



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

INSTITUTO DE HORTICULTURA

DOCTORADO EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

**ANÁLISIS DE CRUZAS DIALÉLICAS Y PROGENITORES EN
HIGUERILLA (*Ricinus communis* L.)**

Que como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

PRESENTA:

ISMAEL HERNÁNDEZ HERNÁNDEZ



DIRECCION GENERAL ACADEMICA
DIRECCION DE SERVICIOS ESCOLARES
ORIGINA DE EXAMENES PROFESIONALES

BAJO LA DIRECCIÓN DE:

Dr. CLEMENTE VILLANUEVA VERDUZCO

Dra. Ma. ANTONIETA GOYTIA JIMÉNEZ

Chapingo, Estado de México, México, marzo de 2018.

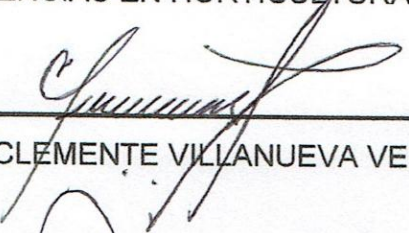


ANÁLISIS DE CRUZAS DIALÉLICAS Y PROGENITORES EN HIGUERILLA
(*Ricinus communis* L.)

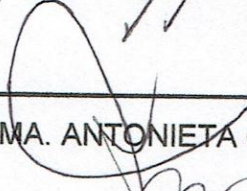
Tesis realizada por **Ismael Hernández Hernández** bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

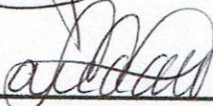
DIRECTOR


DR. CLEMENTE VILLANUEVA VERDUZCO

CO-DIRECTOR


DRA. MA. ANTONIETA GOYTIA JIMÉNEZ

ASESOR


DR. JAIME SAHAGÚN CASTELLANOS

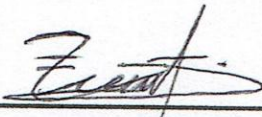
ASESOR


DR. MIGUEL ÁNGEL SERRATO CRUZ

ASESOR


DR. MIGUEL ÁNGEL SÁNCHEZ HERNANDEZ

LECTOR
EXTERNO


DRA. EVERT VILLANUEVA SÁNCHEZ

ÍNDICE DE CONTENIDO

LISTA DE CUADROS	V
AGRADECIMIENTOS	VI
DATOS BIOGRÁFICOS	VII
RESUMEN GENERAL	VIII
GENERAL ABSTRACT	IX
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL	10
LITERATURA CITADA	13
CAPÍTULO II. MARCO DE REFERENCIA GENERAL DEL ESTUDIO	14
<i>Concepto de Aptitud Combinatoria</i>	14
<i>Componentes de la varianza genética</i>	15
<i>Efectos maternos y recíprocos</i>	17
<i>Diseños dialélicos</i>	18
<i>Análisis de los diseños dialélicos</i>	19
LITERATURA CITADA	22
CAPÍTULO III. EFECTOS DE APTITUD COMBINATORIA Y HEREDABILIDAD PARA TRECE CARACTERES EN HIGUERILLA	26
RESUMEN	26
ABSTRACT	27
INTRODUCCIÓN	28
MATERIALES Y MÉTODOS	30
<i>Obtención de los cruzamientos dialélicos</i>	30
<i>Establecimiento del experimento dialélico</i>	31
<i>Caracteres de estudio</i>	31
<i>Diseño genético y análisis estadístico</i>	32
<i>Componentes de varianza genética</i>	33
<i>Análisis de progenitores y cruas</i>	34
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	35
<i>Análisis de varianza combinado</i>	35

<i>Componentes de varianza genética</i>	38
<i>Análisis de los progenitores</i>	40
<i>Análisis de las cruas</i>	42
<i>Efectos maternos y recíprocos</i>	43
CONCLUSIONES	46
BIBLIOGRAFÍA	47
CAPÍTULO IV. ACCIÓN GÉNICA, HEREDABILIDAD Y HETEROSIS DEL RENDIMIENTO DE SEMILLA Y	
CONTENIDO DE ACEITE EN HIGUERILLA.....	50
RESUMEN	50
SUMMARY	51
INTRODUCCIÓN	52
MATERIALES Y MÉTODOS	54
<i>Obtención de los cruzamientos dialélicos</i>	54
<i>Establecimiento del experimento dialélico</i>	55
<i>Determinación de contenido de aceite</i>	55
<i>Diseño genético y análisis estadístico</i>	56
<i>Componentes de varianza genética</i>	56
<i>Análisis de progenitores y cruas</i>	58
<i>Heterosis</i>	58
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	61
<i>Análisis de varianza</i>	61
<i>Componentes de varianza genética</i>	62
<i>Análisis de progenitores</i>	63
<i>Análisis de cruas</i>	64
CONCLUSIONES	68
BIBLIOGRAFÍA	69
CAPÍTULO V. DISCUSIÓN GENERAL.....	72
CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES GENERALES	75
APÉNDICES.....	76

LISTA DE CUADROS

CAPÍTULO III

CUADRO 1. CUADRADOS MEDIOS DEL ANÁLISIS DE VARIANZA COMBINADO DE CRUZAS DIALÉLICAS PARA 13 CARACTERES DE HIGUERILLA.	36
CUADRO 2. PROPORCIÓN (%) EN LAS CRUZAS, DE EFECTOS DE ACG, ACE, EM Y ER PARA 13 CARACTERES DE HIGUERILLA.....	37
CUADRO 3. ESTIMACIONES DE COMPONENTES DE VARIANZA, HEREDABILIDAD Y GRADO PROMEDIO DE DOMINANCIA DE 13 CARACTERES DE HIGUERILLA.	38
CUADRO 4. TIPOS DE ACCIÓN GÉNICA EN LA HERENCIA DE ALGUNOS CARACTERES DE HIGUERILLA. ..	40
CUADRO 5. ANÁLISIS DE LAS LÍNEAS PROGENITORAS DE HIGUERILLA SEGÚN SUS EFECTOS DE ACG Y VARIANZA DE ACE A TRAVÉS DE SUS CRUZAS EN PROMEDIO DE LOCALIDADES.....	41
CUADRO 6. ESTRUCTURA GENÉTICA Y GRADO DE DOMINANCIA EN PROMEDIO DE AMBIENTES PARA RENDIMIENTO DE 42 CRUZAS DIALÉLICAS DE HIGUERILLA.	44
CUADRO 7. EFECTOS MATERNOS DE SIETE PROGENITORES DE CRUZAMIENTOS DIALÉLICOS DE HIGUERILLA.....	45

CAPÍTULO IV

CUADRO 1. CUADRADOS MEDIOS PARA CONTENIDO DE ACEITE Y RENDIMIENTO DE SEMILLA DE CRUZAS DIALÉLICAS ENTRE SIETE LÍNEAS DE HIGUERILLA.	62
CUADRO 2. ESTIMACIONES DE COMPONENTES DE VARIANZA, HEREDABILIDAD Y GRADO DE DOMINANCIA DE CONTENIDO DE ACEITE Y RENDIMIENTO DE SEMILLA DE CRUZAS DIALÉLICAS ENTRE SIETE LÍNEAS DE HIGUERILLA.....	63
CUADRO 3. ESTIMACIONES DE EFECTOS DE ACG, VARIANZA DE LOS EFECTOS DE ACE, EFECTOS MATERNOS Y HETEROSIS VARIETAL PARA CONTENIDO DE ACEITE DE SIETE LÍNEAS DE HIGUERILLA....	64
CUADRO 4. GRADO DE DOMINANCIA, ESTRUCTURA GENÉTICA Y HETEROSIS DEL CONTENIDO DE ACEITE Y RENDIMIENTO DE SEMILLA DE 42 CRUZAS DIALÉLICAS DE HIGUERILLA.	67

AGRADECIMIENTOS

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)**, por la beca otorgada durante el periodo 2014-2017 para la realización de mis estudios de doctorado.

Al **Grupo Interdisciplinario de Investigación en Bioenergéticos para el Desarrollo Rural Sustentable (GIIBD)**, de la Universidad Autónoma Chapingo, por el apoyo brindado durante el establecimiento y toma de datos de los experimentos en campo y en laboratorio.

Al **Fondo Sectorial SAGARPA-CONACyT**, por el financiamiento del Proyecto 171659 “Mejoramiento genético de higuierilla (*Ricinus communis* L.)”.

Al **Dr. Clemente Villanueva Verduzco**, por su acertada dirección en el diseño y ejecución del proyecto de tesis, también por la confianza depositada en mi persona para llevar a cabo esta investigación.

A la **Dra. Ma. Antonieta Goytia Jiménez**, Directora del Proyecto “**Mejoramiento genético de higuierilla (*Ricinus communis* L.)**”, por el apoyo brindado para la realización de esta investigación y por compartir conmigo su experiencia en el cultivo.

Al **Dr. Jaime Sahagún Castellanos**, por su asesoría en el análisis genético-estadístico de datos y sus valiosos aportes para mejorar el trabajo de investigación.

Al **Dr. Miguel Ángel Serrato cruz**, por sus valiosos aportes a través de observaciones, correcciones y consejos durante la ejecución del proyecto y escritura de la tesis.

Al **Dr. Miguel Ángel Sánchez Hernández**, por su indispensable apoyo en la operación de los programas genético-estadísticos para el análisis de datos.

DATOS BIOGRÁFICOS

Ismael Hernández Hernández nació el 27 de abril de 1985, en Zacualtipanito, municipio de Tepehuacán de Guerrero, Hidalgo. Sus estudios de Primaria y Secundaria los cursó en su comunidad de origen. En el año 2000 ingresó a la Preparatoria Agrícola de la Universidad Autónoma Chapingo. Durante el periodo 2003-2007 se formó como Ingeniero Agrónomo Especialista en Fitotecnia por la misma Universidad. La Maestría en Ciencias la realizó en el Programa de Recursos Genéticos y Productividad-Genética, del Colegio de Postgraduados en Ciencias Agrícolas (2009-2011). En 2014 inició su Doctorado en Ciencias en Horticultura, en el Instituto de Horticultura de la Universidad Autónoma Chapingo. Ha laborado como investigador asociado en el INIFAP-Campo Experimental Valle de Culiacán (2012) y como Facilitador en el Proyecto de Seguridad Alimentaria para Zonas rurales (PESA SAGARPA-FAO) en la Huasteca Hidalguense (2013). También ha dirigido/asesorado a tesis de licenciatura de la Universidad Autónoma Chapingo y de Maestría de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí.

RESUMEN GENERAL

ANÁLISIS DE CRUZAS DIALÉLICAS Y PROGENITORES EN HIGUERILLA (*Ricinus communis* L.)¹

La higuera es uno de los cultivos con mayor potencial para la producción de biodiesel, debido a su elevado contenido y calidad de aceite. Para estimar los efectos de aptitud combinatoria, heredabilidad y detectar híbridos sobresalientes; se condujo un experimento dialélico, con siete líneas s_5 de higuera y sus 42 cruas posibles (Diseño I, Modelo II de Griffing). La evaluación se llevó a cabo en Chapingo, Estado de México y San Juan Chilateca, Oaxaca. Adicionalmente, en el experimento de Oaxaca se estimaron los efectos de aptitud combinatoria, heredabilidad y heterosis del contenido de aceite. Los resultados indicaron que, en la población obtenida de la recombinación entre líneas, los efectos aditivos fueron más importantes que los de dominancia para: rendimiento de semilla por planta (RP) y por ha (RT), número de racimos secundarios (NRS), número de racimos terciarios (NRT), número total de racimos (NTR), longitud de racimos (LPR), número de cápsulas por racimo (NPF), peso de 100 semillas (PCS), días a antesis (DAN), días a madurez (DMF), número de entrenudos al racimo primario (NEP) y altura de planta (AF). La heredabilidad en sentido estricto fue alta (41.8 a 79.9 %) para NEP, NPF y PCS; media (21.1 a 34.5 %) para DAN, DMF, LPR, RP, RT y AF; y baja (0.5 a 6.5 %) para NRS, NRT, número de racimos cuaternarios (NRC) y NTR. Se detectaron cinco híbridos de alto rendimiento de semilla (3.14 a 3.84 t ha⁻¹). Las cruas HC98 x HOD, HOD x HOV y HOV x HOD pueden ser utilizadas como híbridos o como población base para selección recurrente (ACG≈ACE). Las cruas HD1 x HOD y HOV x HD1 pueden ser usadas como variedades de polinización libre (ACG>ACE). Los efectos de dominancia para contenido de aceite, fueron más importantes que los aditivos. El contenido promedio de aceite en los progenitores y cruas fue de 46.7 y 48.4 %, respectivamente. La heterosis media fue de 1.7 % y la heterosis varietal varió de -2.7 a 3.7 %. Se detectaron cinco híbridos de alto contenido de aceite (54 a 57 %), mismos que presentaron los valores más altos de heterosis específica (3.4 a 9.5 %) y respecto al mejor progenitor (3.5 a 26.5 %).

Palabras clave: *Ricinus communis*, Aptitud Combinatoria General, Aptitud Combinatoria Específica, Diseños Dialélicos.

¹Tesis de Doctorado en Ciencias en Horticultura, Universidad Autónoma Chapingo.

Autor: Ismael Hernández Hernández.

Director de tesis: Dr. Clemente Villanueva Verduzco.

Co-director de tesis: Dra. Ma. Antonieta Goytia Jiménez.

GENERAL ABSTRACT

ANALYSIS OF DIALLEL CROSSES AND PROGENITORS IN CASTOR (*Ricinus communis*)²

Castor is one of the crops with the greatest potential for the biodiesel production, due to its high content and quality of oil. In order to estimate the combining ability effects, heritability and detect outstanding hybrids; a diallel experiment was conducted, with seven s_5 lines of castor and their 42 possible crosses (Design I, Model II of Griffing). The evaluation was carried out in Chapingo, Mexico State and San Juan Chilateca, Oaxaca. In the Oaxaca experiment, the combining ability effects, heritability, and heterosis for oil content were estimated. The results indicated that, in the population obtained from the recombination among lines, additive effects were more important than dominance for: seed yield per plant (RP) and per ha (RT), number of secondary racemes (NRS), number of tertiary racemes (NRT), total number of racemes per plant (NTR), racemes length (LPR), number of capsules (NPF), weight of 100 seeds (PCS), days to anthesis (DAN), days to maturity (DMF), number of internodes to the primary raceme (NEP) and plant height (AF). Strict sense heritability was high (41.8 to 79.9 %) for NEP, NPF and PCS; medium (21.1 to 34.5 %) for DAN, DMF, LPR, RP, RT and AF; and low (0.5 to 6.5 %) for NRS, NRT, number of quaternary racemes (NRC) and NTR. Five hybrids of high seed yield were detected (3.14 to 3.84 t ha⁻¹). The crosses 15 (HC98 x HOD), 22 (HOD x HOV) and 28 (HOV x HOD) can be used as hybrids or as a base population for recurrent selection (ACG $\approx$ ACE). Crosses HD1 x HOD and HOV x HD1 can be used as open pollinated varieties (ACG > ACE). The dominance effects for oil content were more important than the additive effects. The content of oil in the parents and crosses were 46.7 % and 48.4 %, respectively. The average heterosis was 1.7% and the varietal heterosis varied from -2.7 to 3.7 %. Five high oil content hybrids were found (54 to 57 %), which presented the largest values of specific heterosis (3.4 to 9.5 %) and with respect to the best parent (3.5 to 26.5 %).

Keywords: *Ricinus communis*, General Combining Ability, Specific Combining Ability, diallel designs.

²Doctoral thesis in Horticultural Sciences, Chapingo Autonomous University.

Author: Ismael Hernández Hernández.

Thesis Director: PhD Clemente Villanueva Verduzco.

Co-director of thesis: PhD Ma. Antonieta Goytia Jiménez.

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

La higuera (*Ricinus communis* L., $2n=2x=20$) es una planta oleaginosa de la familia Euphorbiaceae, con probable centro de origen en el este de Etiopía, India y la cuenca sudoriental mediterránea. Debido al alto contenido de aceite en sus semillas (40-60 %), con propiedades químicas únicas, tiene múltiples usos en industrias como la automotriz, aeronáutica, farmacéutica, cosmetológica, de fertilizantes, de pesticidas y de biocombustibles para la obtención de biodiesel y bioturbosina (Punewar *et al.*, 2017; Singh *et al.*, 2015).

A partir de 1920, países como Estados Unidos, la Ex URSS, China, India y Brasil, emprendieron programas de mejoramiento genético de higuera, mediante selección masal e hibridación, principalmente para incrementar el rendimiento de semilla, contenido de aceite, resistencia a enfermedades fungosas y reducción del porte para mecanizar la cosecha. Así, se obtuvieron con cierto éxito a lo largo del siglo XX, variedades con éstas y otras características agronómicas deseables, como indehiscencia de frutos, reducción del ciclo, genotipos enanos, líneas pistiladas, genotipos resistentes a sequía y tolerantes a sales (Anjani, 2014).

En México la higuera se distribuye a lo largo de todo el territorio, adaptándose a diferentes condiciones ambientales, suelos y altitudes desde el nivel del mar hasta 3000 m. En los últimos años, sobre todo a partir de la creación de la Ley de Promoción y Desarrollo de los Bioenergéticos (DOF, 2008), se ha promovido como cultivo industrial para la obtención de biodiesel y otros co-productos. El resultado ha sido un aumento de la superficie cultivada y demanda de semillas.

Actualmente no se cuenta con suficientes materiales mejorados para cubrir la demanda. En el Catálogo Nacional de Variedades Vegetales 2017 (SNICS, 2017) sólo se tienen inscritas cuatro variedades, y la semilla importada pocas veces se

adapta o alcanza rendimientos aceptables. Esta situación pone de manifiesto la necesidad de crear programas de mejoramiento genético que permitan concentrar las características genéticas y agronómicas deseables en materiales de alto rendimiento, para impulsar sistemas de producción rentables. En general se buscan variedades de alto rendimiento de semilla, ciclo corto, frutos indehiscentes, maduración uniforme, resistentes a enfermedades fungosas, con alto contenido de aceite, poca ramificación y de porte bajo, para mecanizar la cosecha.

Para emprender un programa de mejoramiento genético, es esencial conocer los efectos de Aptitud Combinatoria General y Específica, así como los efectos maternos y recíprocos (Montesinos, 2007). La ACG es principalmente una medida de los efectos aditivos de los genes y epistáticos aditivo x aditivo. En cambio, la varianza de la ACE se asocia a los efectos no aditivos, incluyendo la dominancia, epistasis e interacción (Sprague y Tatum, 1942).

Si predominan los efectos de ACG, se debe optar por estrategias de mejoramiento genético por selección; cuando son más importantes los efectos de ACE, la hibridación es la mejor opción. Si ambos tipos de acción génica son importantes, se pueden explotar simultáneamente, ya sea empleándose como sintéticos o como población base para selección recíproca recurrente (Comstock *et al.*, 1949; Serrano y Mendoza, 1990).

En 2015 se estableció un lote de polinizaciones en el Campo Experimental San Ignacio, de la Universidad Autónoma Chapingo, Estado de México, con siete S_5 líneas de higuera. Los 42 cruzamientos dialélicos posibles obtenidos (21 cruza directas y 21 cruza recíprocas) y las siete líneas progenitoras, se sembraron en 2016 en un experimento dialélico completo (Diseño I, Modelo II de Griffing), en Chapingo, Estado de México y San Juan Chilateca, Oaxaca. Se empleó un diseño experimental completamente al azar con seis repeticiones.

Se estudiaron 14 caracteres agronómicos: (1) número de racimos secundarios, (2) número de racimos terciarios, (3) número de racimos cuaternarios, (4) número total de racimos por planta incluyendo el racimo primario, (5) longitud de racimos, (6) número de cápsulas por racimo, (7) peso de 100 semillas, (8) rendimiento de semilla por planta, (9) rendimiento de semilla por hectárea, (10) días a anthesis del racimo primario, (11) días a madurez fisiológica del racimo primario, (12) número de entrenudos al racimo primario y (13) altura de planta. Adicionalmente, en el experimento de Oaxaca, se determinó (14) el contenido de aceite de semillas de los tratamientos de tres de los seis bloques sembrados.

