

DETERMINACION DE COMPONENTES DE VARIANZA GENETICA Y HEREDABILIDAD EN CARACTERES DE INTERES EN AGUACATE

Eulogio De La Cruz Torres¹ y Jaime Sahagún Castellanos²

RESUMEN

Se realizó la determinación de componentes de varianza genética y heredabilidad en poblaciones de aguacate establecidas en Coatepec Harinas México, en ocho caracteres de interés en aguacate. Se aplicaron los metodos de regresión y de covarianza. Se estimó que los caracteres proporción de área transversal de corteza, relación diámetro del follaje/altura, peso del fruto, porcentaje de pulpa y grosor de cáscara tienen alta heredabilidad (superior a 0.76) y en consecuencia mayores componentes de varianza aditiva. Los caracteres número de entrenudos, diámetro del tallo y peso de la semilla tienen mayor componente de varianza de dominancia y por tanto baja heredabilidad (menor a 0.36). Se discute la obtención de estimas negativas en componentes de varianza genética y de h^2 mayores a 1.

Palabras clave: *Persea americana* Mill., heredabilidad, aditividad, dominancia.

ABSTRACT

ESTIMATION OF VARIANCE COMPONENTS AND HEREDABILITY IN TRAITS OF INTEREST ON AVOCADO

Estimation of variance components and heredability was performed on avocado populations established at Coatepec Harinas México, on eight traits of interest using the covariance and regression parent-offspring methods. Percentage of transversal bark area, ratio foliage diameter/height, fruit weight, pulp percentage and skin thickness gave high h^2 estimates (above 0.76), being high the additive component, while internodes number, foliage diameter and seed size gave low heredability (below 0.36), thus being high the dominance variance component. The obtention of negative estimations of variance components and h^2 higher than one is discussed.

Key Words: *Persea americana* Mill., heredability, breeding value, dominance.

¹Departamento de Genética, Instituto Nacional de Investigaciones Nucleares, A.P.18-1027, C.P. 11801, México D.F.

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

INTRODUCCION

En el aguacate, por su porte y por su ciclo de vida relativamente largo, el tiempo y el espacio requeridos para su mejoramiento genético son de bastante consideración en relación a lo que se demanda en cultivos anuales. Por lo anterior información relativa a componentes de varianza y heredabilidad es de gran valor para la mejor orientación de las estrategias de mejoramiento genético de esta especie, constituyendo esto el tema central del presente trabajo.

La expresión fenotípica de los caracteres de interés debe, a efecto de poder aplicar los métodos de mejoramiento adecuados, analizarse en base a sus componentes principales. Fisher (1918), sentó las bases para el estudio de los caracteres cuantitativos, definiendo a la varianza fenotípica como la suma de la varianza genética y la varianza ambiental.

De acuerdo a Falconer, (1964), la expresión fenotípica (F) de un carácter puede explicarse como la suma de un efecto genético (G) y de un efecto ambiental (E).

$$F=G+E$$

Considerando que el efecto genético se divide a su vez en aditividad (A) y dominancia (D):

$$G=A+D$$

Entonces el fenotipo se puede expresar como:

$$F=A+D+E$$

En consecuencia, la varianza de la expresión fenotípica de un carácter cuantitativo en una población se puede evaluar de la siguiente forma:

$$V_F=V_A+V_D+V_E.$$

Es importante conocer en el mejoramiento genético de caracteres cuantitativos, qué proporción de los caracteres observables en los progenitores son transmitidos a la progenie; lo que constituye la determinación de la heredabilidad en sentido estrecho:

$$h^2=V_A/V_F.$$

La estimación de los componentes de varianza genética se puede realizar mediante diversas metodologías, entre las que destacan el uso de la covarianza entre parientes y la regresión media de la progenie sobre progenitor.

Método de covarianzas.

Un principio fundamental que debe tomarse en consideración en el método de covarianzas, es que la varianza entre individuos diferentes dentro de grupos es igual a la covarianza entre grupos (Kempthorne,1969).

