

Análisis de cruzamientos dialélicos en avena¹

Luis Barrales Vega²

INTRODUCCION

La realización de un análisis genético biométrico requiere del conocimiento de una serie de estadígrafos, para lo cual es necesario disponer de información proveniente de generaciones sucesivas o de diferentes sistemas de cruzamientos realizados en forma simultánea. Sin embargo, la técnica de cruzamientos dialélicos puede ser usada como método alternativo cuando se dispone de un cierto número de líneas puras.

El enfoque dado a la teoría y método de análisis de esta técnica, podría clasificarse, según Hayman (1960), en tres líneas principales: aquella desarrollada por Hayman (1954a, 1957, 1958) y Jinks (1954), por Kempthorne (1956) y por Griffing (1956).

También han sido descritos enfoques alternativos para el análisis de varianza de la tabla dialélica, pero según Mather y Jinks (1971) el análisis más satisfactorio para un conjunto completo de cruza dialélicas es el presentado por Hayman (1954b).

El análisis presentado por Hayman (1954a) fue aplicado a un conjunto completo de cruzamientos dialélicos con el objeto de conocer el tipo de acción genética predominante y obtener un panorama general del control genético de los caracteres: altura de la planta a la madurez, días de siembra a espigadura, porcentaje de aceite del grano y porcentaje de proteínas del grano.

MATERIALES Y METODOS

Un sistema completo de cruzamientos dialélicos fue establecido con seis líneas puras de avena. Los 36 genotipos resultantes fueron ensayados en un diseño de bloques al azar con cuatro repeticiones en la Estación Experimental de Iowa State University, en 1975.

El promisorio material genético utilizado consistió de las líneas (1) CI 4158, (2) PI 197841, (3) CI 9186, (4) PI 317735, (5) CI 6570 y (6) PI 324819.

El análisis de varianza de la tabla dialélica estuvo basado en Hayman (1954b), quien asumió el siguiente modelo estadístico:

$$Y_{rs} = m + j_r + j_s + l + l_r + l_s + l_{rs} + (b_r - b_s) + b_{rs} \text{ para } (r \neq s) \text{ y}$$

$$Y_r = m + 2j_r - (n-1)l - (n-2)l_r \text{ para } Y_{rr}$$

donde:

m = media general.

j_r = efecto del r-ésimo padre.

l = efecto de la dominancia media.

l_r = efecto de la dominancia debido al r-ésimo padre.

l_{rs} = efecto de la dominancia adicional o específica al cruzarse el r-ésimo padre con el s-ésimo padre.

$(b_r - b_s)$ = diferencia entre los efectos del r-ésimo padre usado como macho y usado como hembra (efecto maternal).

b_{rs} = discrepancia residual en la r-ésima diferencia de recíprocos.

¹Recepción de originales: 1º de septiembre de 1978.

El autor agradece al Dr. René Cortázar las sugerencias recibidas en la discusión de este trabajo.

²Ing. Agr., M. S., Programa de Estadística, Estación Experimental La Platina, Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA), Casilla 5427, Santiago, Chile.

La metodología utilizada en la estimación de los componentes genéticos de la variación, correspondió con aquella presentada por Jinks y Hayman (1953), Jinks (1954) y Hayman (1954a), basada en Mather (1949). Este análisis asume ciertas hipótesis que se deben cumplir para obtener inferencias válidas; ellas son:

- a) padres homocigotos
- b) segregación diploide
- c) no diferencia entre cruzamientos recíprocos
- d) ausencia de ligamiento
- e) ausencia de alelos múltiples
- f) no interacción génica no alélica.

Las tres primeras suposiciones son usuales; sin embargo, las dos siguientes son utilizadas con el solo interés de simplificar el problema. La suposición de no interacción génica interalélica fue probada en cada caso.

RESULTADOS Y DISCUSION

Para cada una de las variables estudiadas se aplicó un análisis de varianza a los valores (W_r — V_r) como prueba preliminar para determinar si el modelo simple asumido fue apropiado.