Además del planteamiento general introductorio en el Capítulo I, se desarrolla el Capítulo II sobre el marco referencial general de la investigación y otros capítulos específicos. En el capítulo III se presentan los efectos de Aptitud Combinatoria, componentes de varianza genética y heredabilidad de los 13 caracteres evaluados en ambas localidades. En análisis genético-estadístico se hizo según el Diseño I, Modelo II de Griffing, empleando el algoritmo propuesto por Montesinos (2007) para el análisis de varianza combinado por localidades. El Capítulo IV aborda la estimación de los efectos de Aptitud Combinatoria, componentes de varianza genética, heredabilidad y heterosis del contenido de aceite y rendimiento de semilla del experimento dialélico completo, establecido en San Juan Chilateca, Oaxaca. El análisis dialélico se hizo conforme al Diseño I, Modelo II de Griffing (1956), empleando el algoritmo desarrollado por Montesinos (2006). La heterosis media, varietal, específica, y respecto al mejor progenitor, se estimó con el Modelo II de Gardner y Eberhart (1966).

LITERATURA CITADA

- Anjani K. (2014)** A re-evaluation of castor (*Ricinus communis* L.) as a crop plant. *CAB Reviews* 9:1–21.
- Bhavesh B.G. (2010)** Assessment of genetic diversity in castor (*Ricinus communis* L.) using RADP and ISSR markers. *Industrial Crops and Products* 32:491-498.
- Comstock R.E. and H.F. Robinson (1952)** Estimation of Average of Dominance of Genes. In: Heterosis. Ames, Iowa State College Press. pp 494-516.
- Diario Oficial de la Federación (2008)** Ley de Promoción y Desarrollo de los bioenergéticos. Poder Ejecutivo Federal. Distrito Federal, México. 12 p.
- Gardner C.O. and S.A. Eberhart (1966)** Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22: 439-452.
- Griffing B. (1956)** Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biology Science* 9:463-491.
- Hernández X.E. (1988)** La agricultura tradicional en México. *Comercio Exterior* 38:673-678.
- Montesinos L.O.A., L.A.A. Mastache, I.E. Luna y C.J.V. Hidalgo (2007)** Mejor predictor lineal e insesgado combinado de los diseños uno y tres de Griffing. *Técnica Pecuaria en México* 45:131-146.
- Punewar A.A., A.S. Patil, H.R. Nandanwar, S.M. Patel and B.N. Patel (2017)** Genetic dissection of heterosis and combining ability in castor (*Ricinus communis* L.) with line x tester analysis. *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences* 5:77-86.
- Serrano C.L. y O.L. Mendoza (1990)** Formación de híbridos de sorgo para grano III. Proposición de un modelo de selección de progenitores con base en sus parámetros genéticos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 13:44-55.
- Servicio Nacional de Inspección y certificación de semillas (2017)** Catálogo Nacional de Variedades Vegetales No. 13. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (Editor). Ciudad de México, México. 38 p.
- Singh A.S., S. Kumari S, A.R. Modi, B.B. Gajera, S. Narayanan and N Kumar (2015)** Role of conventional and biotechnological approaches in genetic improvement of castor (*Ricinus communis* L.). *Industrial Crops and Products* 74:55–62.
- Sprague G.F. and L.A. Tatum (1942)** General vs. Specific combining ability in single crosses of corn. *Journal American Society Agronomy* 34: 923-932.

CAPÍTULO II. MARCO DE REFERENCIA GENERAL DEL ESTUDIO

La higuera es uno de los cultivos oleaginosos más antiguos, pero durante mucho tiempo su producción se ha concentrado en unos pocos países como India, China y Brasil. De un kilogramo de semilla se obtienen más de 480 g de aceite, compuesto de 80 a 90 % por ácido ricinoleico, un ácido graso que le confiere propiedades únicas. Además, contiene entre 3.5 y 32.2 g kg⁻¹ de ricina, una de las toxinas más potentes del mundo (Severino *et al.*, 2012).

En varios países se está retomando como un cultivo industrial, por lo que se han emprendido programas de rescate y conservación de germoplasma, desarrollo de paquetes tecnológicos y mejoramiento genético, entre otros. Respecto al último punto, existen algunos estudios encaminados a determinar la magnitud de la heterosis y los tipos de acción génica involucrados en la herencia de los caracteres de interés agronómico. Esta información puede obtenerse con diferentes diseños genéticos, cada uno con diferente grado de complejidad y exactitud de la información arrojada. Destacan, por ejemplo, los diseños I, II y III de Comstock y Robinson (1948, 1952), el de Hayman (1954, 1958, 1960), el de Kempthorne (1957), el de Gardner y Eberhart (1966), y los diseños dialélicos de Griffing (1956a, b).

Concepto de Aptitud Combinatoria

La aptitud combinatoria es un concepto determinante para conocer el potencial de las líneas endogámicas en la formación de híbridos. Inicialmente se usó para clasificarlas con base en el rendimiento de sus cruza en diseños dialélicos (Hallauer *et al.*, 2010). Posteriormente, Sprague y Tatum (1942) lo redefinieron bajo los conceptos de Aptitud Combinatoria General (ACG) y Aptitud

Combinatoria Específica (ACE): la ACG se refiere al comportamiento promedio de una línea en sus combinaciones híbridas, y la ACE a los casos en los que ciertas combinaciones se comportan relativamente mejor o peor de lo esperado, con base en el comportamiento promedio de las líneas involucradas.

Falconer y Mackay (1996) definieron la ACG como el valor promedio de todas las F_1 , que tienen una línea parental en común, desviado de la media general de los cruces; mientras que la ACE, como la desviación de una cruce, respecto a su valor esperado (la suma de las ACGs de sus dos líneas parentales). En términos estadísticos, las ACGs son los efectos principales y la ACE es una interacción.

Componentes de la varianza genética

La estimación de los componentes de varianza provee información acerca de la estructura genética de las poblaciones, permitiendo al fitomejorador seleccionar el método adecuado de mejoramiento (Hallauer *et al.*, 2010).

La varianza genética se divide en varianza aditiva, varianza de dominancia y componentes epistáticos (Falconer y Mackay, 1996). Con la estimación de las varianzas de los efectos de ACG y ACE, se pueden estimar las varianzas aditivas y de dominancia respectivamente. La varianza de ACG es principalmente una medida de los efectos aditivos y epistáticos aditivo x aditivo, susceptibles de selección; mientras que la varianza de ACE se asocia con los efectos no aditivos, incluyendo la dominancia, la interacción y otros tipos de efectos epistáticos (Sprague y Tatum, 1942).

La varianza aditiva es la principal determinante de las propiedades genéticas observables en la población, de la respuesta a la selección y es la causa del parecido entre parientes. La partición de la varianza aditiva respecto al resto (no aditiva y ambiental) proporciona el cociente denominado heredabilidad del carácter (Falconer y Mackay, 1996).

Con base en los valores genotípicos de las cruzas F_1 , se pueden presentar tres escenarios:

1. $ACG > ACE$. Los efectos aditivos predominan sobre los no aditivos. Si son de alto rendimiento, las cruzas pueden utilizarse como variedades sintéticas, ya que las generaciones avanzadas no presentarán depresión endogámica significativa (Serrano y Mendoza, 1990).
2. $ACG < ACE$. Los efectos no aditivos son mayores que los aditivos. Las cruzas no deben usarse como sintéticos debido a la depresión endogámica en generaciones posteriores (Serrano y Mendoza, 1990). Si además existe alta heterosis, se recomienda explotar el vigor híbrido (Márquez, 1988).
3. $ACG = ACE$. Ambos tipos de acción génica son importantes y se pueden explotar simultáneamente para mejorar la población, con selección recíproca recurrente (Comstock *et al.*, 1949). La depresión endogámica será baja en generaciones avanzadas, por lo que la craza puede usarse como sintético y como población base para selección recurrente (Serrano y Mendoza, 1990).

Una craza será de alto rendimiento si las dos líneas involucradas son de alta ACG o si su efecto de ACE es alto y al menos una de sus líneas es de alta ACG. Por el contrario, si las líneas son de baja ACG y su efecto de ACE es bajo, el rendimiento de la craza será bajo (Reyes *et al.*, 2004).

Diversos estudios para conocer la acción génica de los caracteres de interés agronómico de la higuera han arrojado resultados contrastantes. Días a floración, días a madurez, número de cápsulas del racimo secundario, rendimiento de semilla por planta y contenido de aceite en semillas, son reportados como caracteres donde predominan los efectos de dominancia; para longitud del racimo secundario y número de racimos secundarios por planta, que han sido poco estudiados, predominan los efectos aditivos; mientras que para

altura de planta al racimo primario, número de nudos al racimo primario, longitud de racimo primario, número de cápsulas del racimo primario, número total de racimos por planta y peso de 100 semillas, son importantes tanto la acción génica aditiva como de dominancia (Aher *et al.*, 2015; Chaudhari y Patel, 2014; Golakia *et al.*, 2015; Hooks *et al.*, 1971; Mehta, 2000; Nóbrega *et al.*, 2010; Okoh *et al.*, 2007; Patel *et al.*, 2008a; Patel *et al.*, 2008b; Patel *et al.*, 2012; Patel *et al.*, 2015; Patel y Chauhan, 2013; Patel y Pathak, 2006; Punewar *et al.*, 2017; Ramesh *et al.*, 2013; Sapovadiya *et al.*, 2015; Solanki y Joshi, 2000; Sridhar *et al.*, 2009).

Efectos maternos y recíprocos

Adicional a la determinación de las varianzas de Aptitud Combinatoria General y Específica, es de gran importancia conocer los efectos maternos y recíprocos, debido a que proporcionan un panorama de las interacciones de ACG y ACE, con los diferentes ambientes en los cuales se ensayan los materiales (Montesinos, 2003).

El concepto de efecto materno (EM) se refiere a la influencia del progenitor femenino sobre el comportamiento medio de un carácter en la progenie con relación a cuando se usa como macho. El EM puede aumentar o disminuir la heterosis, dependiendo de la elección del progenitor como hembra o como macho. También es causante de que a veces, la F_2 exhiba más heterosis que la F_1 (Chahal y Gosal, 2008).

El efecto recíproco (ER) se refiere a los casos en los que ciertas cruas de progenitores, no se comportan de igual manera en su forma directa y en su forma recíproca (Mastache *et al.*, 1999). El efecto recíproco permite detectar variación debida a genes ligados al sexo y a los efectos maternos (Griffing, 1956b).

Los efectos materno y recíprocos se pueden estimar con los métodos I y III de Griffing (1956b), como la diferencia $m_i - m_j$, cuando se invierte el orden de los

progenitores de cada craza en particular; es decir, cuando m_i , de participar como progenitor femenino, pasa a m_j como progenitor masculino. Si $EM > 0$, significa que sus efectos como hembra son mayores que cuando se emplea como macho en la correspondiente craza recíproca; por lo que dicho progenitor es mejor en su craza directa.

Diseños dialélicos

Los diseños de apareamientos dialélicos de Griffing son ampliamente usados en los programas de mejoramiento genético para estimar los efectos de Aptitud Combinatoria General y Aptitud Combinatoria Específica de los progenitores y sus cruza, así como los componentes de varianza genética; permitiendo la detección de progenitores y cruza superiores (Hallahuer *et al.*, 2010).

Griffing (1956b) definió los cruzamientos dialélicos como un conjunto de máximo p^2 genotipos obtenidos a partir de la craza de p líneas endogámicas, pudiendo incluir las autofecundaciones, las cruza directas y las cruza recíprocas. En el diseño I se evalúa los p progenitores, las $p(p - 1)/2$ cruza directas y $p(p - 1)/2$ cruza recíprocas; en el diseño II, los p progenitores y las $p(p - 1)/2$ cruza directas; el diseño III solo incluye a las $p(p - 1)/2$ cruza directas y $p(p - 1)/2$ recíprocas; en el diseño IV solo se contemplan las $p(p - 1)/2$ cruza directas.

Los diseños de apareamientos dialélicos presentan algunas limitantes operativas y metodológicas. Si p es el número de progenitores evaluados, el total de cruza posibles es igual a $p(p - 1)$, aumentando rápidamente cuando el valor de p crece; por ello, generalmente se usan menos de 10 progenitores, de otro modo, la conducción de tales experimentos se vuelve sumamente laboriosa (Rojas, 1968). La obtención de los cruzamientos puede dificultarse, ya que se requiere un gran trabajo en campo para llevar a cabo las emasculaciones y polinizaciones, sobre

todo en especies autóгамas y en cultivos que producen poca semilla (Sahagún-Castellanos *et al.*, 2003). En el análisis de varianza, a medida que el número de progenitores aumenta, disminuye la precisión de las estimaciones; e.g., con 15 progenitores, pueden ensayarse hasta 105 cruza simples, produciéndose 14 grados de libertad para estimar la varianza de Aptitud Combinatoria General, y 90 grados de libertad para estimar la varianza de Aptitud Combinatoria Específica, por lo que el primer parámetro resulta estimado con desventaja en comparación con el segundo (Martínez 1983).

Martínez (1983) sistematizó el material disperso en la literatura, en un manual descriptivo sobre el diseño y análisis de los experimentos de cruza dialélicas, corrigiendo algunos aspectos confusos de la teoría, la estimación de efectos maternos, y desarrollando métodos para dialélicas parciales con efectos maternos.

En higuera, el diseño genético más utilizado ha sido el diseño de línea x probador de Kempthorne (1957), tanto como para estudios de aptitud combinatoria, como de heterosis (Chaudhari *et al.*, 2017; Chaudhari & Patel 2014; Golakia *et al.*, 2008; Golakia *et al.*, 2015; Patel *et al.*, 2012; Patel *et al.*, 2015; Punewar *et al.*, 2017; Ramesh *et al.*, 2013; Sapovadiya *et al.*, 2015; Sridhar *et al.*, 2009). En menor medida se han usado los diseños dialélicos parciales de Griffing (Aher *et al.*, 2015; Chaudhari *et al.*, 2011; Hooks *et al.*, 1971; Mehta, 2000; Nóbrega *et al.*, 2010; Okoh *et al.*, 2007; Solanki & Joshi, 2000).

Análisis de los diseños dialélicos

Respecto a los elementos del modelo matemático para el diseño de bloques al azar, Griffing (1956b) consideró cuatro supuestos: (1) los efectos de las variedades y de los bloques son constantes, (2) los efectos de las variedades son variables aleatorias y los de los bloques son constantes, (3) los efectos de las

variedades son constantes y los de los bloques son variables aleatorias, y (4) ambos efectos son variables aleatorias.

El supuesto (1) se conoce como modelo I o de efectos fijos, en el que todos los efectos, excepto el del error, se consideran constantes. El supuesto (4) se designa como modelo II, de efectos aleatorios o de componentes de varianza, en este, todos los efectos excepto el de la media general son variables aleatorias. Los supuestos (2) y (3) se denominan modelos mixtos (Griffing, 1956b).

Bajo el modelo de efectos fijos, se asume que los genotipos se eligen arbitrariamente y no representan una muestra aleatoria de la población. Los objetivos son comparar la aptitud combinatoria de los padres e identificar las mejores combinaciones. Por lo tanto, el interés principal es estimar los efectos de aptitud combinatoria y calcular los errores estándar apropiados para diferenciar entre los efectos (Griffing, 1956b).

En el modelo de efectos aleatorios, se asume que los progenitores son una muestra aleatoria representativa de una población sobre la cual se pueden hacer inferencias. El interés es estimar los componentes genéticos y ambientales de la varianza poblacional con algún método dialélico, comparando los cuadrados medios observados con los esperados bajo el análisis de varianza apropiado (Griffing, 1956b).

Con modelo de efectos fijos se busca obtener los mejores predictores lineales e insesgados de funciones lineales paramétricas estimables; mientras que, bajo el modelo de efectos aleatorios, el interés se centra en la estimación de los componentes de varianza. El análisis de los experimentos dialélicos, se ha conducido bajo estos dos puntos de vista: con el primero se estiman los efectos de ACG y ACE, y con el segundo, los componentes de varianza (Montesinos, 2003).

Inicialmente, el análisis de los diseños dialélicos se basaba en el modelo de efectos fijos, a pesar de la naturaleza aleatoria de los componentes de varianza

genética. Bajo este modelo se obtenían estimadores insesgados, pero no de mínima varianza (Montesinos, 2003).

Mastache (1998) y Mastache *et al.* (1999) desarrollaron la metodología para obtener los mejores predictores lineales e insesgados (MPLI) de Aptitud Combinatoria General y de efectos maternos con base en el modelo de efectos mixtos, en los experimentos de cruzas dialélicas. Posteriormente, Montesinos (2003) derivó los MPLI de Aptitud Combinatoria Específica y de efectos recíprocos basado en el modelo de efectos mixtos; además presentó un análisis en forma manual, así como algoritmos computacionales en SAS-IML para obtener los predictores y un análisis completo de los experimentos dialélicos, establecidos en un diseño de bloques completos al azar. El análisis combinado a través de ambientes, de los diseños I y III de Griffing establecidos en experimentos de bloques completos al azar fue desarrollada por Montesinos *et al.* (2007).

LITERATURA CITADA

- Aher A.R., K.V. Patel, M.P. Patel and J.A. Patel (2015)** Genetic analysis of seed yield and component characters over environments in castor (*Ricinus communis* L.). *Electronic Journal of Plant Breeding* 6:141-149.
- Chahal G.S. and S.S. Gosal (2008)** Genetic basis of heterosis In: *Principles and procedures of plant breeding: biotechnological and conventional approaches*. Alpha Science International Ltd. Harrow, U.K. 604 p.
- Chaudhari G. and B.N. Patel (2014)** Combining ability and gene action for yield and yield component characters of newly developed castor (*Ricinus Communis* L.) hybrid. *International Journal of Research and Scientific Innovation* 1:497-500.
- Chaudhari G.R., J.H. Chaudhary, S.A. Gupta, S. R. Patel and S.K. Parmar (2017)** Heterosis for Seed Yield and its Contributing Attributes in Castor (*Ricinus communis* L.). *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 6: 2088-2092.
- Chaudhari K.N., R.F. Chaudhary, D.K. Patel, H.N. Patel, H.C. Pathak and B.H. Prajapari (2011)** Heterosis for seed yield and yield components over environments in castor (*Ricinus communis* L.). *Electronical Journal of Plant Breeding* 2: 372-376.
- Comstock R.E. and H.F. Robinson (1948)** The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4:254-66.
- Comstock R.E. and H.F. Robinson (1952)** Estimation of Average of Dominance of Genes. In: *Heterosis*. Ames, Iowa State College Press. pp 494-516.
- Comstock R.E. Robinson H.F. and H.F. Harvey (1949)** A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agronomy Journal* 41:360-67.
- Falconer D.S. and T.F.C. Mackay (1996)** Introducción a la genética cuantitativa. 4ª edición. Ed. Acriba S. A., Zaragoza, España. 469 p.
- Gardner C.O. and S.A. Eberhart (1966)** Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22: 439-452.
- Golakia P.R., B.A. Monpara and V.K. Poshiva (2008)** Heterosis for yield determinants over environments in castor, *Ricinus communis* L. *Journal of Oilseeds Research* 25:25-28.
- Golakia P.R., V.K. Poshiva and B.A. Monpara (2015)** Identification of superior donor parents for earliness through combining ability in castor. *International Journal of Research in Plant Science* 5:26-31.
- Griffing B. (1956a)** A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity* 10:31-50.