Asimismo se ha demostrado que la covarianza de medios hermanos es igual a un cuarto de la varianza aditiva (Mather, 1964).

$$\text{Cov HS} = 1/4(V_A).$$

El método de análisis de varianza para estimar componentes de varianza genética fue presentado por Searle (1971), y consiste en igualar los cuadrados medios con sus esperanzas. El sistema de ecuaciones lineales obtenido se resuelve para los componentes de varianza como funciones de los cuadrados medios.

El método de análisis de varianza puede dar lugar a estimaciones menores que cero, lo que es contradictorio dado que la varianza es la suma de cuadrados de las desviaciones respecto a la media. Esto de acuerdo a Searle (1971) puede ocurrir al ser falsa algunas de las suposiciones del análisis de varianza, como es la presencia de una población finita de t's, que da lugar a correlación entre ellos, ocurriendo lo mismo cuando los errores vienen de una población finita, o cuando es falsa la suposición de igualdad de distribuciones de las t's o de los errores (Castillo y Nevado, 1980).

Hallauer y Miranda, (1981), establecen que las estimas negativas de los componentes de varianza pueden deberse a un modelo inadecuado, inadecuado muestreo y técnicas experimentales inadecuadas.

Existen en la literatura diversos casos de estimaciones negativas de componentes de varianza genética, así Espiricueta *et al.*, (1973), encontraron estimaciones negativas de varianza aditiva y de dominancia al aplicar el modelo lineal, para estimar interacción génica no alélica en caracteres de variación continua en trigo, lo cual atribuyen a efectos epistáticos y a la interacción genético-ambiental.

Asimismo Salazar, *et al.*, (1975), al estudiar la herencia de la altura de planta en trigos duros encontró estimas negativas para varianza de dominancia atribuyendo esto a datos sesgados por el medio ambiente.

Por otra parte Sahagún y Molina (1994), en su evaluación de el efecto de la selección masal en las varianzas genéticas de la variedad de maíz Zac-58, encontraron estimas negativas para la varianza de dominancia y valores superiores a 100%, en relación a heredabilidad del carácter altura de planta.

La posibilidad de obtener en la práctica valores de heredabilidad superiores al 100%, es discutida por Mather (1964).

Respecto a aguacate Laví *et al.*, (1991) al realizar el estudio de segregantes autopolinizados, medios hermanos, cruza y recíprocos, respecto a los caracteres tamaño del árbol, intensidad de floración, densidad de floración, peso del fruto, longitud de la inflorescencia, tamaño de la semilla, tiempo de madurez fisiológica a

madurez de consumo y duración de la cosecha, encontraron desviaciones de dominancia que variaron de muy altas en relación a tamaño del árbol a bajas para el carácter tamaño de semilla. Por otra parte, reportan que el nivel de varianza genética aditiva varió de alta a mediana en la mayoría de las características con excepción del peso del fruto y densidad de floración para las cuales la varianza aditiva es baja.

Método de regresión progenie-progenitor.

Otra metodología para obtener componentes de varianza genética y heredabilidad es mediante la regresión media de la progenie sobre un progenitor y se obtiene dividiendo la covarianza media de la progenie-progenitor por la varianza de los progenitores, la cual es la varianza fenotípica de la población, siendo la regresión (Falconer, 1964):

$$b_{op}=(1/2)(V_A/V_P)=1/2(h^2).$$

Se considera el valor medio de la progenie de cada progenitor sin especificar el número de individuos en los cuales está basada la progenie.

Existen en la literatura diversos trabajos sobre estimación de heredabilidad y componentes de varianza genética mediante la regresión progenie-progenitor, sobre todo en el caso de cereales.

Así Aguedo y Márquez (1975), al estimar la heredabilidad por medio de la regresión progenie-progenitor y mediante componentes de varianza en una población de maíz en tres densidades de siembra, establecen que la regresión progenie sobre progenitor con frecuencia involucra datos de la progenie obtenidos en un año y del progenitor obtenidos el año anterior, lo que implica que cambios en el factor ambiente pueden reducir o aumentar la varianza fenotípica. Para el caso del aguacate esto toma particular relevancia dado que la progenie se establece o evalúa no solo años sino lustros después de que el progenitor ha alcanzado la edad madura, y en distintas condiciones de cultivo (suelo, portainjertos, enfermedades, etc.).