El término W_r , representa la covarianza entre padres y sus descendientes para el r -ésimo arreglo, y el término V_r , la varianza de los descendientes para el r -ésimo arreglo.

Se determinó que para todas las variables, con la sola excepción de porcentaje de proteína del grano, el modelo propuesto fue inadecuado, indicando esto la presencia de interacciones interalélicas.

Para las variables altura de planta a la madurez y porcentaje de aceite del grano se identificaron las líneas con efectos epistáticos y los resultados de sus cruzamientos fueron ajustados (Hayman, 1954a), lográndose con esto que el modelo asumido fuera apropiado. Sin embargo, para la variable días de siembra a espigadura esto se logró con una transformación de los valores originales.

Altura de planta a la madurez.

Del análisis de la graficación de los estadígrafos de segundo orden W_r y V_r , Figura 1, se comprueba que el modelo considerado fue apropiado. Además, se deduce que la domi-

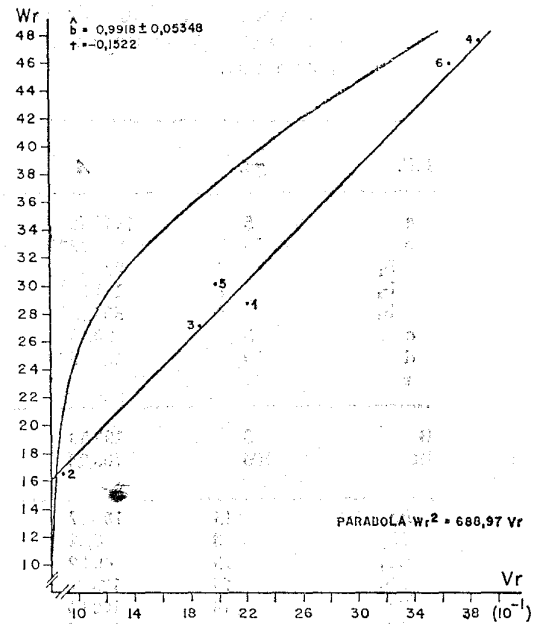


Figura 1 — Gráfico W_r v/s V_r para altura de planta en la madurez.

nancia parcial, controla en parte este carácter. La distribución de las líneas en el gráfico, demostró que los genotipos difirieron en la distribución de genes dominantes y recesivos, siendo el padre 2 el que tuvo la más alta concentración de genes dominantes mientras los padres 4 y 6, portan mayor concentración de recesivos.

El análisis de varianza de la tabla dialélica, Cuadro 1, mostró valores altamente significativos para la fuente de variación "a", indicando la presencia de efectos genéticos aditivos. La significación en los valores de b_1 , b_2 y b_3 , indicaron presencia de dominancia unidireccional, asimetría en la distribución de los genes y presencia de efectos dominantes específicos, respectivamente. El valor no significativo de "c", indicó la no existencia de efectos maternos; sin embargo, fueron significantes las diferencias recíprocas no atribuibles a los efectos maternos.

Una estimación de los estadígrafos de segundo orden y de los componentes genéticos, se presenta en el Cuadro 2.

Al comparar los valores \hat{H}_1 y \hat{H}_2 , se dedujo que en los padres fue desigual la frecuencia de homocigotos positivos y negativos; dado el valor negativo de \hat{H}_2 no fue posible cuantificar dicha frecuencia. El valor

Cuadro 1 — Análisis de varianza realizado sobre la suma de cuatro repeticiones para las variables: altura de planta a la madurez (A), días de siembra a espigadura (B), porcentaje de aceite del grano (C) y porcentaje de proteína del grano (D).