- Griffing B. (1956b)** Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biology Science* 9:463-491.
- Hallauer A.R., M.J. Carena and J.B.M. Filho (2010)** Quantitative Genetics in Maize Breeding. Eds. Hallauer AR, Carena MJ and Filho JBM. New York. Springer. 680 p.
- Hayman B.I. (1954)** The theory and analysis of variance of diallel crosses. *Genetics* 39:789-809.
- Hayman B.I. (1958)** The theory and analysis of variance of diallel crosses. Part II. *Genetics* 43:63-85.
- Hayman B.I. (1960)** The theory and analysis of variance of diallel crosses. Part III. *Genetics* 45:155-172.
- Hooks J.A., J.H Williams and C.O. Gardner (1971)** Estimates of heterosis from a diallel cross on inbred lines of castors, *Ricinus communis* L. *Crop Science* 11:651-655.
- Kempthorne O. (1957)** An Introduction to Genetics Statistics. John Wiley and Sons. New York. 545 p.
- Márquez S.F. (1988)** Genotecnia Vegetal II. Métodos, Teoría, Resultados. AGT Editor. México. 665 p.
- Martínez G.A. (1983)** Diseño y análisis de los experimentos de cruas dialélicas. Centro de cálculo, Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 252 p.
- Mastache L.A.A. (1998)** Los mejores predictores lineales e insesgados en diseños de cruas dialélicas. Tesis doctoral, Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Edo. Méx.
- Mastache L.A.A., G.A. Martínez and M.A. Castillo (1999)** Los mejores predictores lineales e insesgados (MPLI) en los diseños uno y tres de Griffing. *Agrociencia* 33:349-359.
- Mehta D.R. (2000)** Combining ability analysis for yield and its component characters in castor (*Ricinus communis* L.). *Indian Journal of Agricultural Research* 34:200-202.
- Montesinos L.O.A. (2003)** Los mejores predictores lineales e insesgados de aptitud combinatoria específica en los diseños de Griffing. Tesis de Maestría, Colegio de Posgraduados, Montecillo, Texcoco, Edo. Méx. 91 p.
- Montesinos L.O.A., L.A.A. Mastache, I.E. Luna y C.J.V. Hidalgo (2007)** Mejor predictor lineal e insesgado combinado de los diseños uno y tres de Griffing. *Técnica Pecuaria en México* 45:131-146.
- Nóbrega M.B.M., I.O Geraldi and C.A.D. Ferreira (2010)** Avaliação de cultivares de mamona em cruzamentos dialélicos parciais. *Bragantia* 69:281-288.

- Okoh J.O., A.A. Ojo and T.A.A. Vange (2007)** Combining ability and heterosis of oil content in six accessions of castor at Makurdi. *Nature and Science* 5:18-23.
- Patel D.K., F.P. Chaudhari, M.S. Patel and K.P. Prajapati (2008a)** Combining ability for yield and its components in castor, *Ricinus communis* L. *Journal of Oilseeds Research* 25:200-202.
- Patel J.A., K.V. Patel and A.R. Patel (2012)** Genetic analysis of seed yield and component characters over environments in castor (*Ricinus communis* L.). *Indian Journal of Agricultural Research* 46:148-154.
- Patel J.B. and H.C. Pathak (2006)** Heterosis for seed yield per plant and its components in castor (*Ricinus communis* L.). *Journal of Oilseeds Research* 23:93-95.
- Patel M.S. and R.M. Chauhan (2013)** Study on gene action, heterosis and inbreeding depression for yield and quality traits in castor (*Ricinus communis* L.). *Journal of Oilseeds Research* 30:138-143.
- Patel P.C., A. Dadheech, P.V. Dave and A.Y. Makani (2015)** Heterosis and combining ability for yield and yield component characters in castor (*Ricinus communis* L.). *Green Farming* 6:970-973.
- Patel P.S., Y.V. Chaudhary and V. Joshi (2008b)** Genetic analysis of quantitative traits in castor, *Ricinus communis* L. *Journal of Oilseeds Research* 25:203-205.
- Punewar A.A., A.S. Patil, H.R. Nandanwar, S.M. Patel and B.N. Patel (2017)** Genetic dissection of heterosis and combining ability in castor (*Ricinus communis* L.) with line x tester analysis. *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences* 5:77-86.
- Ramesh M., C. Lavanya, M. Sujatha, A. Sivasankar, K.J. Aruna and H.P. Meena (2013)** Heterosis and combining ability for yield and yield component characters of newly developed castor (*Ricinus communis* L.) hybrid. *The Bioscan* 8:1421-1424.
- Reyes L.D., G.J.D. Molina, R.M.A. Oropeza y P.E.C. Moreno (2004)** Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz de la raza Tuxpeño. *Revista Fitotecnia Mexicana* 27:49-56.
- Rojas B.A. (1968)** Diseño y análisis de cruzas dialélicas. *Agrociencia* 3:77-86.
- Sapovadiya M.H., K.L. Dobariya, C.A. Babariya, K.S. Mungra and P.A. Vavdiya (2015)** Heterosis for seed yield and its components over environments in castor (*Ricinus communis* L.). *Electronic Journal of Plant Breeding* 6: 1118-1123.
- Sahagún-Castellanos J., P.J.E. Rodríguez y L.A. Peña (2003)** Estimación de componentes de varianza con cruzas directas autofecundadas, progenitores homocigóticos y multialelismo. *Agrociencia* 37:345-361.

- Serrano C.L. y O.L. Mendoza (1990)** Formación de híbridos de sorgo para grano III. Proposición de un modelo de selección de progenitores con base en sus parámetros genéticos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 13:44-55.
- Severino L.S., D.L. Auld, M. Baldanzi, M.J.D. Candido, G. Chen, Crosby W... and H. Zieler (2012)** A Review on the Challenges for Increased Production of Castor. *Agronomy Journal* 104: 853-880.
- Solanki S.S. and P. Joshi (2000)** Combining ability analysis over environments of diverse pistillate and male parents for seed yield and other traits in castor (*Ricinus communis* L.). *Indian Journal of Genetics & Plant Breeding* 60:201-212.
- Sprague G.F. and L.A. Tatum (1942)** General vs. Specific combining ability in single crosses of corn. *Journal American Society Agronomy* 34: 923-932.
- Sridhar V., K.S Dangi, A.V. Reddy, R. Sudhakar and A.S. Sankar (2009)** Heterosis for seed yield and yield components in castor (*Ricinus communis* L.). *International Journal of Agricultural Biosciences* 2:64-67.

CAPÍTULO III. EFECTOS DE APTITUD COMBINATORIA Y HEREDABILIDAD PARA TRECE CARACTERES EN HIGUERILLA

RESUMEN

A fin de estimar los efectos de Aptitud Combinatoria y heredabilidad de 13 caracteres en siete líneas s_5 de higuera y sus 42 cruzas, se realizó un experimento dialélico (Diseño I, Modelo II de Griffing), en un diseño experimental de bloques completos al azar con seis repeticiones, establecido en la Universidad Autónoma Chapingo, Edo. de México y San Juan Chiltepec, Oaxaca, en 2016. A excepción del número de racimos cuaternarios (NRC), los efectos aditivos predominaron sobre los de dominancia en: rendimiento de semilla por planta (RP) y por ha (RT), número de racimos secundarios (NRS), número de racimos terciarios (NRT), número total de racimos (NTR), longitud de racimos (LPR), número de cápsulas por racimo (NPF), peso de 100 semillas (PCS), días a antesis (DAN), días a madurez (DMF), número de entrenudos al racimo primario (NEP) y altura de planta (AP). La heredabilidad en sentido estricto fue alta (41.8 a 79.9 %) para NEP, NPF y PCS; media (21.1 a 34.5 %) para DAN, DMF, LPR, RP, RT y AF; y baja (0.5 a 6.5 %) para NRS, NRT, NRC y NTR. Se detectaron cinco híbridos de alto potencial de rendimiento (3.14 a 3.84 t ha⁻¹). Las cruzas 15 (HC98 x HOD), 22 (HOD x HOV) y 28 (HOV x HOD) pueden ser utilizadas como híbridos o como población base para selección recurrente ($ACG \approx ACE$). Mientras que las cruzas 3 (HD1 x HOD) y 25 (HOV x HD1) pueden ser usadas y comercializadas como variedades de polinización libre, sin una disminución significativa del rendimiento de semilla en generaciones avanzadas ($ACG > ACE$).

Palabras clave: *Ricinus communis* L., Aptitud Combinatoria General, Aptitud Combinatoria Específica, diseños dialélicos.

ABSTRACT

In order to estimate the combining ability effects and heritability of 13 characters in seven s_5 lines of castor and their 42 crosses, a diallel experiment was conducted (Design I, Model II of Griffing), in a randomized complete block design, with six repetitions, at Chapingo Autonomous University, Mexico State and San Juan Chilateca, Oaxaca, in 2016. Except for number of quaternary racemes (NRC), additive effects predominated over dominant effects in: seed yield per plant (RP) and per ha (RT), number of secondary racemes (NRS), number of tertiary racemes (NRT), total number of racemes per plant (NTR), length of racemes (LPR), number of capsules (NPF), weight of 100 seeds (PCS), days to anthesis (DAN), days to maturity (DMF), number of internodes to the primary raceme (NEP) and plant height (AP). Strict sense heritability was high (41.8 to 79.9 %) for NEP, NPF and PCS; medium (21.1 to 34.5 %) for DAN, DMF, LPR, RP, RT and AF; and low (0.5 to 6.5 %) for NRS, NRT, NRC, and NTR. Five hybrids of high potential seed yield were detected (3.14 to 3.84 t ha⁻¹). The crosses 15 (HC98 x HOD), 22 (HOD x HOV), and 28 (HOV x HOD) can be used as hybrids or as a base population for recurrent selection ($ACG \approx ACE$). While crosses 3 (HD1 x HOD) and 25 (HOV x HD1) can be used and marketed as open pollinated varieties, without significant yield reduction in advanced generations ($ACG > ACE$).

Keywords: *Ricinus communis* L., General Combining Ability, Specific Combining Ability, diallel designs.

INTRODUCCIÓN

Los cultivos bioenergéticos son una excelente opción para la producción de energías renovables, vía biocombustibles. Especies comestibles como el maíz y la caña de azúcar compiten con la producción de alimentos y superficie agrícola, por lo que se están investigando alternativas de menor impacto negativo (Jaradat, 2010). La higuera (*Ricinus communis* L., $2n=2x=20$) se encuentra entre los cultivos con mayor potencial. Ésta es una planta oleaginosa no comestible, su probable centro de origen es el Este de Etiopía, India y la cuenca sudoriental mediterránea. Debido al alto contenido (40-60 %) y calidad de aceite de sus semillas, tiene más de 400 usos en industrias como la automotriz, aeronáutica, farmacéutica, cosmetológica, de fertilizantes, de pesticidas; y de biocombustibles para la obtención de biodiesel y bioturbosina, entre otros productos (Punewar *et al.*, 2017; Singh *et al.*, 2017).

La higuera tiene una alta variabilidad morfológica que puede ser aprovechada para su mejoramiento genético. En países donde esta variabilidad natural se ha explotado intensivamente, se han presentado problemas debidos a una limitada diversidad genética para caracteres agronómicos (Singh *et al.*, 2015). En México se ha cultivado durante muchos años bajo agricultura tradicional, en pequeñas superficies con variedades locales, para usos medicinales, leña, forraje, alumbrado de calles e iglesias, entre otros (Goytia *et al.*, 2012; Hernández, 1988). Este sistema agrícola, aunado a la distribución de poblaciones naturales a lo largo de todo el país ha permitido mantener la variabilidad genética necesaria para explotarla en programas nacionales de mejora.

Debido al aumento en la demanda de bioenergéticos en el mundo y en México, la higuera ha destacado como un cultivo con potencial para la obtención de biocombustibles. Sin embargo, no se cuenta con materiales mejorados acorde a las necesidades de cada región productora. En general se buscan variedades de alto rendimiento de semilla, ciclo corto, porte bajo, poca ramificación, frutos

indehiscentes, maduración uniforme, resistentes a enfermedades fungosas y con alto contenido de aceite.

Un primer paso deseable en un programa de mejora es conocer la estructura genética de las fuentes de germoplasma, mediante la estimación de los efectos de la Aptitud Combinatoria General y Específica, así como los efectos maternos y recíprocos (Montesinos, 2007). Los diseños de apareamientos dialélicos (Griffing, 1956) son ampliamente usados para estos fines. La información que generan es de gran utilidad para elegir el método de mejoramiento que permita explotar mejor los caracteres de interés (Hallahuer *et al.*, 2010). Además, es posible estimar el grado promedio de dominancia, el coeficiente de variación genética aditiva y de dominancia y heredabilidad en sentido amplio y estricto de caracteres de interés para definir el método de mejoramiento más conveniente.

El objetivo de este estudio fue estimar los efectos de Aptitud Combinatoria General y Específica, los componentes de varianza genética y heredabilidad de 13 caracteres: número de racimos secundarios, terciarios, cuaternarios y total por planta, longitud de racimo, número de cápsulas por racimo, peso de 100 semillas, rendimiento por planta y por hectárea, días a antesis y a madurez fisiológica del racimo primario, número de entrenudos al racimo primario y altura de la planta; evaluando siete líneas S_5 de higuera y sus 42 cruza bajo el diseño I, modelo II de Griffing (1956) en dos localidades. El propósito fue detectar cruza que puedan ser empleadas comercialmente o como población base para un programa de mejoramiento genético.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de los cruzamientos dialélicos

La higuera presenta un sistema mixto de reproducción sexual. Bajo condiciones naturales la polinización cruzada puede ser mayor a 80 %, pero este nivel puede variar en función del genotipo y las condiciones ambientales (Severino *et al.*, 2012). Su inflorescencia es un racimo diclino monoico, con flores estaminadas en la base y pistiladas hacia el ápice. Además, presenta variantes sexuales, como flores hermafroditas, inflorescencias totalmente pistiladas o estaminadas (Anjani *et al.*, 2012). Esta condición dificulta la polinización dirigida para la obtención de cruces, porque después de emascular pueden brotar flores estaminadas o hermafroditas a lo largo de la inflorescencia. Para evitar complicaciones por autofecundación hay que revisar constantemente los racimos ya polinizados.

En el Campo Agrícola Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo (Chapingo, Estado de México), se sembraron siete líneas S_5 de higuera: 1 (HD1), 2 (HC36), 3 (HC98), 4 (HOD), 5 (HOV), 6 (HC205) y 7 (HC385) durante el ciclo primavera-verano de 2015. La siembra se diseñó para hacer las 21 cruces directas y 21 recíprocas posibles. Se sembró sucesivamente un grupo de las siete líneas, flanqueadas por un surco inicial y uno final de la línea donadora del polen correspondiente, quedando al centro de cada grupo las seis líneas hembras receptoras. Este acomodo se repitió para cada línea, por lo que se conformaron siete grupos como el descrito. El largo de cada surco fue de 10 m, con cinco plantas a 2 m de distancia entre ellas y 1.5 m entre surcos. Durante la antesis se mezcló polen de tres plantas donadoras y con la mezcla se polinizaron las inflorescencias previamente emasculadas de tres plantas receptoras, repitiendo el proceso cada tercer día hasta lograr al menos el 90 % de fecundación (detectado por el inicio del llenado del fruto), aproximadamente 9 días después.

Establecimiento del experimento dialélico

Las siete líneas progenitoras y sus 42 cruzas posibles (21 directas y 21 recíprocas) se evaluaron durante el ciclo primavera-verano de 2016 en San Juan Chilateca, Oaxaca y Chapingo, Estado de México. El experimento se estableció según un diseño experimental en bloques completos al azar con 49 tratamientos y seis repeticiones. Cada unidad experimental se constituyó por un surco de 10 m con 5 plantas útiles con competencia completa, con una separación de 1.5 m entre surcos y 2 m entre plantas; obteniéndose una densidad de 3,333 plantas ha⁻¹.

La densidad de población estuvo determinada por el porte de las plantas. La altura en la planta de higuera va de 1.5 a 3.0 m y la ramificación es abundante, de modo que producen entre 10 y 20 racimos. Se ha observado que, en estos materiales, al reducir la distancia entre plantas a 1 m, la ramificación disminuye, pero hay un crecimiento excesivo (>4 m) debido a que se genera mayor competencia por luz.

Martínez (1983) indicó que el proceso de aleatorización dentro de un experimento, independiza la acción del microambiente y del material genético, de tal manera que sus correspondientes componentes de variación son puramente aditivos. Cuando existe un interés en estudiar la adaptación de las líneas en más de una localidad, es necesario conocer la posible interacción entre las líneas y las localidades. En este estudio se usó la metodología desarrollada por este autor, para el análisis de los experimentos dialélicos ensayados en dos localidades, en bloques completos al azar.

Caracteres de estudio

Se estudiaron las siguientes variables: (1) número de racimos secundarios (NRS), (2) número de racimos terciarios (NRT), (3) número de racimos

cuaternarios (NRC), (4) número total de racimos por planta incluyendo el racimo primario (NTR), (5) longitud de racimos (cm; LPR: media ponderada de longitud de racimos primario, secundarios y terciarios), (6) número de cápsulas por racimo (NPF: media ponderada de número de cápsulas de racimos primario, secundarios y terciarios), (7) peso de 100 semillas (g; PCS), (8) rendimiento de semilla por planta (kg; RP= PCS*NTR*NPF*3/100000; donde 3 es el número de semillas por cápsula), (9) rendimiento de semilla por hectárea (t ha⁻¹; RT= RP*3333/1000), (10) días a antesis del racimo primario (DAN), (11) días a madurez fisiológica del racimo primario (DMF; registrado cuando se había secado el 50 % de cápsulas del racimo), (12) número de entrenudos al racimo primario (NEP) y (13) altura de planta (m; AF).

Diseño genético y análisis estadístico

El análisis de Aptitud Combinatoria General y Específica, efectos maternos y efectos recíprocos de cada variable se realizó bajo el diseño I modelo II de efectos aleatorios de Griffing (1956). Al evaluarse en dos localidades, se ajustó al modelo lineal de análisis combinado por localidades (Martínez, 1983; Montesinos *et al.*, 2007): $y_{ijkl} = \mu + \pi_l + \tau_{ij} + \delta_{k(l)} + (\pi\tau)_{ijl} + e_{ijkl}$; donde y_{ijkl} = valor fenotípico de la cruza ij del bloque k en la localidad l ; μ = media general; π_l = efecto de la localidad l ; τ_{ij} = efecto de la cruza i, j . $\tau_{ij} = g_i + g_j + s_{ij} + m_i - m_j + r_{ij}$ dónde: g_i = efecto de ACG del progenitor i ; g_j = efecto de ACG del progenitor j ; s_{ij} = efecto de ACE de la cruza ij ; m_i = efecto materno del progenitor i ; m_j = efecto materno del progenitor j ; r_{ij} = efecto recíproco de la cruza i, j ; $\delta_{k(l)}$ = efecto del bloque k en la localidad l ; $(\pi\tau)_{ijl}$ = efecto de la interacción de la cruza i, j con la localidad l ; e_{ijkl} = efecto aleatorio del error correspondiente a la observación Y_{ijkl}

El análisis de varianza combinado por localidades se realizó con el programa estadístico SAS (Versión 9.0), utilizando el algoritmo de Montesinos *et al.* (2007).

Las pruebas de significancia de los efectos de ACG, ACE, EM y ER, así como las interacciones L x ACG, L x ACE, L x EM y L x ER, se hicieron mediante las pruebas de F según Martínez (1983).

Componentes de varianza genética

Dado que los progenitores fueron líneas endogámicas (s_5), se consideró que su coeficiente de endogamia es igual a la unidad. Por lo tanto, los componentes de varianza de ACG (σ_g^2) y ACE (σ_s^2) como factores de efectos aleatorios, tienen las siguientes equivalencias en términos de covarianza de familias de medios hermanos (Cov MH) y de familias de hermanos completos (Cov HC). Los que a su vez tienen equivalencias en términos de varianza genética aditiva (σ_A^2) y varianza genética de dominancia (σ_D^2): $\sigma_{ACG}^2 = CovMH = \left(\frac{1+F}{4}\right)\sigma_A^2$, si $F = 1$, $CovMH = 1/2\sigma_A^2$; $\sigma_{ACE}^2 = CovHC - 2CovMH$, si $CovHC = \left(\frac{1+F}{2}\right)\sigma_A^2 + \left(\frac{1+F}{2}\right)\sigma_D^2$ y $F = 1$, $CovHC = \sigma_A^2 + \sigma_D^2$. En términos de varianzas genéticas: $\sigma_g^2 = 1/2\sigma_A^2$, por lo tanto $\sigma_A^2 = 2\sigma_{ACG}^2$; $\sigma_s^2 = CovHC - 2CovMH = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 - 2(1/2\sigma_A^2)$, por lo tanto $\sigma_D^2 = \sigma_{ACE}^2$ (Cockerham, 1954; Kempthorne, 1957).