Aguedo y Márquez (1975), establecen que las estimas de heredabilidad que se obtienen en base a componentes de varianza son mayores que las estimas determinadas por el método de regresión, debido a que el método de componentes de varianza, al utilizar datos obtenidos en un solo año, elimina la variabilidad ambiental atribuida a años. Sin embargo, hacen notar que el método de regresión es el que se apeg a la realidad cuando se selecciona en base a los valores individuales, como es

el caso de la selección masal, mientras que el método de componentes de varianza tendrá aplicación en la selección familiar.

Para el caso del aguacate, Barrientos y Sánchez, (1982), realizaron un estudio de variabilidad de segregantes del cv. Colín V-33, estimando la heredabilidad para el carácter número de ramas, mediante el método de regresión progenie-progenitor, encontrando una estima de $h^2=0.74$.

En base a que el carácter número de ramas está negativamente correlacionado con la variable altura, concluyeron que existe alta heredabilidad para el carácter porte bajo.

En el caso de otros frutales Pérez (1992a) estimó la heredabilidad para resistencia a cenicilla en duraznero así como densidad y distribución de yemas para este frutal (Pérez, 1992b), encontrando valores de h^2 de 0.87 para el primer carácter y de 0.94 en promedio para el segundo, en familias derivadas de autofecundación y de 0.74 para familias obtenidas por hibridación.

MATERIALES Y METODOS

Descripción del area de estudio

El presente trabajo se realizó en el Campo Experimental "La Cruz" de la Fundación Salvador Sánchez Colín CICTAMEX S.C., ubicado en Coatepec Harinas, México, con características agroclimáticas reportadas por De La Cruz y Reyes,(1992).

Variables estudiadas

En el presente trabajo se estimaron los componentes de varianza genética de los siguientes caracteres: Proporción de area transversal de corteza (%), número de entrenudos, diámetro del tronco (cm), relación diámetro del follaje/altura, peso del fruto (g), peso de la semilla (g), porcentaje de pulpa y grosor de cáscara (mm).

5.4.-Métodos de estimación

Las metodologías utilizadas para la estimación de componentes de varianza genética y heredabilidad fueron:

a) Regresión progenitor-progenie.

Para aplicar esta metodología se evaluaron las características de las progenies utilizando el promedio de las mismas y procediendo a realizar la regresión respecto a los valores individuales de los progenitores maternos correspondientes. La estimación de la heredabilidad se hizo de acuerdo con la fórmula:

$$h^2=2(b)=\sigma^2_A/\sigma^2_P$$

Donde h^2 es la heredabilidad en sentido estrecho. Una vez obtenido el valor de la heredabilidad se obtuvo la varianza aditiva despejando de la fórmula anterior $\sigma^2_A = h^2 * \sigma^2_P$, dado que σ^2_P se puede estimar como la varianza de progenitores. Conociendo σ^2_P se puede estimar la varianza de dominancia aplicando la fórmula: $\sigma^2_D = \sigma^2_P - \sigma^2_A$

b) Covarianza de medios hermanos

Para el caso en que se tiene una muestra aleatoria de g grupos con una muestra de r individuos en cada uno de ellos, la explicación del valor genotípico del j -ésimo individuo del grupo i (Y_{ij}), se puede hacer de la forma:

$$Y_{ij} = u + g_i + e_{ij}$$

$$E(g_i, E_{ij}) = 0$$

$$i = 1, 2, \dots, g; j = 1, 2, \dots, r_i$$

$$E(g_i) = 0, E(g_i^2) = \sigma^2_g$$

$$E(E_{ij}) = 0, E(E_{ij}^2) = \sigma^2_e.$$

Para este modelo se encontró que (Kempthorne, 1969):

$$\text{Cov}(Y_{ij}, Y_{ij'}) = \sigma^2_g$$

Dado que las familias de medios hermanos tenían diferente número de miembros, el análisis de varianza se realizó de acuerdo con el modelo de un criterio de clasificación con números desiguales de individuos dentro de los grupos de medios hermanos. La forma general del análisis de varianza se muestra en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Análisis de varianza para grupos de familias de medios hermanos con el fin de obtener los componentes de varianza genética

