigor and gene action in a six parent diallel cross of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) for yield, quality, coleoptile elongation, cold resistance and emergence under stress. Thesis Ph. D. Department of Agronomy, Purdue University, Lafayette, Indiana 47907, USA., 211 p., 1969.
17. —. PATTERSON, F. L. y NYQUIST, W. E. Interrelaciones entre los componentes principales y secundarios de rendimiento en trigo, *Triticum aestivum* L. VIII Reunión Latinoamericana de Fitotecnia, Bogotá, Colombia. 1970.
18. RAMIREZ, I. Heterosis of plant height and other characters in crosses of mutagen-induced and backcross-bred semidwarf wheat lines. Thesis Ph. D. Department of Agronomy, Washington State University, Pullman, Washington 99163, USA. 1969. 166 p.
19. SPIEGEL, M. R. *Statistics*. Schaum. New York, N. Y., USA., 359 p., 1961.
20. SPRAGUE, G. F. and TATUM, L. A. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.* 34: 923-932. 1942.
21. STEEL, G. D. and TORRIE, J. *Principles and Procedures of Statistics*. McGraw Hill, New York, N. Y., USA. 481 p. 1960.
22. TAVELLA, C. M.. Análisis dialélico de cuatro caracteres cuantitativos en trigo, (*Triticum aestivum* L.). Tesis M. S. Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Santiago, Chile, 1968. 51 p.
23. UPADHYAYA, B. R. and RASMUSSEN, D. C. Heterosis and combining ability in barley. *Crop Sci.* 7: 644-647. 1967.
24. WIDNER, J. N. and LEBSOCK, K. L. Diallel analysis in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) *Agron. Abstr.* p. 21. 1967.
25. WHITEHOUSE, R. N., THOMPSON, J. B. and DO VALLE RIBEIRO, M. A. Studies on the breeding of self-pollinating cereals. 2. The use of diallel cross analysis in yield prediction. *Euphytica* 7: 147-169. 1958.