La heredabilidad en sentido estricto se calculó como: $h^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_F^2} \times 100$, donde: $\hat{\sigma}_F^2 = 2\hat{\sigma}_{ACG}^2 + \hat{\sigma}_{ACE}^2 + 2\hat{\sigma}_{EM}^2 + \hat{\sigma}_{ER}^2 + \hat{\sigma}_{LxACG}^2 + \hat{\sigma}_{LxACE}^2 + \hat{\sigma}_{LxEM}^2 + \hat{\sigma}_{LxER}^2 + \hat{\sigma}_{EC}^2$ (Montesinos *et al.*, 2007). El grado promedio de dominancia ($\bar{d}$) se obtuvo según la fórmula de Comstock y Robinson (1952), bajo los supuestos de $p = q = 0.5$ y equilibrio de ligamento: $\bar{d} = (2\hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2)^{1/2}$. La interpretación de $\bar{d}$ para el tipo de acción génica se hizo de acuerdo con los mismos autores donde $\bar{d} = 0$, aditividad; $0 < \bar{d} < 1$, dominancia parcial; $\bar{d} = 1$, dominancia completa y $\bar{d} > 1$, sobredominancia. El coeficiente de variación aditiva y de dominancia se calcularon como: $CV_A = \frac{\hat{\sigma}_A}{\bar{X}}$ y $CV_D = \frac{\hat{\sigma}_D}{\bar{X}}$, respectivamente; donde σ_A = estimador de desviación estándar aditiva, σ_D = estimación de desviación estándar de dominancia y $\bar{X}$ = media del carácter.

Las proporciones de los efectos de ACG, ACE, EM y ER se calcularon con base en las sumas de cuadrados, al particionar el efecto de las cruzas (Comstock y Robinson, 1952).

Análisis de progenitores y cruzas

Se calculó la varianza de los efectos de Aptitud Combinatoria Específica (σ_{ACE}^2) de las cruzas de cada progenitor. Para el análisis de la estructura genética de las cruzas se consideró que ACG es igual a la suma de los efectos de los progenitores i y j, respectivamente ($ACG = g_i + g_j$) y el efecto materno (EM) de una craza es igual a la diferencia de efectos maternos de los progenitores i y j, respectivamente ($EM_{ij} = m_i - m_j$). El efecto recíproco (ER) se calculó por diferencia con base en el modelo lineal según Montesinos *et al.*, (2007): $\tau_{ij} = g_i + g_j + s_{ij} + m_i - m_j + r_{ij}$; los componentes de este modelo ya se han descrito con anterioridad.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza combinado

Según los cuadrados medios del análisis de varianza combinado, las medias de las localidades de los caracteres NRT, LPR y NPF no difieren significativamente ($P \leq 0.05$). Se encontraron diferencias altamente significativas ($p \leq 0.05$) entre cruzas para la mayoría de los caracteres, a excepción de NRS, NRT, NRC y NTR; el número de racimos de diferente orden es uniforme en todas las cruzas. Existieron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) de ACG entre líneas para los caracteres NEP, LPR, NPF, PCS, RP, RT y AF; y de ACE entre cruzas para PCS, RP y RT (Cuadro 1).

No existieron EM ni ER en las cruzas para ninguno de los caracteres evaluados. La ausencia de significancia para EM indica que el valor fenotípico de la cruza directa (i, j) es igual al de su cruza recíproca (j, i), porque sólo existe influencia de genes nucleares (Cuadro 1).

Dada la significancia ($P \leq 0.05$) de la interacción Cruzas x L para todas las variables, las cruzas se comportaron fenotípicamente de manera diferente en cada ambiente. Los efectos de ACG, ACE y ER de la mayoría de las variables fueron afectados por las localidades de estudio (Cuadro 1).

Cuadro 1. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado de cruzas dialélicas para 13 caracteres de higuierilla.

FV	GL	NEP	DAN	DMF	NRS	NRT	NRC	NTR	LPR	NPF	PCS	RP	RT	AF
Localidad (L)	1	29.6*	159753.2**	795160.1**	578.6**	57.0	188.5**	2054.8**	134.3	4.6	779.5**	7.8**	86.3**	34.0*
Rep:A	10	5.5	131.4	648.8	23.5	40.2	2.5	124.4	86.2	387.3	6.4	0.4	4.9	4.5
Cruzas	48	84.0**	1457.5**	1919.3*	6.0	22.3	10.4	54.1	131.3**	1448.3**	1420.6**	0.4**	4.0**	0.9**
ACG	6	517.6**	7745.9	8894.6	18.4	64.7	46.7	224.8	778.5**	9020.6**	9703.8**	2.2*	24.8*	5.8**
ACE	21	26.6	382.6	772.9	4.6	18.3	7.4	27.1	51.4	610.3	460.3**	0.1*	1.3*	0.2
EM	6	34.3	1259.2	1693.9	5.9	15.6	7.8	52.7	42.1	91.0	9.2	0.1	1.5	0.1
ER	15	10.7	526.2	824.4	3.0	13.8	1.1	24.2	19.8	135.3	16.4	0.0	0.6	0.3
Cruzas x L	48	11.6**	688.3**	1039.5**	5.3**	15.0**	9.2**	41.7**	37.5**	376.3**	29.2**	0.1**	1.3**	0.3**
L x ACG	6	15.8	2357.3**	2667.8**	7.7	34.4	43.9**	150.7**	38.7	178.6	28.0	0.4**	4.5**	0.6
L x ACE	21	15.9**	375.4**	694.5**	4.2**	14.7**	5.4**	27.4**	50.8**	600.4**	50.3**	0.1	0.6	0.3**
L x EM	6	4.5	946.3	1571.5	11.5*	6.7	6.9*	39.8	35.6	139.2	10.7	0.2	1.8	0.3
L x ER	15	6.7	355.7**	658.2**	3.3*	11.2**	1.7*	18.7**	19.2	236.4**	7.7**	0.1	0.7	0.2
Error Comb.	480	4.1	61.3	131.8	1.8	3.3	0.9	8.1	12.2	83.1	2.9	0.0	0.4	0.1
Total	587													
Media		14.2	93.2	173.1	6.3	5.9	0.7	14.0	21.5	51.8	33.3	0.69	2.29	2.1
CV (%)		14.2	8.4	6.6	21.1	30.6	138.6	20.4	16.2	17.6	5.2	29.2	29.1	16.1

FV: Fuentes de variación. GL: Grados de libertad. ACG: Aptitud Combinatoria General. ACE: Aptitud Combinatoria Específica. EM: Efectos Maternos. ER: Efectos recíprocos. NEP: número de entrenudos al racimo primario. DAN: Días a antesis. DMF: días a madurez fisiológica del racimo primario. NRS: número de racimos secundarios. NRT: número de racimos terciarios. NRC: número de racimos cuaternarios. NTR: número total de racimos. LPR: longitud promedio de racimos. NPF: número de cápsulas por racimo. PCS: peso de 100 semillas. RP: rendimiento de semilla por planta. RT: rendimiento de semilla por hectárea. AF: altura de planta. CV: Coeficiente de variación. *, **: significancia estadística al 5 y 1 %, respectivamente.

La contribución a la varianza de las variables evaluadas, atribuible a las cruzas, estuvo constituida principalmente por efectos aditivos (ACG), en menor medida, por efectos no aditivos o dominantes (ACE); excepto para NRS y NRT donde ambos efectos contribuyeron de manera equilibrada (34-38 %). Con base en estos resultados, probablemente no exista heterosis en los híbridos resultantes de las cruzas entre las líneas endogámicas.

Para rendimiento de semilla (RP y RT) y sus componentes (NRC, NTR, LPR, NPF y PCS) los efectos aditivos fueron de 52 a 85 % y los dominantes de 14 a 31 % (Cuadro 2).

En las variables relacionadas con precocidad (DAN y DMF) los efectos aditivos contribuyeron de 58 a 66 % y solo de 11 a 18 % fue debida a efectos de dominancia (Cuadro 2).

Para porte de planta (NEP y AF) los efectos aditivos fueron de 77 a 78 % y los dominantes de 11 a 14 %, esto puede atribuirse a que ambas variables están estrechamente relacionadas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Proporción (%) en las cruzas, de efectos de ACG, ACE, EM y ER para 13 caracteres de higuera.

FV	NEP	DAN	DMF	NRS	NRT	NRC	NTR	LPR	NPF	PCS	RP	RT	AF
ACG	77	66	58	38	36	56	52	74	78	85	77	77	78
ACE	14	11	18	34	36	31	22	17	18	14	14	14	11
EM	5	11	11	12	9	9	12	4	1	0	5	5	1
ER	4	11	13	16	19	3	14	5	3	0	4	4	10

FV: Fuentes de variación. ACG: Aptitud Combinatoria General. ACE: Aptitud Combinatoria Específica. EM: efectos maternos. ER: Efectos recíprocos. NEP: número de entrenudos al racimo primario. DAN: Días a antesis. DMF: días a madurez fisiológica del racimo primario. NRS: número de racimos secundarios. NRT: número de racimos terciarios. NRC: número de racimos cuaternarios. NTR: número total de racimos. LPR: longitud promedio de racimos. NPF: número de cápsulas por racimo. PCS: peso de 100 semillas. RP: rendimiento de semilla por planta. RT: rendimiento de semilla por ha. AF: altura de planta.

Componentes de varianza genética

Con excepción de NRC, la varianza genética aditiva fue mayor que la de dominancia en el resto de las variables. Estos resultados se confirman al observar que CV_A fue mayor que CV_D . La ventaja de CV_A y CV_D es que son comparables entre variables, permitiendo predecir el éxito esperado en la selección, si hay variabilidad genético-aditiva alta (Cuadro 3).

Cuadro 3. Estimaciones de componentes de varianza, heredabilidad y grado promedio de dominancia de 13 caracteres de higuera.

Componente	NEP	DAN	DMF	NRS	NRT	NRC	NTR	LPR	NPF	PCS	RP	RT	AF
$\hat{\sigma}_{ACG}^2$	2.92	32.03	36.60	0.06	0.16	0.01	0.44	4.40	52.57	55.15	0.011	0.117	0.031
$\hat{\sigma}_{ACE}^2$	0.51	0.35	3.72	0.02	0.17	0.09	0.00	0.03	0.47	19.47	0.003	0.033	0.000
$\hat{\sigma}_{EM}^2$	0.15	0.85	0.00	0.00	0.04	0.01	0.04	0.04	0.31	0.00	0.000	0.000	0.000
$\hat{\sigma}_{ER}^2$	0.17	7.11	6.92	0.00	0.11	0.00	0.23	0.02	0.00	0.36	0.000	0.000	0.005
$\hat{\sigma}_{LocxACG}^2$	0.00	23.59	23.49	0.04	0.24	0.46	1.47	0.00	0.00	0.00	0.004	0.047	0.004
$\hat{\sigma}_{LocxACE}^2$	1.12	29.82	53.44	0.23	1.08	0.43	1.84	3.67	49.12	4.50	0.001	0.014	0.014
$\hat{\sigma}_{LocxEM}^2$	0.00	7.03	10.87	0.10	0.00	0.06	0.25	0.19	0.00	0.04	0.001	0.013	0.001
$\hat{\sigma}_{LocxER}^2$	0.22	24.53	43.87	0.12	0.65	0.06	0.89	0.59	12.77	0.40	0.002	0.019	0.006
$\hat{\sigma}_{EC}^2$	4.06	61.29	131.83	1.80	3.30	0.88	8.09	12.16	83.15	2.94	0.040	0.446	0.111
σ_A^2	5.85	64.06	73.20	0.12	0.32	0.01	0.89	8.80	105.15	110.31	0.021	0.234	0.062
σ_D^2	0.51	0.35	3.72	0.02	0.17	0.09	0.00	0.03	0.47	19.47	0.003	0.033	0.000
σ_A^2/σ_D^2	11.5	185.7	19.7	7.3	1.9	0.1	---	296.3	224.6	5.7	7.0	7.1	---
CV_A (%)	17.0	8.6	4.9	5.5	9.5	15.1	6.8	13.8	19.8	31.6	21.1	21.1	12.0
CV_D (%)	5.0	0.6	1.1	2.0	7.0	45.4	0.0	0.8	1.3	13.3	8.0	7.9	0.0
h^2	47.8	29.2	21.1	5.1	5.3	0.5	6.5	34.5	41.8	79.9	28.9	29.0	30.6
$\bar{d}$	0.4	0.1	0.3	0.5	1.0	4.3	0.00	0.1	0.1	0.6	0.5	0.5	0.0

$\hat{\sigma}_{ACG}^2$: estimación de varianza de Aptitud Combinatoria General combinado. $\hat{\sigma}_{ACE}^2$: estimación de varianza de Aptitud Combinatoria Específica combinado. $\hat{\sigma}_{EM}^2$: estimación de varianza de efectos maternos combinado. $\hat{\sigma}_{ER}^2$: estimación de varianza de efectos recíprocos combinado. $\hat{\sigma}_{LocxACG}^2$: estimación de varianza de Amb x ACG combinado. $\hat{\sigma}_{LocxACE}^2$: estimación de varianza de Amb x ACE combinado. $\hat{\sigma}_{LocxEM}^2$: estimación de varianza de Amb x EM combinado. $\hat{\sigma}_{LocxER}^2$: estimación de varianza de Amb x ER combinado. $\hat{\sigma}_{EC}^2$: estimación de la varianza del error combinado. σ_A^2 : varianza aditiva. σ_D^2 : varianza de dominancia. CV_A (%): coeficiente de variación genética aditiva. CV_D (%): coeficiente de variación genética de dominancia. h^2 : heredabilidad en sentido estricto. $\bar{d}$: grado promedio de dominancia. **NEP**: número de entrenudos al racimo primario. **DAN**: Días a anthesis. **DMF**: días a madurez fisiológica del racimo primario. **NRS**: número de racimos secundarios. **NRT**: número de racimos terciarios. **NRC**: número de racimos cuaternarios. **NTR**: número total de racimos. **LPR**: longitud promedio de racimos (cm). **NPF**: número de cápsulas por racimo. **PCS**: peso de 100 semillas (g). **RP**: rendimiento por planta (g planta⁻¹). **RT**: rendimiento por hectárea (t ha⁻¹). **AF**: altura de planta (m).

De acuerdo con la interpretación de Comstock y Robinson (1952) del grado promedio de dominancia, sólo el número de racimos cuaternarios presentó sobredominancia y puede mejorarse por hibridación, porque valores mayores a la unidad proporcionan información sobre la heterosis (Hallauer *et al.*, 2010). El número de racimos terciarios tuvo dominancia completa. El resto de los caracteres presentaron dominancia parcial, y pueden aprovecharse mediante selección; principalmente para NEP, DAN, LPR, NPF, PCS, RP, RT y AF, cuyos valores de heredabilidad fueron de 29 a 79.9 %. Sarwar y Chaudhry (2008) encontraron heredabilidad mayor a 50 % para días a madurez, altura de planta, número de racimos, rendimiento, longitud y número de cápsulas del racimo principal; pero calculada en el sentido amplio, por lo que no es posible saber qué proporción de la varianza genotípica, corresponde a la varianza aditiva.

Dado que no existe un sistema de genes *per se* para rendimiento de semilla, este debe aumentarse a través de la identificación y selección de sus componentes. Esta selección será más efectiva si los componentes tienen una heredabilidad mayor que el rendimiento y si existe una alta correlación genética entre estos caracteres (Falconer y Mackay, 1996). En este estudio el rendimiento de semilla tuvo una heredabilidad de 29 %, mientras que la longitud de racimo, número de cápsulas por racimo y peso de 100 semillas, valores de 34.5, 41.8 y 79.9 %, respectivamente; por lo que debe ponerse atención a estos tres componentes.

Estudios previos para determinar la acción génica de caracteres de interés agronómico han arrojado resultados contrastantes (Cuadro 4). En ensayos hechos a través de ambientes, Patel *et al.* (2012) y Solanki y Joshi (2000) documentan la predominancia de efectos aditivos, concordando con los resultados del presente trabajo.

Cuadro 4. Tipos de acción génica en la herencia de algunos caracteres de higuera.

Carácter	Acción génica/Referencias		
	A	D	A-D
Días al 50 % de floración	6, 17	1, 2, 3, 4, 16	18
Días a madurez	---	1, 7, 16, 17	8
Altura de planta al racimo primario	1, 6, 9	2, 3, 4, 5	7
No. de nudos al racimo primario	1, 9, 10, 16, 17	2, 5, 7	8
Longitud del racimo primario	6, 9, 10, 12, 17	1, 2, 3, 11	---
No. de cápsulas del racimo primario	1, 10, 12, 17	2, 3, 5	---
Longitud del racimo secundario	1	---	---
No. de cápsulas de racimo secundario	---	1	---
No. de racimos secundarios por planta	9	---	---
No. total de racimos por planta	12	2, 10	---
Rendimiento de semilla por planta	6, 7, 12, 17	2, 3, 4, 5, 9, 10, 13, 16, 18	1, 8
Peso de 100 semillas	9, 10, 12, 16, 17	1, 2, 4, 5	8
Contenido de aceite en semillas	16	2, 9, 13, 14, 15	1, 8

¹Ramesh *et al.* (2013); ²Punewar *et al.* (2017); ³Chaudhari y Patel (2014); ⁴Patel *et al.* (2008a); ⁵Patel *et al.* (2008b); ⁶Nóbrega *et al.* (2010); ⁷Golakia *et al.* (2015); ⁸Patel y Chauhan (2013); ⁹Aher *et al.* (2015); ¹⁰Solanki y Joshi (2000); ¹¹Patel y Pathak (2006); ¹²Mehta (2000); ¹³Sridhar *et al.* (2009); ¹⁴Okoh *et al.* (2007); ¹⁵Sapovadiya *et al.* (2015); ¹⁶Patel *et al.* (2015); ¹⁷Patel *et al.* (2012); ¹⁸Hooks *et al.* (1971). A: aditividad. D: dominancia. A-D: aditivo-dominante. Fuente: elaboración propia.

Análisis de los progenitores

Con base en la magnitud de efectos de ACG, los mejores progenitores para rendimiento de semilla por planta y por hectárea fueron HOD, HOV y HD1; que también destacaron en peso de 100 semillas. La σ_{ACE}^2 de RP y RT fue bastante baja, lo que indica alta estabilidad genética de los progenitores a través de sus cruza. La σ_{ACE}^2 de PCS fue alta en las líneas HOD y HOV, media en HC98, HC205 y HC385, mientras que HD1 y HC36 presentaron valores bajos (Cuadro 5).

Cuadro 5. Análisis de las líneas progenitoras de higuierilla según sus efectos de ACG y varianza de ACE a través de sus cruzas en promedio de localidades.