F.V.	g.l.	CUADRADOS MEDIOS			
		A	B	C	D
a	5	7441,40**	1,0897**	95,088**	137,751**
b	15	262,12**	0,1089**	0,538	14,569*
b ₁	1	279,38**	0,6837**	0,165	3,622
b ₂	5	121,94*	0,0182**	0,340	14,904
b ₃	9	504,75**	0,0955**	0,690	15,599*
c	5	90,38	0,0035	1,026	25,629*
d	10	492,60**	0,0155**	0,401	9,247
t	35				
B	3	195,50	0,0340	1,311	35,148
Bt	105	108,28	0,0019	0,473	7,631
Ba	15	138,87	0,0015	0,564	9,015
Bb ₁	3	6,22	0,0002	0,295	1,029
Bb ₂	15	49,39	0,0004	0,183	2,568
Bb ₃	27	125,20	0,0028	0,425	10,143
Bc	15	100,56	0,0029	0,658	10,001
Bd	30	121,26	0,0018	0,543	6,680
Total	143				

**Valor significativo de F (P = 0,01).

*Valor significativo de F (P = 0,05).

del grado medio de dominancia corroboró la presencia de dominancia parcial. Considerando el valor de \hat{F} y la magnitud del estadígrafo

$[(4\hat{D}\hat{H}_1)^{1/2} + \hat{F} / (4\hat{D}\hat{H}_1)^{1/2} - \hat{F}]$, se dedujo que en los padres, los alelos recesivos son más frecuentes que los dominantes, pero que su proporción no es demasiado diferente.

El valor de correlación dado, indicó que los genes dominantes positivos y negativos están en proporción semejante. Sin embargo, considerando los valores negativos para \hat{h} y \hat{F} se determinó que genes negativos, estuvieron en mayor proporción y que ellos fueron recesivos.

El número de genes que exhibieron algún grado de dominancia fue subestimado y esta dominancia no fue consistente a través de los locus. Los valores estimados de heredabilidad de acuerdo con Mather y Jinks (1971), indican poca influencia del medio ambiente, por lo que la selección para este carácter sería muy eficiente aún efectuada en plantas individuales.

Días de siembra a espigadura.

Se observó una relación entre las varianzas de las progenies de cada padre y sus medias, por lo que se efectuó una transformación logarítmica de los datos.

El gráfico para W_r y V_r , Figura 2, reveló la existencia de dominancia parcial y que el padre 2 tuvo la más alta concentración de genes dominantes y el padre 6, la mayor de recesivos.

El análisis de varianza, Cuadro 1, indicó la presencia de acción génica aditiva, dominancia unidireccional, asimetría en la distribución de los genes, dominancia específica en algunos cruzamientos, ausencia de efectos maternos, pero diferencias entre recíprocos no atribuibles a efectos maternos.

Una estimación de los estadígrafos de segundo orden y componentes genéticos, se presenta en el Cuadro 2.

La diferencia significativa entre \hat{H}_1 y \hat{H}_2 , reveló una proporción desigual de homocigotos positivos y negativos en los padres, lo que se confirmó al observar el valor de $\bar{u}\bar{v}$.

La proporción de alelos dominantes con

Cuadro 2 — Estimación de estadígrafos de segundo orden y de componentes genéticos obtenidos de cruza dialélicas para las variables: altura de planta a la madurez (A), días de siembra a espigadura (B), porcentaje de aceite en el grano (C) y porcentaje de proteína del grano (D).

Estadígrafos	CARACTERES CONSIDERADOS			
	(A)	(B)	(C)	(D)
V_{0L0} (V_P)	688,97	0,1200	8,948	17,973
V_{1L1} (V_r)	244,00	0,0330	2,205	7,897
W_{0L01} (W_r)	325,50	0,0515	4,214	6,623
V_{0L1} (V_r)	189,98	0,0224	2,015	3,217
$(m_{L1} - m_{L0})^2$	10,37	0,0238	0,038	0,233
Componentes genéticos				
\hat{E}	108,28	0,0019	0,473	7,631
\hat{D}	580,69	0,1181	8,475	10,342
\hat{F}	-102,64	0,0472	0,613	-1,080
\hat{H}_1	47,98	0,0289	-0,299	4,368
\hat{H}_2	-176,12	0,0220	-0,190	6,308
\hat{h}^2	-18,68	0,0941	-0,111	-3,307
Componentes combinados				
$\hat{H}_1 - \hat{H}_2$	224,10	0,0069	-0,109	-2,199
$\hat{H}_2 / 4\hat{H}_1$	—	0,1903	0,158	0,361
$(\hat{H}_1 / \hat{D})^{1/2}$	0,29	0,4947	—	0,650
$(4\hat{D}\hat{H}_1)^{1/2} + \hat{F}$	0,53	2,3554	—	0,853
$(4\hat{D}\hat{H}_1)^{1/2} - \hat{F}$	—	—	—	—
Coefficiente Correlación $(W_r + V_r) \text{ v/s } \bar{Y}_r$	0,47	0,70	0,16	0,09
\hat{h}^2 / \hat{H}_2	0,11	4,2772	0,584	—
$1/2 \hat{F}$	—	—	—	—
$\hat{D}(\hat{H}_1 - \hat{H}_2)^{1/2}$	-0,142	0,8267	—	—
Heredabilidad amplia	0,876	0,87	0,89	0,45
estrecha	0,791	0,83	0,90	0,33