Error! Bookmark not defined. Fuente de variación	Cuadrado Medio	Esperanza de cuadrados medios
Grupos (Familias de medios hermanos)	C_1	$\sigma^2_e + 1/(g-1)(\sum n_i - \sum n_i^2/N)\sigma_h^2$
W (Dentro de grupos)	C_2	σ^2_e

Ahora, como la covarianza de medios hermanos Cov (MH), en una población bajo apareamiento aleatorio es: $Cov (MH)=1/4*\sigma^2_A$

Entonces un estimador insesgado de la varianza aditiva sería $4\bar{\sigma}^2_h$, en donde $\bar{\sigma}^2_h$, es un estimador insesgado de σ^2_h . Así la estimación de la varianza aditiva se puede realizar de acuerdo con la expresión:

$$\bar{\sigma}^2_A=4(C_1-C_2)/k_1$$

En donde:

$N=\sum n_i$ Suma total de individuos

n_i =Número de observaciones para la hembra i

g =Número de hembras

$$k_1=1/(g-1)(\sum n_i-\sum n_i^2/N)$$

$$\sigma^2_h=(C_1-C_2)/k_1.$$

y C_1 y C_2 son los cuadrados medios observados correspondientes a las fuentes de variación "Entre grupos" y "Dentro de grupos" en el análisis de varianza (Cuadro 1).

La varianza de dominancia se estimó considerando que (Márquez y Sahagún, 1994):

$$\sigma^2_w=\sigma^2_{wg}+\sigma^2_{we}$$

$$\sigma^2_{wg}=\text{Var. genética total}-\sigma^2_G$$

$$=3/4(\sigma^2_A)+\sigma^2_D$$

$$\sigma^2_D=\sigma^2_{WG}-3/4(\sigma^2_A)$$

$$\sigma^2_D=\text{CM}(W)-3/4(\sigma^2_A)$$

Una vez determinada la varianza de dominancia se procedió a calcular la heredabilidad de la siguiente forma: $h^2=\sigma^2_A/(\sigma^2_A+\sigma^2_D)$.

RESULTADOS

Componentes de varianza genética y heredabilidad en la población estudiada.

En el cuadro 2 se muestran los componentes de varianza genética y heredabilidad obtenidos tanto por el método de regresión como por el de covarianzas. Se observa que el método de covarianzas produjo mayores estimas de la varianza aditiva que el método de regresión para cinco de los ocho caracteres evaluados. Respecto a la varianza de dominancia este método proporcionó los menores estimadores para todos los caracteres en comparación con el método de regresión. En consecuencia el método de covarianzas proporciona estimas de heredabilidad mayores que el método de regresión en seis de los ocho caracteres evaluados. Estos resultados concuerdan con lo establecido por Aguedo y Márquez (1975), quienes aseveran que las estimas de

heredabilidad que se obtienen con base en componentes de varianza genética son mayores que las determinadas por el método de regresión, atribuyendo esto a que al utilizar datos obtenidos en un sólo año se elimina la variabilidad ambiental atribuida a años. Sin embargo, la existencia de componentes de varianza genética negativas pueden estar asociadas con una deficiente técnica de muestreo o un inadecuado modelo (Hallauer y Miranda, 1981).

Estimaciones de varianzas negativas es un resultado que con cierta frecuencia se observa en la práctica del mejoramiento genético. Las explicaciones correspondientes han sido de naturaleza muy diversa. Por ejemplo Espiricueta *et al.* (1973), al encontrar este problema en caracteres de variación continua en trigo, lo atribuyeron a efectos epistáticos no considerados en el modelo. Análogamente Salazar *et al.* (1975) al estudiar altura de planta en trigos duros reportaron estimas negativas lo que exp[licaron en términos de datos sesgados por el ambiente.

Sahagún y Molina (1994), encontraron estimas negativas para la varianza de dominancia y valores de heredabilidad superiores a uno en su evaluación del efecto de la selección masal en la variedad de maíz Zac.58, respecto al caracter altura de planta.