P	NEP		DAN		DMF		NRS		NRT		NRC		NTR	
	ACG	σ_{ACE}^2	ACG	σ_{ACE}^2	ACG	σ_{ACE}^2	ACG	σ_{ACE}^2	ACG	σ_{ACE}^2	ACG	σ_{ACE}^2	ACG	σ_{ACE}^2
1 (HD1)	-2.62	0.35	-8.73	11.04	-9.10	4.94	0.07	0.04	0.63	0.19	0.21	0.43	1.67	0.30
2 (HC36)	1.87	0.70	11.55	9.38	10.37	17.92	-0.25	0.07	-0.73	1.04	-0.09	0.16	-1.51	1.15
3 (HC98)	-0.13	0.97	-0.70	17.91	-0.73	40.57	0.03	0.27	-0.13	0.14	0.00	0.17	-0.09	0.73
4 (HOD)	1.57	1.05	1.11	6.90	4.56	17.94	0.46	0.19	-0.16	1.06	-0.08	0.06	-0.01	0.97
5 (HOV)	0.11	0.09	-1.92	3.99	1.30	30.79	-0.09	0.10	-0.08	0.38	-0.01	0.27	-0.25	0.47
6 (HC205)	0.87	0.92	3.90	6.13	1.46	13.50	-0.01	0.09	0.01	0.27	-0.05	0.18	-0.19	0.42
7 (HC385)	-1.66	0.10	-5.22	20.12	-7.86	43.81	-0.22	0.28	0.46	0.38	0.02	0.57	0.37	1.10

P	LPR		NPF		PCS		RP		RT		AF	
	ACG	σ_{ACE}^2	ACG	σ_{ACE}^2	ACG	σ_{ACE}^2	ACG	σ_{ACE}^2	ACG	σ_{ACE}^2	ACG	σ_{ACE}^2
1 (HD1)	-0.81	1.91	-4.98	13.55	1.20	7.66	0.08	0.003	0.27	0.04	-0.19	0.002
2 (HC36)	1.99	1.28	12.48	11.81	-4.00	3.78	-0.08	0.002	-0.28	0.02	-0.07	0.010
3 (HC98)	-1.92	2.36	-2.71	42.55	0.46	18.12	-0.01	0.005	-0.03	0.05	-0.04	0.008
4 (HOD)	2.88	4.03	-2.42	55.84	5.08	49.14	0.12	0.007	0.41	0.08	0.18	0.006
5 (HOV)	0.24	0.77	-3.88	16.54	5.36	41.63	0.11	0.008	0.36	0.09	0.29	0.012
6 (HC205)	0.52	1.20	7.54	3.61	-5.36	14.13	-0.09	0.003	-0.31	0.03	0.00	0.012
7 (HC385)	-2.91	0.71	-6.03	11.29	-2.73	14.17	-0.13	0.001	-0.43	0.01	-0.17	0.014

P: Progenitores (clave de líneas). **NEP:** número de entrenudos al racimo primario. **DAN:** Días a antesis. **DMF:** días a madurez fisiológica del racimo primario. **NRS:** número de racimos secundarios. **NRT:** número de racimos terciarios. **NRC:** número de racimos cuaternarios. **NTR:** número total de racimos. **LPR:** longitud promedio de racimos (cm). **NPF:** número de cápsulas por racimo. **PCS:** peso de 100 semillas (g). **RP:** rendimiento por planta (kg). **RT:** rendimiento por hectárea (t ha⁻¹). **AF:** altura de planta (m). **ACG:** Aptitud Combinatoria General. σ_{ACE}^2 : Varianza de los efectos de Aptitud Combinatoria Específica en el conjunto de cruzas en que participa el progenitor.

Respecto al número de racimos de diferente orden, destacaron con valores positivos de ACG las líneas HD1 y H385, que se caracterizan por ser muy ramificadas y con abundantes racimos. Para número de cápsulas por racimo, HC36 y HC205 tuvieron los mejores valores de ACG. Mientras que para longitud de racimo destacaron HC36, HOD, HC205 y HOV. La longitud del racimo influye en el número de cápsulas por racimo, motivo por el cual las líneas HC36 y HC205 destacan en ambos caracteres; no así HOD, que solo destaca en la longitud del racimo. Esto se explica porque HC36 y HC205 presentan cápsulas pequeñas, mientras que HOD tiene cápsulas grandes.

En caracteres como número de entrenudos al racimo primario, altura de planta, días a antesis y madurez son deseables los valores negativos de ACG, porque están relacionados con precocidad y altura: para NEP, DAN y DMF destacaron las líneas HD1, HC98 y HC385. Para altura de planta, las líneas HD1, HC385, HC36 y HC98 tuvieron valores negativos de ACG; es decir, reducen el porte en sus cruzas. En cuanto a altura de planta, los progenitores con mayor σ_{ACE}^2 HC385, HOV, HC205 y HC36 (Cuadro 5).

Análisis de las cruzas

Se identificaron cinco cruzas con alto potencial de rendimiento de semilla: cruza 28 (HOV x HOD), 3.84 t ha⁻¹; cruza 22 (HOD x HOV), 3.57 t ha⁻¹; cruza 25 (HOV x HD1), 3.15 t ha⁻¹; Cruza 15 (HC98 x HOD), 3.15 t ha⁻¹ y Cruza 3 (HD1 x HOD), 3.14 t ha⁻¹. (Cuadro 6). De acuerdo con Reyes *et al.* (2004), las cinco cruzas resultaron de alto rendimiento porque en el análisis de progenitores, las líneas con mayor participación (HOV, HOD y HD1) tienen tanto alta ACG como de alta ACE (Cuadro 5). Las cruzas 15, 22 y 28 solo pueden ser usadas como híbridos debido a que su rendimiento también se debe a altos efectos de ACE; así mismo pueden ser utilizadas como población base para selección recurrente, al contener altos efectos tanto de ACG como ACE. En cambio, las cruzas 3 y 25 claramente pueden ser usadas y comercializadas como variedad de polinización libre, en razón de que su rendimiento depende únicamente de efectos aditivos de los genes involucrados; complementados con efectos maternos positivos (Cuadro 6).

Los cinco mejores híbridos generados por Ramesh *et al.* (2013) en India, manejados a una densidad de 24, 642 plantas ha⁻¹ (90 x 45 cm) presentaron rendimientos de semilla de 107 a 147 g planta⁻¹ y de 2.64 a 3.62 t ha⁻¹. El intervalo de rendimiento de semilla de los 10 mejores híbridos obtenidos por Chaudhari *et al.* (2011) fue de 155 a 182 g planta⁻¹ y de 2.87 a 3.38 t ha⁻¹, establecidos a una densidad de 18, 538 plantas ha⁻¹. Sapovadiya *et al.* (2015) obtuvieron 10 híbridos

con cuyos rendimientos de semilla fueron de 231 a 370 g planta⁻¹ y de 4.28 a 6.86 t ha⁻¹, sembrados a una densidad de 18, 537 plantas ha⁻¹ (90 x 60 cm). En este estudio, se manejó una baja densidad de población (3, 333 plantas ha⁻¹; 1.5 x 2.0 m), pero el intervalo de rendimiento de los cinco mejores híbridos fue de 3.14 a 3.84 t ha⁻¹; similar a los obtenidos por Chaudhari *et al.* (2011) y Ramesh *et al.* (2013). El mayor rendimiento obtenido por Sapovadiya *et al.* (2015), probablemente se debe a que las hembras que dieron origen a los híbridos, fueron líneas pistiladas; por lo que la longitud efectiva de los racimos puede ser mayor a la de los híbridos obtenidos a partir de líneas monoicas,

Efectos maternos y recíprocos

La línea HOV tuvo el mayor efecto materno para RP y RT (Cuadro 7), lo que indica que, aunque en mínima proporción, tiene mayor rendimiento de semilla en sus cruzas directas que en sus cruzas recíprocas (Cuadro 6). Las líneas HD1 y HC385 presentaron valores negativos de EM para los dos componentes de porte de planta (NEP y AF), lo que es favorable, porque se buscan cruzas que manifiesten una reducción en porte. Mientras que la línea HC36 presentó EM negativo para altura de planta y la línea HOV tuvo valor negativo para número de entrenudos al racimo primario (Cuadro 7).

Para los caracteres días a antesis y a madurez fisiológica, que están relacionadas con precocidad, las líneas HD1, HC36 y HC205 presentaron valores positivos, lo que indica que al ser empleadas como hembras sus cruzas son más tardías (Cuadro 7). Hooks *et al.* (1971) encontraron influencia materna para días a antesis, número de nudos al racimo primario, número de racimos por planta y peso volumétrico. Los efectos maternos y recíprocos no han sido abordados ampliamente en higuera. En los estudios previos consultados, son más comunes los diseños genéticos de línea por probador de Kempthorne (1957).

Cuadro 6. Estructura genética y grado de dominancia en promedio de ambientes para rendimiento de semilla de 42 cruzas dialélicas de higuera.

Cruza	Progenitores		$\bar{d}$	Núcleo		Citoplasma		RT (t ha)
	i	j		ACG (g_i+g_j)	ACE($S_{ij}=S_{ji}$)	EM (m_i-m_j)	ER ($r_{ij}=-r_{ji}$)	
1	1	2	4.33	-0.01	0.17	0.08	-0.01	2.52
2	1	3	0.99	0.24	-0.23	-0.03	0.33	2.59
3	1	4	0.21	0.68	-0.03	0.02	0.18	3.14
4	1	5	0.27	0.63	-0.05	-0.17	0.02	2.73
5	1	6	2.57	-0.04	0.28	0.10	-0.32	2.31
6	1	7	1.02	-0.16	-0.17	0.10	-0.07	1.99
7	2	1	4.33	-0.01	0.17	-0.08	0.01	2.37
8	2	3	0.70	-0.31	0.15	-0.11	-0.02	2.00
9	2	4	1.21	0.14	-0.20	-0.06	-0.08	2.09
10	2	5	1.03	0.09	0.10	-0.25	0.15	2.38
11	2	6	0.40	-0.58	0.09	0.02	-0.15	1.67
12	2	7	0.43	-0.71	0.13	0.02	-0.05	1.68
13	3	1	0.99	0.24	-0.23	0.03	-0.28	2.04
14	3	2	0.70	-0.31	0.15	0.11	-0.04	2.21
15	3	4	0.90	0.38	0.31	0.05	0.11	3.15
16	3	5	0.89	0.33	-0.26	-0.13	0.11	2.33
17	3	6	0.44	-0.34	0.07	0.13	0.19	2.34
18	3	7	0.51	-0.46	-0.12	0.13	-0.10	1.74
19	4	1	0.21	0.68	-0.03	-0.02	-0.04	2.88
20	4	2	1.21	0.14	-0.20	0.06	0.11	2.39
21	4	3	0.90	0.38	0.31	-0.05	-0.04	2.89
22	4	5	0.85	0.78	0.56	-0.19	0.13	3.57
23	4	6	0.77	0.11	-0.06	0.08	0.04	2.45
24	4	7	1.64	-0.02	-0.04	0.08	0.01	2.32
25	5	1	0.27	0.63	-0.05	0.17	0.10	3.15
26	5	2	1.03	0.09	0.10	0.25	-0.14	2.59
27	5	3	0.89	0.33	-0.26	0.13	-0.04	2.46
28	5	4	0.85	0.78	0.56	0.19	0.03	3.84
29	5	6	2.06	0.06	-0.24	0.27	0.11	2.49
30	5	7	0.70	-0.07	0.03	0.26	0.12	2.64
31	6	1	2.57	-0.04	0.28	-0.10	0.31	2.75
32	6	2	0.40	-0.58	0.09	-0.02	0.03	1.81
33	6	3	0.44	-0.34	0.07	-0.13	-0.26	1.63
34	6	4	0.77	0.11	-0.06	-0.08	-0.02	2.24
35	6	5	2.06	0.06	-0.24	-0.27	-0.10	1.74
36	6	7	0.18	-0.74	0.03	0.00	-0.13	1.45
37	7	1	1.02	-0.16	-0.17	-0.10	0.03	1.89
38	7	2	0.43	-0.71	0.13	-0.02	-0.09	1.61
39	7	3	0.51	-0.46	-0.12	-0.13	0.01	1.58
40	7	4	1.64	-0.02	-0.04	-0.08	-0.01	2.14
41	7	5	0.70	-0.07	0.03	-0.26	-0.13	1.86
42	7	6	0.18	-0.74	0.03	0.00	-0.02	1.56
DMS								1.35

i: progenitor femenino, *j*: progenitor masculino, 1 (HD1), 2 (HC36), 3 (HC98), 4 (HOD), 5 (HOV), 6 (HC205), 7 (HC385). $\bar{d}$: grado promedio de dominancia. ACG: Aptitud Combinatoria General, g_i+g_j : efectos aditivos aportados por cada progenitor de la craza. ACE: Aptitud Combinatoria Específica, $S_{ij}=S_{ji}$: Efectos de dominancia de cada craza. EM (m_i-m_j): efectos maternos aportados por ambos progenitores a cada craza. ER ($r_{ij}=-r_{ji}$): efectos recíprocos aportados por ambos progenitores. RT: rendimiento de semilla total (t ha⁻¹) de cada craza. DMS: diferencia mínima significativa honesta (Tukey $P \leq 0.05$).

Cuadro 7. Efectos maternos de siete progenitores de cruzamientos dialélicos de higuera.

Progenitor	NEP	DAN	DMF	NRS	NRT	NRC	NTR	LPR	NPF	PCS	RP	RT	AF
1 (HD1)	-0.26	1.19	1.04	-0.10	-0.02	0.43	0.32	-0.49	-1.04	0.05	0.00	0.01	-0.02
2 (HC36)	0.29	2.61	2.65	-0.05	-0.28	-0.15	-0.48	0.30	1.33	-0.25	-0.02	-0.07	-0.01
3 (HC98)	0.35	-3.33	-4.48	0.09	0.23	-0.12	0.20	-0.28	-0.49	0.38	0.01	0.05	0.02
4 (HOD)	0.00	-0.94	-0.03	0.19	-0.11	-0.02	0.06	0.74	0.25	-0.26	0.00	-0.01	0.00
5 (HOV)	-0.41	-2.43	-2.67	0.27	0.58	0.13	0.97	0.49	0.13	0.20	0.05	0.18	0.03
6 (HC205)	0.64	4.16	4.84	-0.20	-0.19	-0.10	-0.49	-0.48	-0.26	-0.08	-0.03	-0.09	0.03
7 (HC385)	-0.61	-1.26	-1.35	-0.21	-0.20	-0.17	-0.58	-0.29	0.07	-0.04	-0.02	-0.08	-0.04

NEP: número de entrenudos al racimo primario; DAN: Días a antesis; DMF: días a madurez fisiológica del racimo primario; NRS: número de racimos secundarios; NRT: número de racimos terciarios; NRC: número de racimos cuaternarios; NTR: número total de racimos; LPR: longitud promedio de racimos (cm); NPF: número de cápsulas por racimo; PCS: peso de 100 semillas (g); RP: rendimiento por planta (g planta⁻¹); RT: rendimiento por hectárea (t ha⁻¹); AF: altura de planta (cm).

CONCLUSIONES

El análisis de varianza combinado permitió identificar en la población de higuera de referencia (la población resultante de la recombinación entre las líneas), diferencias estadísticas significativas ($P \leq 0.05$) entre localidades, cruza y de ACG entre líneas para la mayoría de los caracteres estudiados. Sin embargo, sólo existieron diferencias estadísticas significativas de ACE entre cruza en peso de 100 semillas, rendimiento por planta y rendimiento por hectárea. No existieron EM ni ER en las cruza para ninguno de los caracteres evaluados.

En las cruza de *Ricinus communis* evaluadas, la varianza genética aditiva predominó sobre la varianza genética no aditiva o de dominancia, en doce de los trece caracteres, estimadas por medio de los efectos de ACG y ACE. Sólo para número de racimos cuaternarios fue más importante la varianza de dominancia.

La heredabilidad en sentido estricto fue alta (41.8 a 79.9 %) para número de entrenudos, número de cápsulas por racimo y peso de 100 semillas; media (21.1 a 34.5 %) para días a anthesis, días a madurez fisiológica, longitud de racimo, rendimiento de semilla por planta, rendimiento de semilla por ha y altura final; y baja (0.5 a 6.5 %) para número de racimos secundarios, número de racimos terciarios, número de racimos cuaternarios y número total de racimos. Los valores altos de heredabilidad pueden aprovecharse mediante mejoramiento genético por selección.

Se detectaron cinco híbridos de alto potencial de rendimiento (3.14 a 3.84 t ha⁻¹). Las cruza 15 (HC98 x HOD), 22 (HOD x HOV) y 28 (HOV x HOD) pueden ser utilizadas como híbridos o como población base para selección recurrente (ACG $\approx$ ACE). Mientras que las cruza 3 (HD1 x HOD) y 25 (HOV x HD1) pueden ser usadas y comercializadas como variedad de polinización libre, sin una disminución significativa del rendimiento de semilla en generaciones avanzadas (ACG>ACE).

BIBLIOGRAFÍA

- Aher A.R., K.V. Patel, M.P. Patel and J.A. Patel (2015)** Genetic analysis of seed yield and component characters over environments in castor (*Ricinus communis* L.). *Electronic Journal of Plant Breeding* 6:141-149.
- Chaudhari G. and B.N. Patel (2014)** Combining ability and gene action for yield and yield component characters of newly developed castor (*Ricinus communis* L.) hybrid. *International Journal of Research and Scientific Innovation* 1:497-500.
- Chaudhari K.N., R.F. Chaudhary, D.K. Patel, A. Kanwal, H.N. Patel, H.C. Pathak and B.H. Prajapari (2011)** Heterosis for seed yield and yield components over environments in castor (*Ricinus communis* L.). *Electronic Journal of Plant Breeding* 2: 372-376.
- Cockerham C.C. (1954)** An Extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39:859-882.
- Comstock R.E. and H.F. Robinson (1952)** Estimation of Average of Dominance of Genes. In: Heterosis. Ames, Iowa State College Press. Pp. 494-516.
- Falconer D.S. and T.F.C. Mackay (1996)** Introducción a la genética cuantitativa. 4ª edición. Ed. Acriba S. A., Zaragoza, España. 469 p.
- Griffing B. (1956)** Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biology Science* 9:463-491.
- Golakia P.R., B.A. Monpara and V.K. Poshiva (2008)** Heterosis for yield determinants over environments in castor, *Ricinus communis* L. *Journal of Oilseeds Research* 25:25-28.
- Golakia P.R., V.K. Poshiva and B.A. Monpara (2015)** Identification of superior donor parents for earliness through combining ability in castor. *International Journal of Research in Plant Science* 5:26-31.
- Goytia J.M.A., S.R. Fidel y G.R. Gallegos (2012)** Diversidad morfológica de higuierilla (*Ricinus communis* L.) del estado de Chiapas, México. V Congresso Brasileiro de Mamona / II Simpósio Internacional de Oleaginosas Energéticas & I Fórum Capixaba de Pinhão Manso, Guarapari. Campina grande, Brasil. p. 370.
- Jaradat A.A., (2010)** Genetic resources of energy crops: Biological systems to combat climate change. *Australian Journal of Crop Science* 4:309-323.
- Hallauer A.R., M.J. Carena and J.B.M. Filho (2010)** Quantitative Genetics in Maize Breeding. Eds. Hallauer AR, Carena MJ and Filho JBM. New York. Springer. 680 p.
- Hernández X.E. (1988)** La agricultura tradicional en México. *Comercio Exterior* 38:673-678.

- Hooks J.A., J.H Williams and C.O. Gardner (1971)** Estimates of heterosis from a diallel cross on inbred lines of castors, *Ricinus communis* L. *Crop Science* 11:651-655.
- Kempthorne O. (1957)** An Introduction to Genetics Statistics. John Wiley And Sons. New York. 545 p.
- Martínez G.A. (1983)** Diseño y análisis de los experimentos de cruas dialélicas. Centro de Estadística y Cálculo, Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 252 p.
- Mehta D.R. (2000)** Combining ability analysis for yield and its component characters in castor (*Ricinus communis* L.). *Indian Journal of Agricultural Research* 34:200-202.
- Montesinos L.O.A., L.A.A. Mastache, I.E. Luna and C.J.V. Hidalgo (2007)** Mejor predictor lineal e insesgado combinado de los diseños uno y tres de Griffing. *Técnica Pecuaria en México* 45:131-146.
- Nóbrega M.B.M., I.O Geraldi and C.A.D. Ferreira (2010)** Avaliação de cultivares de mamona em cruzamentos dialélicos parciais. *Bragantia* 69:281-288.
- Okoh J.O., A.A. Ojo and T.A.A. Vange (2007)** Combining ability and heterosis of oil content in six accessions of castor at Makurdi. *Nature and Science* 5:18-23.
- Patel D.K., F.P. Chaudhari, M.S. Patel and K.P. Prajapati (2008a)** Combining ability for yield and its components in castor, *Ricinus communis* L. *Journal of Oilseeds Research* 25:200-202.
- Patel J.A., K.V. Patel and A.R. Patel (2012)** Genetic analysis of seed yield and component characters over environments in castor (*Ricinus communis* L.). *Indian Journal of Agricultural Research* 46:148-154.
- Patel J.B. and H.C. Pathak (2006)** Heterosis for seed yield per plant and its components in castor (*Ricinus communis* L.). *Journal of Oilseeds Research* 23:93-95.
- Patel M.S. and R.M. Chauhan (2013)** Study on gene action, heterosis and inbreeding depression for yield and quality traits in castor (*Ricinus communis* L.). *Journal of Oilseeds Research* 30:138-143.
- Patel P.C., A. Dadheech, P.V. Dave and A.Y. Makani (2015)** Heterosis and combining ability for yield and yield component characters in castor (*Ricinus communis* L.). *Green Farming* 6:970-973.
- Patel P.S., Y.V. Chaudhary and V. Joshi (2008b)** Genetic analysis of quantitative traits in castor, *Ricinus communis* L. *Journal of Oilseeds Research* 25:203-205.
- Punewar A.A., A.S. Patil, H.R. Nandanwar, S.M. Patel and B.N. Patel (2017)** Genetic dissection of heterosis and combining ability in castor (*Ricinus*

communis L.) with line x tester analysis. *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences* 5:77-86.