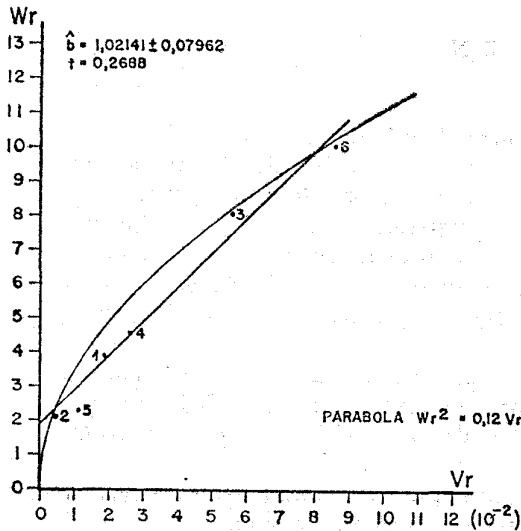


Figura 2 — Gráfico W_r v/s V_r para días de siembra a espigadura.

respecto de los recesivos es de aproximadamente 2,35 : 1, siendo estos últimos, en su mayoría, positivos, de acuerdo al valor obtenido para la correlación $(W_r + V_r)$ y \bar{Y}_r . El número de genes que exhibieron algún grado de dominancia en el control de este carácter, fue a lo menos de cuatro y esta dominancia fue relativamente consistente a través de los locus. Los altos valores de heredabilidad, indican que una mayor precocidad podría obtenerse por selección.

Porcentaje de aceite en el grano.

Del análisis de varianza de la tabla dialélica, Cuadro 1, se determinó que sólo efectos genéticos aditivos estuvieron involucrados en la expresión de este carácter. Con la dominancia ausente, no tuvo sentido la ejecución del gráfico W_r, V_r .

Una estimación de los estadígrafos de se-

gundo orden y componentes genéticos, se presenta en el Cuadro 2.

Considerando que el control de este carácter es ejercido sólo por efectos aditivos, cabe la posibilidad de obtener para los componentes valores no explicables desde un punto de vista genético.

Los altos valores de heredabilidad muestran que es un carácter poco influenciado por el medio ambiente y debe esperarse una buena respuesta a la selección.

Porcentaje de proteína del grano.

Del análisis de la Figura 3, se observó la presencia de sobredominancia y que los padres difirieron en la distribución de los genes dominantes y recesivos. El padre 3 presentó la mayor concentración de genes dominantes, y el 6, la mayor de recesivos. El análisis de varianza, Cuadro 1, indicó presencia de acción génica aditiva, ausencia de dominancia unidireccional, simetría en la distribución de los genes, presencia de efectos dominantes específicos y de efectos maternos.