El haber encontrado sólo una estima mayor a uno y sólo un componente de varianza negativo para el caracter área transversal de corteza mediante el método de regresión sugiere que bajo las condiciones en que se realizó el estudio este método es el más adecuado con propósito de realizar las estimaciones en cuestión.

Lo anterior concuerda con lo establecido por Aguedo y Márquez (1975), quienes establecen que el método de regresión es el que más se apega a la realidad cuando se selecciona en base a valores individuales. Es importante destacar que la estrategia de mejoramiento seguida en la población en estudio ha sido en base a selección individual (Sánchez *et al.*, 1991).

Los valores obtenidos mediante regresión concuerdan en magnitud con los reportados por Barrientos y Sánchez (1982) en sus estudios relacionados con el hábito de crecimiento del aguacate y con los reportados por González (1994a; 1994b), en sus trabajos sobre herencia de la resistencia a cenicilla y número de yemas florales en durazno.

Estrategia de mejoramiento del aguacate en base a los resultados obtenidos.

Con base en los resultados obtenidos se puede concluir que si el objetivo del mejoramiento es la modificación del hábito de crecimiento, una buena estrategia

podría ser algún esquema de selección recurrente tomando como índices de selección caracteres que presentan correlación significativa con la variable altura y alta heredabilidad tales como proporción de área transversal de corteza y relación diámetro del follaje /altura. Otros caracteres que se han asociado con el porte bajo tales como diámetro del tallo y número de entrenudos no presentaron correlación significativa con el porte y tienen baja heredabilidad por lo que no se recomiendan como índices de selección para porte bajo.

En relación a características del fruto tales como peso, porcentaje de pulpa y grosor de cáscara tienen alta heredabilidad por lo que se recomienda su mejoramiento mediante selección recurrente. El carácter peso de la semilla por tener mayor componente de varianza genética de dominancia se debe mejorar propiciando la hibridación ya sea mediante polinización manual o estableciendo individuos con características contrastantes en poliinjertos, técnica ésta ampliamente utilizada para la recombinación de caracteres por Sánchez *et al.*,(1991) en México y por Bergh (1992) en California.

Cuadro 2. Estimadores de componentes de varianza genética y heredabilidad para diversos caracteres por el método de covarianzas y regresión.

Error! Bookmark not defined.Character	Método de regresión				Método de covarianzas			
	σ^2A	σ^2D	h^2	S^1	σ^2A	σ^2D	h^2	S^1
Area transversal de corteza.	32.67	-2.97	1.1	*	49.8	-8.69	1.21	**
Número de entrenudos	1.54	12.45	0.1	NS	2.53	4.72	0.34	NS
Diámetro del tallo	1.06	9.50	0.1	NS	0.348	3.799	0.08	NS
Diámetro del follaje/altura	0.114	0.036	0.7	*	0.112	-0.002	1.01	**
Tamaño del fruto	13,346	272.89	0.9	*	40,265	-24,036	2.48	**
Peso de la semilla	92.16	163.84	0.4	NS	28.24	131.42	0.18	NS
Porcentaje de pulpa	71.94	2.97	0.9	*	18 531	-13,112	3.41	**

Error! Bookmark not defined. Caracter	Método de regresión				Método de covarianzas			
	σ^2A	σ^2D	h^2	S^1	σ^2A	σ^2D	h^2	S^1
Area transversal de corteza.	32.67	-2.97	1.1	*	49.8	-8.69	1.21	**
Número de entrenudos	1.54	12.45	0.1	NS	2.53	4.72	0.34	NS
Diámetro del tallo	1.06	9.50	0.1	NS	0.348	3.799	0.08	NS
Grosor de cáscara	0.2964	.006	0.9	*	0.68	-0.29	1.74	**

1/ Significancia.

CONCLUSIONES

Los caracteres proporción de area transversal de corteza, relación diámetro del follaje/altura, peso del fruto porcentaje de pulpa y grosor de cáscara tienen alta heredabilidad, por lo, que se pueden mejorar por selección.