- Ramesh M., C. Lavanya, M. Sujatha, A. Sivasankar, K.J. Aruna and H.P. Meena (2013)** Heterosis and combining ability for yield and yield component characters of newly developed castor (*Ricinus communis* L.) hybrid. *The Bioscan* 8:1421-1424.
- Reyes L.D., G.J.D. Molina, R.M.A. Oropeza y P.E.C. Moreno (2004)** Cruzas dialélicas entre líneas autofecundadas de maíz de la raza Tuxpeño. *Revista Fitotecnica Mexicana* 27:49-56.
- Sapovadiya M.H., K.L. Dobariya, C.A. Babariya, K.S. Mungra and P.A. Vavdiya (2015)** Heterosis for seed yield and its components over environments in castor (*Ricinus communis* L.). *Electronic Journal of Plant Breeding* 6:1118-1123.
- Sarwar G. and M.B. Chaudhry (2008)** Evaluation of castor (*Ricinus communis* L.) induced mutants for possible selection in the improvement of seed yield. *Spanish Journal of Agricultural Research* 6:629-634.
- Severino L.S., D.L. Auld, M. Baldanzi, M.J.D. Cândido, G. Chen, W. Crosby, D. Tan, X. He, P. Lakshamma, C. Lavanya, O.L.T. Machado, T. Mielke, M. Milani, T.D. Miller, J.B. Morris, S.A. Morse, A.A. Navas, D.J. Soares, V. Sofiatti, M.L. Wang, M.D. Zanotto and H. Zieler (2012)** A Review on the challenges for increased production of castor. *Agronomy Journal* 104:853-880.
- Singh A.S., S. Kumari S, A.R. Modi, B.B. Gajera, S. Narayanan and N Kumar (2015)** Role of conventional and biotechnological approaches in genetic improvement of castor (*Ricinus communis* L.). *Industrial Crops and Products* 74:55–62.
- Solanki S.S. and P. Joshi (2000)** Combining ability analysis over environments of diverse pistillate and male parents for seed yield and other traits in castor (*Ricinus communis* L.). *Indian Journal of Genetics & Plant Breeding* 60:201-212.
- Sridhar V., K.S Dangi, A.V. Reddy, R. Sudhakar and A.S. Sankar (2009)** Heterosis for seed yield and yield components in castor (*Ricinus communis* L.). *International Journal of Agricultural Biosciences* 2:64-67.

CAPÍTULO IV. ACCIÓN GÉNICA, HEREDABILIDAD Y HETEROSIS DEL RENDIMIENTO DE SEMILLA Y CONTENIDO DE ACEITE EN HIGUERILLA

RESUMEN

La importancia de la higuera (*Ricinus communis* L.) como cultivo industrial se centra en el alto contenido y calidad de aceite de sus semillas. Por tal motivo en este estudio se planteó como objetivo estimar los efectos de Aptitud Combinatoria, heredabilidad y heterosis del contenido de aceite y rendimiento de semilla en siete líneas s_5 de higuera y sus 42 cruza, mediante la información obtenida de un experimento dialélico (Diseño I, Modelo II de Griffing) en San Juan Chilateca, Oaxaca, durante 2016. La Aptitud Combinatoria Específica fue significativa ($P \leq 0.01$) y mayor que la Aptitud Combinatoria General para contenido de aceite, por lo que los efectos no aditivos resultaron más importantes que los aditivos, siendo consecuente con la baja heredabilidad del carácter. En cambio, para rendimiento de semilla predominaron los efectos aditivos y la heredabilidad fue de 30 %. El contenido promedio de aceite en los progenitores y cruza fue de 46.7 y 48.4 %, respectivamente. La heterosis media para contenido de aceite fue de 1.7 % y la heterosis varietal varió de -2.7 a 3.7 %. Se detectaron cinco híbridos de alto contenido de aceite (54 a 57 %), mismos que presentaron los valores más altos de heterosis específica (3.4 a 9.5 %) y respecto al mejor progenitor (3.5 a 26.5 %); destacando como progenitores las líneas HD1 y HOD. El contenido de aceite y rendimiento de semilla no estuvieron correlacionados. Sólo la cruza HOV x HOD presentó alto contenido de aceite (57 %) y alto rendimiento de semilla (4 t ha^{-1}).

Palabras clave: *Ricinus communis* L., Aptitud Combinatoria General, Aptitud Combinatoria Específica, diseños dialélicos.

SUMMARY

The importance of the castor (*Ricinus communis* L.) as an industrial crop focuses on the high seed oil content. For this reason, in this study the objective was to estimate the combining ability effects, heritability and heterosis of the oil content and seed yield in seven s_5 lines of castor bean and their 42 crosses, using the information obtained from a diallel experiment (Design I, Model II of Griffing) in San Juan Chilateca, Oaxaca, during 2016. For oil content, the specific combining ability was significant ($P \leq 0.01$) and greater than the general combining ability, therefore, non-additive effects were more important than the additive effects, being consistent with the low heritability of the character. In contrast, additive effects predominated for seed yield and the heritability was 30 %. The average of oil content in the parents and crosses were 46.7 and 48.4 %, respectively. The average heterosis for oil content was 1.7 % and the varietal heterosis varied from -2.7 to 3.7 %. Five high oil content hybrids were found (54 to 57 %), which presented the largest values of specific heterosis (3.4 to 9.5 %) and with respect to the best parent (3.5 to 26.5 %); highlighting HD1 and HOD lines as parents. The oil content and seed yield were not correlated. Only the HOV x HOD crosses had high oil content (57 %) and seed yield (4 t ha^{-1}).

Index words: *Ricinus communis* L., diallel designs, General Combining Ability, Specific Combining Ability.

INTRODUCCIÓN

La higuera (*Ricinus communis* L.; $2n=2x=20$; alógama) es un cultivo oleaginoso industrial. A partir del aceite de sus semillas se generan múltiples productos industriales que van desde medicinas hasta aditivos de combustibles, biopolímeros y biodiesel (Anjani, 2012). Generalmente el contenido de aceite va de 42 a 58 %, sin embargo, se han reportado valores desde 22 hasta 60 % (Anjani, 2012; Okoh *et al.*, 2007; Severino *et al.*, 2015). Esta variabilidad contenida en el germoplasma es la base del mejoramiento genético para aumentar el contenido de aceite.

Los diseños genéticos de apareamientos dialélicos de Griffing (1956) son ampliamente usados en programas de mejoramiento genético vegetal para estimar los efectos de Aptitud Combinatoria General y Específica, efectos maternos y recíprocos, heredabilidad y componentes de varianza genética (Hallauer *et al.*, 2010). Esta información posibilita la detección de progenitores y cruza superiores, y elección de un método adecuado de mejoramiento genético (Montesinos *et al.*, 2006). Los efectos aditivos se aprovechan mejor mediante selección, sobre todo si existe alta heredabilidad; los efectos de dominancia y heterosis positiva son indicadores del vigor híbrido; si ambos tipos de acción génica son importantes, se pueden explotar simultáneamente, empleando a las cruza como sintéticos o población base para selección recíproca recurrente (Comstock *et al.*, 1949; Serrano y Mendoza, 1990).

En diferentes estudios se ha reportado que en la herencia del contenido de aceite los efectos de dominancia son más importantes que los efectos aditivos (Aher *et al.*, 2015; Punewar *et al.*, 2017; Sapovadiya *et al.*, 2015; Sridhar *et al.*, 2009). Otros autores han encontrado que tanto los efectos aditivos como los de dominancia son importantes (Hooks *et al.*, 1971; Giriraj *et al.*, 1973; Okoh *et al.*, 2007; Patel y Chauhan, 2013 y Ramesh *et al.*, 2013); y que la prevalencia de efectos aditivos es menos común (Patel *et al.*, 2015).

En México, la higuera se ha cultivado bajo agricultura tradicional desde hace muchos años, principalmente en Oaxaca (Hernández, 1988); sin embargo, no se ha logrado un impulso real. Sólo en los últimos años la superficie cultivada y el interés han aumentado, al retomarse como un cultivo industrial con potencial para la obtención de biocombustibles. Esta necesidad motivó la búsqueda de genotipos sobresalientes sujetos de mejoramiento mediante métodos efectivos de selección o hibridación. En este estudio se plantearon como objetivos: (a) determinar el contenido de aceite y rendimiento de semilla y (b) estimar los efectos de aptitud combinatoria general y específica, efectos maternos y recíprocos, heredabilidad y heterosis del contenido de aceite y rendimiento de semilla, de siete líneas s_5 de higuera y sus 42 cruza posibles.

MATERIALES Y MÉTODOS

Obtención de los cruzamientos dialélicos

La higuera es una especie principalmente alógama, aunque puede tener un alto porcentaje de autofecundación debido a que su inflorescencia es un racimo diclino monoico, con flores estaminadas en la base y pistiladas hacia el ápice. Además, presenta variantes sexuales, como flores hermafroditas en diferente proporción, inflorescencias sólo pistiladas o sólo estaminadas (Anjani *et al.*, 2012). Esta condición dificulta la polinización dirigida para la obtención de cruza, porque después de la emasculación pueden volver a brotar flores estaminadas o hermafroditas a lo largo de la inflorescencia. Para evitar contaminación por autofecundación hay que revisar constantemente los racimos.

En el Campo Agrícola Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo (Chapingo, Estado de México), se sembraron siete líneas S_5 de higuera: 1 (HD1), 2 (HC36), 3 (HC98), 4 (HOD), 5 (HOV), 6 (HC205) y 7 (HC385) durante el ciclo primavera-verano de 2015. La siembra se diseñó para hacer las 21 cruza directas y 21 recíprocas posibles. Se estableció sucesivamente un grupo de las siete líneas, flanqueadas por un surco inicial y uno final de la línea donadora de polen correspondiente, quedando al centro de cada grupo las seis líneas hembras receptoras. Este acomodo se repitió para cada línea, por lo que se conformaron siete grupos como el descrito. El largo de cada surco fue de 10 m, con cinco plantas a 2 m de distancia entre ellas y 1.5 m entre surcos. Durante la antesis se mezcló polen de tres plantas donadoras y con la mezcla se polinizaron las inflorescencias previamente emasculadas de tres plantas receptoras, repitiendo el proceso cada tercer día hasta lograr al menos el 90 % de fecundación (detectado por el inicio del llenado del fruto), aproximadamente 9 días después.

Establecimiento del experimento dialélico

Los siete progenitores y sus 42 cruzas se evaluaron durante el ciclo primavera-verano de 2016 en San Juan Chilateca, Oaxaca. El experimento se estableció según un diseño experimental en bloques completos al azar con 49 tratamientos y tres repeticiones. Cada unidad experimental se constituyó por un surco de 10 m con 5 plantas útiles bajo competencia completa, con una separación de 1.5 m entre surcos y 2 m entre plantas; obteniéndose una densidad de 3,333 plantas ha⁻¹. Las variables evaluadas fueron:

1. Rendimiento de semilla (t ha⁻¹): $RT = RP \cdot 3333 / 1000$; donde RP = rendimiento de semilla por planta (kg) = $PCS \cdot TR \cdot PF \cdot 3 / 100000$; y a su vez, PCS = peso de 100 semillas (g), TR = número total de racimos, PF = número promedio de frutos por racimo, 3 (número de semillas por cápsula).
2. Contenido de aceite en semillas (CA). La determinación se hizo a partir de una muestra compuesta de 500 g formada por la mezcla de semillas de las cinco plantas útiles de cada repetición y tratamiento.

Determinación de contenido de aceite

El contenido de aceite se determinó para cada repetición de cada tratamiento. De la muestra compuesta de 500 g, se tomaron 5 g de semillas con cáscara y se trituraron en un mortero de porcelana, se colocaron en un cono de papel filtro previamente pesado (PP = peso de papel). Estas muestras se secaron en una estufa a 35 °C durante 24 h y se les determinó el peso (PMS = Peso de muestra seca). Los contenedores de aluminio del extractor automático de aceite SoxtecTM 2050 de Foss se secaron en una estufa, se pesaron (PC = peso del contenedor) y se les agregó hexano hasta la mitad de su capacidad. Las muestras secas se colocaron dentro de los dedales de celulosa del extractor, estos a su vez dentro de los contenedores que se acomodaron en el extractor con el siguiente programa:

solvente en ebullición: 45 min; enjuague: 40 min; recuperación de solvente: 45 min; secado: 35 min. Al término se retiraron los contendores que ahora contenían el aceite, se mantuvieron durante 10 min en una estufa a 35 °C para retirar toda la humedad y se les determinó el peso (PCM= peso del contenedor con muestra).

El porcentaje de aceite (% A) se calculó como sigue: $\% A = \frac{(PCM-PC)}{(PMS-PP)} (100)$.

Diseño genético y análisis estadístico

El método I modelo II de efectos aleatorios de Griffing (1956) se utilizó bajo modelo lineal siguiente: $y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + m_i - m_j + r_{ij} + \beta_k + e_{ijk}$; donde y_{ijk} = valor fenotípico de la cruza ij del bloque k , μ = media general, g_i = efecto de la ACG del progenitor i , g_j = efecto de la ACG del progenitor j , s_{ij} = efecto de la ACE de la cruza ij , con $s_{ij} = s_{ji}$, m_i = efecto materno del progenitor i , m_j = efecto materno del progenitor j , r_{ij} = efecto recíproco de la cruza i, j , con $r_{ij} = -r_{ji}$, β_k = efecto del bloque k , e_{ijk} = efecto aleatorio del error de la observación ijk . Sin pérdida de generalidad, al considerar solo las medias de las cruzas, se eliminó el efecto de bloques, dado que es ortogonal con las cruzas, por lo que el modelo se redujo a: $\bar{y}_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + m_i - m_j + r_{ij} + \bar{e}_{ij}$; con $\sigma_{e_{ij}}^2 = \sigma_e^2$ (Montesinos *et al.*, 2006). El análisis de varianza se llevó a cabo recurriendo al programa estadístico SAS (Versión 9.0) utilizando el algoritmo de Montesinos (2006) bajo el modelo de efectos mixtos, a fin de obtener los mejores predictores lineales e insesgados de mínima varianza del diseño I de Griffing (1956).

Componentes de varianza genética

Se consideró que los progenitores son líneas endogámicas (s_5) no emparentadas, con coeficientes de endogamia igual a la unidad. Por lo tanto, los componentes de varianza de ACG (σ_g^2) y ACE (σ_s^2) como factores de efectos

aleatorios, tienen las siguientes equivalencias en términos de covarianza de familias de medios hermanos (Cov MH) y de familias de hermanos completos (Cov HC); a su vez, estos tienen equivalencias en términos de varianza genética aditiva (σ_A^2) y varianza genética de dominancia (σ_D^2): $\sigma_{ACG}^2 = CovMH = \left(\frac{1+F}{4}\right)\sigma_A^2$, si $F = 1$, $CovMH = 1/2\sigma_A^2$; $\sigma_{ACE}^2 = CovHC - 2CovMH$, si $CovHC = \left(\frac{1+F}{2}\right)\sigma_A^2 + \left(\frac{1+F}{2}\right)\sigma_D^2$ y $F = 1$, $CovHC = \sigma_A^2 + \sigma_D^2$. En términos de varianzas genéticas: $\sigma_g^2 = 1/2(\sigma_A^2)$, por lo tanto $\sigma_A^2 = 2\sigma_{ACG}^2$; $\sigma_s^2 = CovHC - 2CovMH = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 - 2(1/2\sigma_A^2)$, por lo tanto $\sigma_D^2 = \sigma_{ACE}^2$ (Cockerham, 1954; Kempthorne, 1957).

La heredabilidad en sentido estricto se calculó como $h^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_F^2} \times 100$, donde $\hat{\sigma}_F^2$ es la varianza fenotípica obtenida a partir de los componentes de varianza estimadas del modelo generado por Montesinos (2006) de la forma siguiente: $\hat{\sigma}_F^2 = 2\hat{\sigma}_{ACG}^2 + \hat{\sigma}_{ACE}^2 + 2\hat{\sigma}_{EM}^2 + \hat{\sigma}_{ER}^2 + \hat{\sigma}_E^2$. El grado promedio de dominancia ($\bar{d}$) se obtuvo según la fórmula de Comstock y Robinson (1952), bajo los supuestos de $p = q = 0.5$ (ya que los progenitores son líneas endogámicas) y equilibrio de ligamento: $\bar{d} = (2\hat{\sigma}_D^2/\hat{\sigma}_A^2)^{1/2}$. La interpretación de $\bar{d}$ para el tipo de acción génica se hizo de acuerdo con el mismo autor donde $\bar{d} = 0$, aditividad; $0 < \bar{d} < 1$, dominancia parcial; $\bar{d} = 1$, dominancia completa y $\bar{d} > 1$, sobredominancia. El coeficiente de variación aditiva y de dominancia se calculó como: $CV_A = \frac{\sigma_A}{\bar{X}}$ y $CV_D = \frac{\sigma_D}{\bar{X}}$, respectivamente; donde σ_A = desviación estándar aditiva, σ_D = desviación estándar de dominancia y $\bar{X}$ = media del carácter. Las proporciones de los efectos de ACG, ACE, EM y ER se calcularon con base en las sumas de cuadrados, al particionar el efecto de las cruas (Comstock y Robinson, 1952).

Análisis de progenitores y cruzas

Se calculó la varianza de los efectos de aptitud combinatoria específica (σ_{ACE}^2) de las cruzas de cada progenitor. En este caso, σ_{ACE}^2 no es un estimador de σ_D^2 . Para el análisis de la estructura genética de las cruzas se consideró que la ACG es igual a la suma de los efectos de los progenitores i y j , respectivamente ($ACG = g_i + g_j$) y el efecto materno es igual a la diferencia de efectos maternos de los progenitores i y j , respectivamente ($EM = m_i - m_j$). Con el procedimiento PROC CORR del programa SAS V.9.0. se determinó el coeficiente de correlación entre contenido de aceite y rendimiento de semilla de los 42 cruzamientos dialélicos.

Heterosis

Para estimar la heterosis media, varietal y específica, así como con respecto al mejor progenitor, se empleó el modelo II de Gardner y Eberhart (1966). En este modelo, la expresión del valor fenotípico promedio de cualquier progenitor o híbrido F_1 , está dada por la siguiente ecuación:

$$Y_{ij} = \mu_v + \left(\frac{V_i + V_j}{2} \right) + \theta h_{ij}$$

Donde Y_{ij} = media esperada de un progenitor ($i = j$) o de una craza ($i \neq j$), μ_v = media de los n progenitores, V_i = efecto varietal del i -ésimo progenitor, V_j = efecto varietal del j -ésimo progenitor, θ = coeficiente ($\theta = 0$ cuando $i = j$; $\theta = 1$ cuando $i \neq j$) y h_{ij} = efecto de heterosis de la craza entre los progenitores i y j .

Si $\bar{Y}_i$ y $\bar{Y}_j$ son la media de los progenitores i y j , respectivamente, $\bar{Y}_v$ es la media de todos los progenitores; entonces el efecto varietal del j -ésimo progenitor (V_j) es la diferencia entre la media de un padre *per se* y la media de todos los padres, es decir: $V_j = \bar{Y}_j - \bar{Y}_v$ y $h_{ij} = Y_{ij} - \left(\frac{\bar{Y}_i + \bar{Y}_j}{2} \right)$.

El efecto de heterosis según el modelo anterior, se calculó como sigue: $h_{ij} = \bar{h} + h_i + h_j + s_{ij}$, donde $\bar{h}$ = heterosis media de todos los cruzamientos, h_i = heterosis varietal del i -ésimo progenitor, h_j = heterosis varietal del j -ésimo progenitor, s_{ij} = heterosis específica para el cruzamiento entre las variedades i y j .