El valor no significativo de " b_2 " indicó que \hat{H}_1 es aproximadamente igual a \hat{H}_2 y, por lo tanto, \bar{w} tendría valores cercanos a 0,5, implicando esto que \hat{F} debiera ser aproximadamente cero, de acuerdo con la teoría. Sin embargo, en el Cuadro 2 se observa un valor de $\hat{F} = -1,080$, indicando esto que el

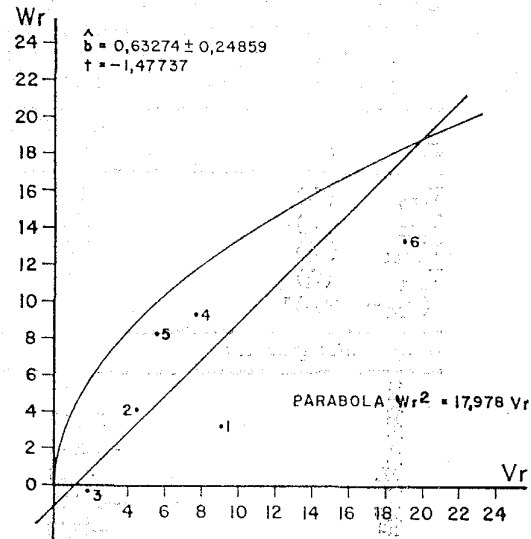


Figura. 3 — Gráfico W_r v/s V_r para porcentaje de proteína en el grano.

estadígrafo \hat{E} fue demasiado alto en relación a los valores de los otros estadígrafos, produciendo una alteración en las estimaciones.

Los valores de las heredabilidades son medios y, por lo tanto, este carácter sería más difícil de seleccionar que en los casos anteriores y se requeriría el estudio de familias para disminuir el efecto del medio ambiente.

RESUMEN

Un análisis genético para cruzamientos dialélicos de seis líneas puras en avena fue realizado para las variables altura de planta a la madurez, días de siembra a espigadura, porcentaje de aceite en el grano y porcentaje de proteínas del grano.

El sistema dialélico consistió de las líneas autofecundadas, sus F_1 y recíprocos, los que fueron dispuestos en un diseño de bloques al azar, con cuatro repeticiones.

La metodología usada correspondió con la originalmente presentada por Jinks y Hayman (1953) y posteriormente por Jinks (1954) y Hayman (1954a), los cuales están basados en Mather (1949).

El análisis mostró que interacciones génicas no alélicas fueron de gran importancia para las primeras tres variables. Todos los caracteres fueron controlados en una gran proporción por acción génica aditiva. Dominancia parcial estuvo presente en las dos primeras variables y sobredominancia para la última.

Altos valores de heredabilidad fueron encontrados para altura de planta a la madurez, días de siembra a espigadura y porcentaje de aceite en el grano.

S U M M A R Y

ANALYSIS OF SIX-PARENT DIALLEL SET OF OAT CROSSES

Genetical analysis for a complete diallel cross of six oats inbred lines was carried out for the traits mature plant height, number of days to heading, groat oil percentage and groat protein percentage.

The methodology used was that originally presented by Jinks and Hayman (1953).

The analysis showed that nonallelic genic interactions played an important role for the three first variables. All the traits were controlled largely by additive gene action an parcial dominance was presented for the two first traits and overdominance for the last one.

High heritability values were found for mature plant height, number of days to heading and groat oil percentage.

LITERATURA CITADA

- GRIFING, B. 1956. Concepts of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9: 463-493.
- HAYMAN, B. I. 1954a. The theory and analysis of diallel crosses. I. *Genetics* 39: 789-809.
- . 1954b. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics* 10: 235-244.
- . 1957. Interaction, heterosis and diallel crosses. *Genetics* 42: 336-355.
- . 1958. The theory and analysis of diallel crosses. II. *Genetics* 43: 43-85.
- . 1960. The theory and analysis of diallel crosses. III. *Genetics* 45: 155-172.
- JINKS, J. L. and HAYMAN, B. I. 1953. The analysis of diallel crosses. *Maize Gen. Coop. Newsletter* 27: 48-54.
- JINKS J. L. 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics* 39: 767-788.
- KEMPTHORNE, O. 1956. The theory of diallel cross. *Genetics* 41: 451-459.
- MATHER, K. 1949. *Biometrical genetics*. London, Methuen and Co.
- and JINKS, J. L. 1971. *Biometrical genetics*. Cornell University Press, Ithaca, New York.