Los caracteres número de entrenudos, diámetro del tallo y peso de la semilla tienen mayor componente de varianza de dominancia por lo que su heredabilidad es baja, requiriéndose hibridación para su mejoramiento.

El método de regresión media de la progenie sobre el progenitor materno proporcionó las mejores estimas de componentes de varianza genética y heredabilidad que el método de covarianzas bajo las condiciones de este estudio.

LITERATURA CITADA

Aguedo, C.L. y F. Márquez, S. 1975. Estimación de la heredabilidad por medio de la regresión progenie-progenitor usando componentes de varianza genética en una población de maíz en tres densidades de siembra. Agrocencia. 21:91-100.

Barrientos, P. and S. Sánchez C. 1983. Height variability obtained from a new dwarf avocado tree population. Acta Horticulturae. 140:163:165.

- Bergh, B.O. 1992. The origin, nature and genetic improvement of the avocado. Calif. Avocado Soc. Yrbk.pp. 61-75.
- Castillo M. A. y M. A. Nevado B. 1980. El método de análisis de varianza y la probabilidad de obtener estimaciones negativas de componentes de varianza. *Agrociencia* 40:145-180.
- De La Cruz T. E. y Reyes, A. J.C. 1992. Caracterización agroclimática del Municipio de Coatepec Harinas México.Memoria del Centro de Investigaciones Científicas y Tecnológicas del Aguacate en el Estado de México CICTAMEX. pp.47-52.
- Espericueta R. T., J. Ortíz C. y J. Molina G. 1973. Estimación de efectos génicos en el caracter panza blanca de *Triticum durum* Desf. *Agrociencia*. 11:85-94.
- Falconer, D.S. 1986. Introducción a la genética cuantitativa. Compañía Editorial Continental S.A. 384 p.
- Fisher, R. A. 1918. The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. *Trans. Royal Soc., Edinburgh*, 52: 399-433.
- Hallauer, A. R. and Miranda J.B.1981. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State University Press. pp. 37-44.
- Kempthorne, O. 1969. An introducción to genetic statistics. The Iowa University Press. Ames Iowa. U.S.A pp. 228.
- Lavi U., E. Lahav, A.Genizi, C. Degani, S. Gazit, and J. Hillel. 1991. Cuantitative genetic analysis of avocado traits and cultivars. *Plant Breeding*. 106: 149-160.
- Márquez, F. y J. Sahagún C. 1994. Estimation of genetic variances with maternal half sub families. *Maydica* 39: 197-201.
- Márquez S. F. J. Sahagún C y L. Sahagun C. 1994. Varianzas genéticas de poblaciones de maíz con familias de medios hermanos y hermanos completos.Memorias del XI Congreso Latinoamericano de genética y XV de genética. Monterrey N. L. p. 377.
- Mather, K. 1949. Principles of quantitative genetics.Burges Publishing Co. 152 p.
- Pérez G. S. 1992a. h^2 y herencia de la resistencia a la cenicilla en durazno. XIV Congreso Nacional de Fitogenética. Tuxtla Gutiérrez Chis. p 156.
- Pérez G. S. 1992b. Heredabilidad de la densidad y distribución de yemas en duraznero. XIV Congreso Nacional de Fitogenética. Tuxtla Gutiérrez Chis. p. 160.
- Sahagún C. J. y J.D. Molina G. 1994. Efecto de la selección mazal en las varianzas genéticas de la variedad de maíz Zac-58. Memorias del XI

- Congreso Latinoamericano de genética y XV de genética. Monterrey N. L. p. 377.
- Salazar, M. G., V. A. Rodríguez M. y M. A. Quiñones. 1975. Herencia de altura de planta en trigos duros (*Triticum durum* Desf.). *Agrociencia* . 21:133-143.
- Sánchez C. S., E. De La Cruz T. y M. Rubí A. 1991. Avances en el programa de selección y mejoramiento del aguacate. **En:** Tercera reunión nacional avances en el estudio de los recursos fitogenéticos de México. Sociedad Mexicana de Fitogenética A. C. pp. 295-307.
- Searle, S. R. 1971. Linear models. Jhon Willey and sons. New York.