La heterosis media ($\bar{h}$) del grupo de progenitores usados en este estudio es la diferencia entre la media de todos los cruzamientos y la media de todos los progenitores. La heterosis varietal (h_j) es la contribución de heterosis por la variedad j en sus cruzamientos F_1 , medida como una desviación del promedio de heterosis. La heterosis específica (s_{ij}) entre las variedades i y j mide la desviación entre el comportamiento observado de un cruzamiento específico y su comportamiento esperado, basado en el efecto varietal (V_j), la heterosis media ($\bar{h}$) y la heterosis varietal (h_j). Así, los componentes de la heterosis (h_{ij}) tienen las siguientes fórmulas de heterosis media, varietal y específica:

- a) Heterosis media: $\bar{h} = \bar{Y}_H - \bar{Y}_V$, donde $\bar{Y}_H$ = media de todas las cruzas realizadas y $\bar{Y}_V$ = media de todos los progenitores involucrados en las cruzas.
- b) Heterosis varietal: $h_i = \left[\frac{p-1}{p-2} \right] [\bar{Y}_i - \bar{Y}_H] - \left[\frac{Y_i - \bar{Y}_V}{2} \right]$, donde p = número de progenitores, $\bar{Y}_i$ = media de las cruzas en las que interviene el progenitor i , $\bar{Y}_H$ = media de todas las cruzas realizadas, Y_i = media del progenitor i y $\bar{Y}_V$ = media de los progenitores. El primer componente corresponde al efecto de las cruzas donde participa la variedad i , mientras que el segundo corresponde al efecto promedio de la variedad i . Por lo que la heterosis varietal es la heterosis del efecto de las cruzas de una variedad i con respecto al efecto promedio de dicha variedad.
- c) Heterosis específica de cruzas entre los progenitores: $s_{ij} = h_{ij} - \bar{h} - h_i - h_j$, donde h_{ij} = heterosis con respecto al progenitor medio de cada cruce ij , $\bar{h}$ = heterosis media, h_i = heterosis varietal del i -ésimo

progenitor (cuando participa como hembra), h_j = heterosis varietal del j-ésimo progenitor (cuando participa como macho).

La heterosis respecto al mejor progenitor (H_{mp}) se define como $H_{mp} = Y_{ij} - Y_{mp}$, donde Y_i = media de la cruza ij , Y_{mp} = media del mejor progenitor de la cruza ij . En porcentaje equivale $H_{mp}\% = \frac{Y_{ij} - Y_{mp}}{Y_{mp}} \times 100$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza

Se encontraron diferencias altamente significativas (≤ 0.01) entre cruzas de higuera, en ACG y ER para contenido de aceite. Esta significancia también ha sido reportada en estudios previos (Aher *et al.*, 2015; Golakia *et al.*, 2008 y Okoh *et al.*, 2007). Para rendimiento de semilla solo se encontraron diferencias significativas entre cruzas, en ACG y ACE.

La contribución de los progenitores al contenido de aceite de sus cruzas es no aditiva. Este resultado es consistente con reportes previos (Aher *et al.*, 2015; Punewar *et al.*, 2017; Sapovadiya *et al.* 2015 y Sridhar *et al.*, 2009). La predominancia de efectos aditivos es menos común (Patel *et al.*, 2015). En cambio, para rendimiento de semilla son más importantes los efectos de tipo aditivo (Cuadro 1).

No existieron EM ni ER para ambos caracteres evaluados, por lo que el valor fenotípico de la cruza *ij* es igual al de la cruza recíproca *ji*. Para contenido de aceite, hay cruzas en las que los progenitores no se comportan igual en la cruza directa y en la cruza recíproca, pero esta diferencia no es atribuible a efectos maternos (Cuadro 1).

Con base en las sumas de cuadrados de las cruzas, se determinó que la contribución a la varianza del contenido de aceite estuvo constituida por 13 % de efectos aditivos, 49 % de efectos no aditivos, 15 % de efectos maternos y 23 % de efectos recíprocos. En cambio, para rendimiento de semilla, los efectos aditivos contribuyeron con el 51 % de la varianza, los efectos de dominancia con el 27 %, los efectos maternos con 9 % y los efectos recíprocos con 13 % (Cuadro 1).

Cuadro 1. Cuadrados medios para contenido de aceite y rendimiento de semilla de cruzas dialélicas entre siete líneas de higuera.

FV	GL	Contenido de aceite (%)	Rendimiento de semilla (t ha ⁻¹)
Repetición	2	38.62	6.36
Cruzas	48	42.59**	1.02**
ACG	6	43.03	4.21**
ACE	21	47.97**	0.62*
EM	6	52.39	0.75
ER	15	30.98**	0.42
Error	96	18.37	0.30
Total	146		
CV		8.91	26.87

*, ** Significancia al 5 y 1 %, respectivamente. ACG: Aptitud Combinatoria General. ACE: Aptitud Combinatoria Específica, EM: efectos maternos. ER: efectos recíprocos. CV: coeficiente de variación.

Componentes de varianza genética

La varianza genética aditiva resultó importante para rendimiento de semilla, pero fue prácticamente nula para contenido de aceite, lo que se confirma al observar los coeficientes de variación genética. Respecto al grado promedio de dominancia, con base en la interpretación de Comstock y Robinson (1952), existe sobredominancia para contenido de aceite, por lo que es procedente el uso de las cruzas como híbridos (Cuadro 2). Aher *et al.* (2015) también reportan sobredominancia para este carácter, aunque con un valor más bajo al encontrado en el presente estudio. En cambio, para rendimiento de semilla existe dominancia parcial y heredabilidad media.

Cuadro 2. Estimaciones de componentes de varianza, heredabilidad y grado de dominancia de contenido de aceite y rendimiento de semilla de cruas dialélicas entre siete líneas de higuera.

Variable	$\hat{\sigma}_{ACG}^2$	$\hat{\sigma}_{ACE}^2$	$\hat{\sigma}_{EM}^2$	$\hat{\sigma}_{ER}^2$	$\hat{\sigma}_E^2$	$\hat{\sigma}_A^2$	$\hat{\sigma}_D^2$	$\hat{\sigma}_A^2/\hat{\sigma}_D^2$	CV_A (%)	CV_D (%)	$\hat{h}^2$	$\bar{d}$
CA	0.01	5.62	0.51	2.10	18.37	0.02	5.62	0.004	0.29	4.93	0.07	23.71
RT	0.09	0.06	0.01	0.02	0.30	0.17	0.06	2.768	20.46	12.30	30.30	0.85

CA: contenido de aceite (%). RT: rendimiento de semilla (t ha⁻¹). $\hat{\sigma}_{ACG}^2$: estimación de varianza de Aptitud Combinatoria General. $\hat{\sigma}_{ACE}^2$: estimación de varianza de Aptitud Combinatoria Específica. $\hat{\sigma}_{EM}^2$: estimación de varianza de efectos maternos. $\hat{\sigma}_{ER}^2$: estimación de varianza de efectos recíprocos. $\hat{\sigma}_E^2$: estimación de la varianza del error. $\hat{\sigma}_A^2$: estimación de la varianza aditiva. $\hat{\sigma}_D^2$: estimación de la varianza de dominancia. CV_A (%): coeficiente de variación genética aditiva. CV_D (%): coeficiente de variación genética de dominancia. $\hat{h}^2$: estimación de la heredabilidad en sentido estricto. $\bar{d}$ = grado promedio de dominancia.

Análisis de progenitores

El contenido de aceite en los progenitores fue estadísticamente igual, con una media de 46.7±4.8 % y un intervalo de 41.6 a 51.7 % (Cuadro 3). Aher *et al.* (2015) encontraron una media 45.4 %, y un intervalo de 40.6 a 47 % en nueve líneas pistiladas. Okoh *et al.* (2007) reportan de 36.6 a 45.9 % en seis progenitores, mientras que Golakia *et al.* (2008) estimaron 49.3 % en 15 progenitores. Las líneas pistiladas son más productivas que las monoicas porque en estas últimas, una proporción importante de la inflorescencia la ocupan las flores estaminadas; pero al parecer, el contenido de aceite no es influido por este fenómeno, ya que las líneas evaluadas en la presente investigación son monoicas y su contenido de aceite fue similar al de las líneas pistiladas evaluadas por Aher *et al.* (2015) y Golakia *et al.* (2008).

Los mejores progenitores para contenido de aceite, en términos de ACG en orden decreciente fueron: HC205, HD1, HC385 y HC36, al presentar valores positivos. Las líneas HC36, HC385, HOD y HD1 tuvieron la mayor varianza de ACE, lo que indica baja estabilidad en sus cruas.

Cuadro 3. Estimaciones de efectos de ACG, varianza de los efectos de ACE, efectos maternos y heterosis varietal para contenido de aceite de siete líneas de higuera.

	HD1		HC36		HC98		HOD		HOV		HC205		HC385	
Variable	CA [†]	RT ^{††}	CA [†]	RT ^{††}	CA [†]	RT ^{††}	CA [†]	RT ^{††}	CA [†]	RT ^{††}	CA [†]	RT ^{††}	CA [†]	RT ^{††}
ACG	0.65	-0.01	0.46	-0.11	-0.47	0.10	-0.17	0.34	-1.86	0.32	0.85	-0.41	0.55	-0.23
σ_{ACE}^2	2.95	0.01	4.25	0.01	1.86	0.03	3.47	0.06	2.88	0.05	0.22	0.03	3.85	0.02
EM	0.45	-0.04	0.26	0.01	-0.15	0.01	-0.39	-0.09	0.54	0.09	-0.72	0.02	0.00	-0.01
h_i	3.6	-0.5	-0.7	0.3	-2.3	-0.2	3.7	0.1	-1.5	-0.1	-2.7	0.1	-0.2	0.2
Y_i	43.4a	2.8ab	48.5a	1.5bc	48.6a	2.5abc	41.6a	2.7ab	44.8a	3.0a	51.7a	1.1c	48.0a	1.4bc

Para cada variable: medias con la misma letra dentro de filas son estadísticamente iguales (Tukey, $p \leq 0.01$). CA= contenido de aceite (%). RT: rendimiento de semilla ($t\ ha^{-1}$). [†]DMS: 13.8, CV: 10.3. ^{††}DMS: 1.4, CV=23.9. ACG: Aptitud Combinatoria General. σ_{ACE}^2 : varianza de Aptitud Combinatoria Específica en el conjunto de cruza en que participa el progenitor. EM: efecto materno. h_i : heterosis varietal. Y_i = media del progenitor i .

La heterosis media fue de 1.7 % para contenido de aceite y de -0.1 $t\ ha^{-1}$ para rendimiento de semilla. Valores positivos y predominancia de efectos dominantes son un primer indicador de la heterosis de las cruza respecto a la población de progenitores que las originaron. La baja magnitud de heterosis media puede deberse a la poca divergencia genética entre los progenitores. Respecto a la heterosis varietal, las líneas que presentaron valores positivos para contenido de aceite fueron HOD y HD1; y para rendimiento de semilla: HC36, HOD, HC205 y HC385 (Cuadro 3).

Análisis de cruza

La media de contenido de aceite de las 42 cruza fue de 48.4 ± 4 %, con un intervalo de 42 a 57 %. Estos valores son similares a los encontrados en otros estudios (Aher *et al.*, 2015; Golakia *et al.*, 2008 y Okoh *et al.*, 2007). El contenido de aceite de cuatro híbridos de porte bajo, para cosecha mecanizada, desarrollados en Israel y evaluados en Grecia, fue de 49 a 53 % (Merkouropoulos *et al.*, 2016). El máximo contenido de aceite registrado en los reportes consultados es de 60 % (Anjani, 2012), por lo que varios híbridos generados en

la presente investigación están en el límite superior y pueden considerarse de alto contenido de aceite.

Los cinco híbridos de mayor contenido de aceite (54-57 %) también presentaron los valores más altos de heterosis específica (3.4-9.5 %) y respecto al mejor progenitor (3.5-26.5 %) (Cuadro 4). En orden decreciente para contenido de aceite, las cruzas fueron: 40 (HC385 x HOD), 28 (HOV x HOD), 1 (HD1 x HC36), 7 (HC36 x HD1) y 5 (HD1 x HC205). En las primeras cuatro cruzas los efectos de ACE fueron mayores a los de ACG y presentaron sobredominancia ($\vec{d} > 1$), por lo cual deben emplearse sólo como híbridos, para explotar la heterosis y heterobeltiosis, ya que en generaciones avanzadas van a mostrar depresión endogámica. En cambio, en la cruz 5 el efecto de ACG fue mayor al de ACE, presentó dominancia parcial ($\vec{d} = 0.3$), baja heterosis específica (3.4 %) y respecto al mejor progenitor (3.5 %), por lo que puede emplearse como variedad de polinización libre sin una depresión endogámica importante.

Valores similares de heterosis específica se han reportado en otros estudios: de 1 (Patel *et al.*, 2013 y Sapovadiya *et al.*, 2015) a 17 % (Punewar *et al.*, 2017), con un promedio de 6.5 %. Golakia *et al.* (2008) reportan 4 % de heterosis calculada a partir del rango de sus mejores cinco híbridos respecto al testigo, Chaudhari *et al.* (2017) registran 7 %, calculada como la diferencia entre la media de los tres mejores híbridos y el testigo, mientras que Okoh *et al.* (2007) consignan un valor de 9.5 %.

Los valores de heterosis respecto al mejor progenitor en los cinco mejores híbridos fluctuaron de 3.5 hasta 26.5 %. En otros estudios, el promedio de heterosis respecto al mejor progenitor es de 3.8 %, con un intervalo desde -4.6 (Patel *et al.*, 2013) hasta 9 % (Okoh *et al.*, 2007; Punewar *et al.*, 2017). Sapovadiya *et al.* (2015) reportan una media de 2.6 % en sus diez mejores híbridos, mientras que Golakia *et al.* (2008) obtienen un promedio de 3 %, calculado a partir del rango de los cinco mejores híbridos.

Adicionalmente se identificaron 10 cruzas que pueden emplearse como variedades de polinización libre (ACG>ACE) sin detrimento en el rendimiento de semilla y contenido de aceite, aunque estos fueron bajos ($1.2\text{-}2.3\text{ t ha}^{-1}$ y 45-54 %, respectivamente) (Cuadro 4). Dichas cruzas fueron la 5, 6, 11, 12, 31, 32, 36, 37, 38 y 42; en las cuales participaron como progenitores las líneas HD1, HC36, HC205 y HC385, mismas que presentaron valores positivos de ACG (Cuadro 3).

El coeficiente de correlación entre contenido de aceite y rendimiento de semilla fue prácticamente nulo ($r=0.02$), lo que indica que no existe relación entre estas dos variables. De las cinco cruzas sobresalientes en contenido de aceite, sólo la cruz 28 (HOV x HOD) tuvo alto rendimiento de semilla (4 t ha^{-1}), en las demás varió de 1.2 a 2.3 t ha^{-1} . Los tres híbridos con mayor rendimiento de semilla fueron las cruzas 28 (4 t ha^{-1}), 15 (3.2 t ha^{-1}) y 22 (3 t ha^{-1}), pero sólo la primera tuvo alto contenido de aceite (Cuadro 4). Severino *et al.* (2015) no hallaron correlación entre el contenido de aceite y el peso de semillas, pero sí entre el contenido de aceite y el grosor de la testa. Wang *et al.* (2010) también registraron una correlación muy baja ($r=0.16$) entre estas dos variables, en 1033 accesiones del Departamento de Agricultura de Estados Unidos. En ensayos de selección recurrente, Chen *et al.* (2016) reportaron una baja correlación ($r=0.43$) entre peso de semilla y contenido de aceite en el ciclo cero y un ligero aumento en los dos ciclos siguientes ($r=0.63$ y $r=0.77$), pero la ganancia en contenido de aceite fue baja (50.3, 53.9 y 54.5 % en los ciclos cero, uno y dos, respectivamente). Estos autores indican que el contenido de aceite que lograron mediante selección recurrente es 1 % superior al que encontraron Wang *et al.* (2010), cuya media fue de 48.2 % y un intervalo de 37.2 a 60.6 %. En el presente estudio los mejores cinco híbridos tuvieron de 54 a 57 % de aceite. Estos resultados refuerzan la conclusión de dichos autores, de que tales valores están próximos al techo genético del contenido de aceite, que puede ubicarse en 60 %.

Cuadro 4. Grado de dominancia, estructura genética y heterosis del contenido de aceite y rendimiento de semilla de 42 cruzas dialélicas de higuierilla.

Cruza	ij	Contenido de aceite (%)								Rendimiento de semilla (t ha ⁻¹)							
		$\bar{d}$	Núcleo		Citoplasma		s_{ij}	H_{MP} (%)	CA (%)	$\bar{d}$	Núcleo		Citoplasma		s_{ij}	H_{MP} (%)	RT (t ha ⁻¹)
			ACG	ACE	EM	ER					ACG	ACE	EM	ER			
1	12	1.9	1.1	4.1	0.2	0.0	5.3	15.2	56a	0.5	-0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	-28.1	2.0bdc
2	13	1.9	0.1	0.6	0.6	1.3	3.9	9.0	53ba	1.6	0.1	-0.2	-0.1	0.1	0.1	-28.9	2.0bdc
3	14	1.5	0.4	1.1	0.8	-1.1	-3.0	11.9	49ba	0.5	0.3	-0.1	0.1	0.1	0.3	-5.9	2.6bdac
4	15	0.4	-1.2	0.2	-0.1	-0.4	-1.8	2.9	46ba	0.6	0.3	-0.1	-0.1	-0.1	-0.5	-41.5	1.7bdc
5	16	0.3	1.4	-0.1	1.2	1.2	3.4	3.5	54ba	0.3	-0.4	0.0	-0.1	-0.1	-0.2	-55.8	1.2d
6	17	0.7	1.1	-0.7	0.4	0.8	-0.2	5.3	51ba	0.4	-0.2	0.0	0.0	-0.1	-0.4	-51.1	1.4dc
7	21	1.9	1.1	4.1	-0.2	0.0	4.8	14.2	55a	0.5	-0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	-31.3	1.9bdc
8	23	11.3	0.0	-1.5	0.4	0.3	-0.3	-3.4	47ba	9.3	0.0	0.1	0.0	0.0	0.2	-10.0	2.2bdc
9	24	1.2	0.2	-0.4	0.6	-0.6	-2.9	-3.2	47ba	0.1	0.2	0.0	0.1	0.0	-0.1	-14.6	2.3bdac
10	25	0.4	-1.4	-0.3	-0.3	0.0	-0.1	-5.1	46ba	0.4	0.2	0.0	-0.1	0.0	-0.2	-29.1	2.1bdc
11	26	0.9	1.3	-1.0	0.9	0.1	0.5	-5.5	49ba	0.4	-0.5	0.1	0.0	0.0	-0.1	3.7	1.5dc
12	27	0.8	1.0	-0.7	0.3	1.3	2.5	6.3	52ba	0.1	-0.3	0.0	0.0	0.1	0.2	40.1	2.0bdc
13	31	1.9	0.1	0.6	-0.6	-1.3	-3.4	-6.1	46ba	1.6	0.1	-0.2	0.1	-0.1	-0.5	-50.2	1.4dc
14	32	11.3	0.0	-1.5	-0.4	-0.3	-2.7	-8.3	45ba	9.3	0.0	0.1	0.0	0.0	0.4	-4.6	2.3bdac
15	34	1.5	-0.6	-1.5	0.2	0.0	-3.0	-6.9	45ba	0.6	0.4	0.2	0.1	0.1	0.8	17.2	3.2ba
16	35	0.7	-2.3	-1.1	-0.7	0.2	-0.8	-9.8	44ba	0.7	0.4	-0.2	-0.1	0.0	-0.4	-33.1	2.0bdc
17	36	0.5	0.3	-0.1	0.6	1.1	4.7	-0.3	52ba	0.7	-0.3	-0.1	0.0	0.1	0.1	-30.5	1.7bdc
18	37	4.9	0.1	1.8	-0.1	-0.3	2.6	3.1	50ba	0.7	-0.1	-0.1	0.0	0.0	-0.2	-33.0	1.6bdc
19	41	1.5	0.4	1.1	-0.8	1.1	0.5	20.0	52ba	0.5	0.3	-0.1	-0.1	-0.1	-0.5	-34.2	1.8bdc
20	42	1.2	0.2	-0.4	-0.6	0.6	-1.3	0.1	49ba	0.1	0.2	0.0	-0.1	0.0	-0.3	-21.1	2.2bdc
21	43	1.5	-0.6	-1.5	-0.2	0.0	-3.3	-7.5	45ba	0.6	0.4	0.2	-0.1	-0.1	-0.1	-14.7	2.3bdac
22	45	1.2	-2.0	2.9	-0.9	-2.1	-2.7	-0.8	44ba	0.8	0.7	0.4	-0.2	-0.1	0.2	1.4	3.0bac
23	46	0.5	0.6	0.2	0.3	0.2	0.4	-3.7	50ba	1.8	-0.1	-0.2	-0.1	0.1	-0.4	-39.9	1.7bdc
24	47	2.8	0.3	3.1	-0.4	-1.3	-0.3	3.5	50ba	0.8	0.1	-0.1	-0.1	0.0	-0.5	-36.5	1.7bdc
25	51	0.4	-1.2	0.2	0.1	0.4	0.4	7.7	48ba	0.6	0.3	-0.1	0.1	0.1	0.3	-14.5	2.5bdac
26	52	0.4	-1.4	-0.3	0.3	0.0	0.3	-4.1	46ba	0.4	0.2	0.0	0.1	0.0	-0.1	-23.7	2.3bdac
27	53	0.7	-2.3	-1.1	0.7	-0.2	-0.5	-9.3	44ba	0.7	0.4	-0.2	0.1	0.0	-0.1	-25.9	2.2bdc
28	54	1.2	-2.0	2.9	0.9	2.1	9.5	26.5	57a	0.8	0.7	0.4	0.2	0.1	1.2	33.7	4.0a
29	56	0.6	-1.0	-0.4	1.3	-0.5	0.8	-9.9	47ba	0.7	-0.1	-0.1	0.1	0.0	0.0	-36.1	1.9bdc
30	57	1.2	-1.3	-2.0	0.5	0.4	-1.2	-6.0	45ba	0.6	0.1	0.0	0.1	0.1	0.3	-16.7	2.5bdac
31	61	0.3	1.4	-0.1	-1.2	-1.2	-5.0	-12.6	45ba	0.3	-0.4	0.0	0.1	0.1	0.6	-24.6	2.1bdc
32	62	0.9	1.3	-1.0	-0.9	-0.1	-1.7	-9.8	47ba	0.4	-0.5	0.1	0.0	0.0	0.2	20.4	1.8bdc
33	63	0.5	0.3	-0.1	-0.6	-1.1	-1.8	-12.9	45ba	0.7	-0.3	-0.1	0.0	-0.1	-0.4	-51.8	1.2d
34	64	0.5	0.6	0.2	-0.3	-0.2	-1.0	-6.4	48ba	1.8	-0.1	-0.2	0.1	-0.1	-0.6	-49.1	1.4dc
35	65	0.6	-1.0	-0.4	-1.3	0.5	0.5	-10.4	46ba	0.7	-0.1	-0.1	-0.1	0.0	-0.2	-40.1	1.8bdc
36	67	0.7	1.3	-0.8	-0.7	-0.9	-3.2	-12.2	45ba	0.7	-0.6	0.3	0.0	0.1	0.7	57.4	2.1bdc
37	71	0.7	1.1	-0.7	-0.4	-0.8	-5.0	-4.6	46ba	0.4	-0.2	0.0	0.0	0.1	0.6	-16.6	2.3bdac
38	72	0.8	1.0	-0.7	-0.3	-1.3	-4.5	-8.0	45ba	0.1	-0.3	0.0	0.0	-0.1	-0.5	-6.6	1.4dc
39	73	4.9	0.1	1.8	0.1	0.3	4.5	6.9	52ba	0.7	-0.1	-0.1	0.0	0.0	0.1	-22.0	1.9bdc
40	74	2.8	0.3	3.1	0.4	1.3	7.0	18.7	57a	0.8	0.1	-0.1	0.1	0.0	0.0	-18.1	2.3bdc
41	75	1.2	-1.3	-2.0	-0.5	-0.4	-4.4	-12.6	42b	0.6	0.1	0.0	-0.1	-0.1	-0.5	-44.2	1.7bdc
42	76	0.7	1.3	-0.8	0.7	0.9	2.4	-1.2	51ba	0.7	-0.6	0.3	0.0	-0.1	0.2	20.3	1.6bdc
DMS		13.4								1.7							

Clave de progenitores i : progenitor femenino, j = progenitor masculino, 1 (HD1), 2 (HC36), 3 (HC98), 4 (HOD), 5 (HOV), 6 (HC205), 7 (HC385). $\bar{d}$: grado promedio de dominancia. ACG: Aptitud Combinatoria General (g_i+g_j), g_i+g_j : efectos aditivos aportados por cada progenitor de la craza. ACE: Aptitud Combinatoria Específica (S_{ij}), $S_{ij}=S_j$: efectos de dominancia de cada craza. EM (m_i-m_j): efectos maternos aportados por ambos progenitores a cada craza. ER ($r_{ij}=r_j$): efectos recíprocos aportados por ambos progenitores a cada craza. CA: contenido de aceite (%). DMS: diferencia mínima significativa honesta (Tukey $P\leq 0.01$). s_{ij} : heterosis específica. H_{MP} (%): porcentaje de heterosis respecto al mejor progenitor. RT: rendimiento de semilla (t ha⁻¹).

CONCLUSIONES

La estimación de efectos de Aptitud Combinatoria General y Específica, los componentes de varianza genética y la heredabilidad en sentido estricto permitió determinar que la expresión fenotípica del contenido de aceite en la población de higuera de referencia (la población resultante de la recombinación entre las líneas) está gobernada principalmente por efectos genéticos no aditivos, en cambio, la acción génica del rendimiento de semilla es de tipo aditiva.

Se encontraron valores positivos de heterosis media, varietal, específica y respecto al mejor progenitor para contenido de aceite en varias cruzas, de las cuales cinco híbridos sobresalieron por su alto contenido de aceite (54 a 57 %), heterosis específica (3.4 a 9.5) y respecto al mejor progenitor (3.5 a 26.5 %), por lo que pueden emplearse como híbridos comerciales para explotar adecuadamente el vigor híbrido. De las siete líneas evaluadas, HD1 y HOD destacaron por su participación como progenitores de dichas cruzas.

Se detectaron 10 cruzas cuya ACG fue mayor que ACE, por lo que pueden emplearse como variedades de polinización libre, aunque presentaron contenido de aceite medio (45 a 54 %) y bajo rendimiento de semilla (1.2 a 2.3 t ha^{-1}). En estas cruzas destacaron como progenitores las líneas HD1, HC36, HC205 y HC385, mismas que presentaron valores positivos de ACG.

El contenido de aceite y rendimiento de semilla no estuvieron correlacionados, y sólo la craza HOV x HOD presentó alto contenido de aceite (57 %) y rendimiento de semilla (3.87 t ha^{-1}).

BIBLIOGRAFÍA

- Aher A.R., K.V. Patel, M.P. Patel and J.A. Patel (2015)** Genetic analysis of seed yield and component characters over environments in castor (*Ricinus communis* L.). *Electronic Journal of Plant Breeding* 6:141-149.
- Anjani K. (2012)** Castor genetic resources: A primary gene pool for exploitation. *Industrial Crops and Products* 35: 1–14.
- Chaudhari G.R., J.H. Chaudhary, S.A. Gupta, S. R. Patel and S.K. Parmar (2017)** Heterosis for seed yield and its contributing attributes in castor (*Ricinus communis* L.). *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 6: 2088-2092.
- Chen G.Q., K. Johnson, E. Morales, B. Mackey and J.T. Lin (2016)** Rapid development of a castor cultivar with increased oil content. *Industrial Crops and Products* 94:586–588
- Cockerham C.C. (1954)** An Extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39:859-882.
- Comstock R.E., H.F. Robinson and P.H. Harvey (1949)** A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agronomy Journal* 41:360–67.
- Comstock R.E. and H.F. Robinson (1952)** Estimation of average of dominance of genes. In: Heterosis. Gowen JW (Editor). Ames, Iowa State College Press. pp 494-516.
- Gardner C.O. and S.A. Eberhart (1966)** Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22: 439-452.
- Giriraj K., S.W. Mensinkai and Sindagi S.S (1973)** Combining ability of some quantitative character in 6x6 diallel crosses of castor (*Ricinus communis* L.). *Indian Journal of Agricultural Science* 43:319-322.
- Golakia P.R., B.A. Monpara and V.K. Poshiya (2008)** Heterosis for yield determinants over environments in castor, *Ricinus communis* L. *Journal of Oilseeds Research* 25:25-28.
- Griffing B. (1956)** Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biology Science* 9:463-491.
- Hallauer A.R., M.J. Carena and J.B.M. Filho (2010)** Quantitative Genetics in Maize Breeding. Eds. Hallauer AR, Carena MJ and Filho JBM. New York, NY: Springer. 680 p.
- Hernández X.E. (1988)** La agricultura tradicional en México. *Comercio Exterior* 38:673-678.

- Hooks J.A., J.H. Williams and C.O. Gardner (1971)** Estimates of heterosis from a diallel cross on inbred lines of castors, *Ricinus communis* L. *Crop Science* 11:651-655.
- Kempthorne O. (1957)** An Introduction to Genetics Statistics. John Wiley and Sons. New York. 545 p.
- Merkouropoulos G., A. Kapazoglou, V. Drosou, E. Jacobs, A. Krolzing, C. Papadopoulos and Z. Hilioti (2016)** Dwarf hybrids of the bioenergy crop *Ricinus communis* suitable for mechanized harvesting reveal differences in morpho-physiological characteristics and seed metabolic profiles. *Euphytica*: 207-219.
- Montesinos L.O.A., G.A. Martínez, L. Mastache y S.G. Rendón (2006)** Mejor predictor lineal e insesgado combinado para aptitud combinatoria general y análisis combinado de los diseños uno y tres de Griffing. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29:263-270.
- Okoh J.O., A.A. Ojo and T.A.A Vange (2007)** Combining ability and heterosis of oil content in six accessions of castor at Makurdi. *Nature and Science* 5: 18-23.
- Patel A.R., K.V. Patel and J.A. Patel (2013)** Extent of heterotic effects for seed yield and component characters in castor (*Ricinus communis* L.) under semi rabi condition. *Indian Journal of Agricultural Research* 47: 368-372.
- Patel M.S. and R.M. Chauhan (2013)** Study on gene action, heterosis and inbreeding depression for yield and quality traits in castor (*Ricinus communis* L.) *Journal of Oilseeds Research* 30: 138-143.
- Patel P.C., A. Dadheech, P.V. Dave and A.Y. Makani (2015)** Heterosis and combining ability for yield and yield component characters in castor (*Ricinus communis* L.). *Green Farming* 6:970-973.
- Punewar A.A., A.S. Patil, H.R. Nandanwar, S.M. Patel and B.N. Patel (2017)** Genetic dissection of heterosis and combining ability in castor (*Ricinus communis* L.) with line x tester analysis. *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences* 5:77-86.
- Ramesh M., C. Lavanya, M. Sujatha, A. Sivasankar, K.J. Aruna and H.P. Meena (2013)** Heterosis and combining ability for yield and yield component characters of newly developed castor (*Ricinus communis* L.) hybrid. *The Bioscan* 8:1421-1424.
- Sapovadiya M.H., K.L. Dobariya, C.A. Babariya, K.S. Mungra and P.A. Vavdiya (2015)** Heterosis for seed yield and its components over environments in castor (*Ricinus communis* L.). *Electronic Journal of Plant Breeding* 6: 1118-1123.
- Serrano C.L. y O.L. Mendoza (1990)** Formación de híbridos de sorgo para grano III. Proposición de un modelo de selección de progenitores con base en sus parámetros genéticos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 13:44-55.

- Severino L.S., B.S.S. Mendes and G.S. Lima (2015)** Seed coat specific weight and endosperm composition define the oil content of castor seed. *Industrial Crops and Products* 75:14–19.
- Sridhar V., K.S Dangi, A.V. Reddy, R. Sudhakar and A.S. Sankar (2009)** Heterosis for seed yield and yield components in castor (*Ricinus communis* L.). *International Journal of Agricultural Biosciences* 2:64-67.
- Wang M.L., J.B. Morris, D.L. Pinnow, J. Davis, P. Raymer, and G.A. Pederson (2010)** A survey of the castor oil content, seed weight and seed-coat colour on the United States Department of Agriculture germplasm collection. *Plant Genetic Resources* 8:229–231.

CAPÍTULO V. DISCUSIÓN GENERAL

Según el análisis de varianza combinado por localidades del diseño dialélico completo (Método I, Modelo II de Griffin, 1956a, b), existieron diferencias estadísticas significativas ($P \leq 0.05$) entre cruzas en la mayoría de los caracteres, lo que indica variación fenotípica entre los cruzamientos, a excepción del número de racimos de diferente orden (NRS, NRT, NRC, NTR). Se encontró que los efectos de ACG fueron más importantes que los efectos de ACE en los trece caracteres. En la literatura consultada, los resultados respecto al tipo de acción génica predominante en estos caracteres agronómicos han sido contrastantes. En los estudios previos consultados (Cuadro 4, Capítulo III), los efectos de dominancia son más importantes para días a antesis (50 % de floración), días a madurez fisiológica, número de cápsulas del racimo secundario y rendimiento de semilla. En el resto de caracteres, diferentes autores han encontrado resultados que difieren unos de otros.

El análisis de varianza del experimento dialélico establecido en Oaxaca, para contenido de aceite detectó diferencias significativas entre cruzas, en ACE y en ER. Estos resultados indican que el contenido de aceite en la población de referencia (la población resultante de la recombinación entre las líneas), no contiene variación genética aditiva, pero sí de dominancia. La predominancia de efectos aditivos es poco común (Patel *et al.*, 2015), en tanto que la importancia de los efectos de dominancia ha sido ampliamente documentada (Aher *et al.*, 2015; Punewar *et al.*, 2017; Sapovadiya *et al.* 2015 y Sridhar *et al.*, 2009).

No se encontró significancia de EM en el análisis dialélico combinado ni en el análisis dialélico para contenido de aceite, por lo que los caracteres evaluados solo están determinados por genes nucleares. Los efectos recíprocos solo fueron significativos en contenido de aceite, lo que indica que hay cruzas en las que los progenitores no se comportan de igual manera en la crusa directa que en la crusa recíproca, pero estas diferencias excluyen al efecto materno.

En la población de referencia, se encontró que la varianza aditiva fue más importante en la mayoría de los caracteres, a excepción del número de racimos terciarios (Cuadro 3, Capítulo III) y del contenido de aceite (Cuadro 2, Capítulo IV). Este resultado es confirmado por el grado promedio de dominancia, que solo fue mayor a la unidad en número de racimos terciarios y contenido de aceite. La prevalencia de la varianza aditiva puede atribuirse a que, durante el proceso de formación de las líneas progenitoras, se aprovecharon los efectos aditivos. Las cruzas específicas donde la varianza de dominancia sea más importante que la aditiva, pueden usarse comercialmente como híbridos.

La heredabilidad en sentido estricto estimada para los diferentes caracteres, incluyendo el contenido de aceite evaluado sólo para el experimento dialélico en Oaxaca, presentó un intervalo amplio (0.07 a 79.9 %). En este estudio, se clasificó en alta (41.8 a 79.9 %: número de entrenudos, número de cápsulas por racimo y peso de 100 semillas), media (21.1 a 34.5 %: días a anthesis, días a madurez fisiológica, longitud de racimo, rendimiento de semilla por planta, rendimiento de semilla por ha y altura final) y baja (0.07 a 6.5 %: contenido de aceite, número de racimos secundarios, número de racimos terciarios, número de racimos cuaternarios y número total de racimos). Dado que la heredabilidad es un cociente entre la varianza genética aditiva o valor mejorante y la varianza fenotípica, su valor depende de la magnitud de los componentes de varianza, y se refiere a una población y condiciones ambientales concretas, por lo que para un mismo carácter las diferencias de magnitud pueden ser grandes (Falconer y Mackay, 1996).

La heterosis media del contenido de aceite fue positiva (1.7 %). En términos generales, las cruzas fueron mejores que las líneas progenitoras para este carácter. La heterosis varietal sólo fue positiva en las líneas HOD (3.7 %) y HD1 (3.6 %). Estos valores bajos pueden deberse a la poca divergencia genética entre líneas. El análisis de heterosis específica permitió identificar cruzas de alto contenido de aceite. Los cinco híbridos de mayor contenido de aceite (54-57 %) presentaron los valores más altos de heterosis específica (3.4-9.5 %) y respecto

al mejor progenitor (3.5-26.5 %) (Cuadro 4, Capítulo IV). Estas fueron: cruza 1 (HD1 x HC36), cruza 5 (HD1 x HC205), cruza 7 (HC36 x HD1), cruza 28 (HOV x HOD) y cruza 40 (HC385 x HOD). Valores similares de heterosis específica (1 a 7 %) se han reportado en otros estudios (Patel *et al.*, 2013; Punewar *et al.*, 2017 y Sapovadiya *et al.*, 2015). La magnitud de heterobeltiosis en los cinco mejores híbridos fluctuó de 3.5 a 26.5 %. En otros estudios, el promedio de heterobeltiosis es de 3.8 %, con un intervalo desde -4.6 (Patel *et al.*, 2013) hasta 9 % (Okoh *et al.*, 2007; Punewar *et al.*, 2017).

Las tres cruzas de mayor rendimiento de semilla (3.14 a 3.84 t ha⁻¹), que pueden ser utilizadas como híbridos o como población base para selección recurrente fueron: 15 (HC98 x HOD), 22 (HOD x HOV) y 28 (HOV x HOD). De estas, la cruza 28 tuvo el mayor contenido de aceite (57 %), heterosis específica (9.5 %) y respecto al mejor progenitor (26.5 %), mientras que las cruzas 15 y 22 tuvieron bajo contenido de aceite (45 y 44 %, respectivamente) y valores negativos de heterosis específica y respecto al mejor progenitor. El análisis de correlación, mostró que no existe una asociación entre el rendimiento de semilla y contenido de aceite. Por tal motivo, se debe prestar especial atención a las cruzas que lleguen a concentrar estas dos características; como en el caso de la cruza 28 (HC98 x HOD).

CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES GENERALES

El análisis de varianza detectó diferencias significativas entre cruzas y ACG en la mayoría de los caracteres evaluados en el diseño dialélico combinado; y entre cruzas y de ACE en el diseño dialélico para contenido de aceite.

En la población de referencia (la población resultante de la recombinación entre las líneas) la varianza genética aditiva fue más importante que la varianza genética de dominancia en la mayoría de los caracteres evaluados, excepto para número de racimos cuaternarios y contenido de aceite.

La heredabilidad en sentido estricto fue alta (41.8 a 79.9 %) para número de entrenudos, número de cápsulas por racimo y peso de 100 semillas; media (21.1 a 34.5 %) para días a antesis, días a madurez fisiológica, longitud de racimo, rendimiento de semilla por planta, rendimiento de semilla por ha y altura final; y baja (0.5 a 6.5 %) para número de racimos secundarios, número de racimos terciarios, número de racimos cuaternarios y número total de racimos.

La cruz 28 (HOV x OHD) fue la mejor, al presentar el mayor rendimiento de semilla (3.84 t ha^{-1}) en el análisis combinado, el mayor contenido de aceite (57 %), heterosis específica (9.5 %) y respecto al mejor progenitor (26.5 %).

No se detectó una correlación entre rendimiento de semilla y contenido de aceite. El rendimiento de aceite por unidad de superficie puede aumentarse, sembrando genotipos de alto rendimiento de semilla.

APÉNDICES

Apéndice A. Programa de cómputo desarrollado en SAS-IML, para el análisis combinado de los diseños uno y tres de Griffing, según Montesinos *et al.* (2007).

```
DATA MASTACHE;
infile 'NOMBRE_DEL_ARCHIVO.prn' firstobs=2;
OPTIONS PS=80 PAGENO=1 NODATE NONUMBER;
INPUT LOC CRUZA I J DIALELO REP Y1...YN;
CARDS;
TITLE "SERIES DE EXPERIMENTOS DE GRIFFING";
PROC IML;SORT MASTACHE OUT=MAR BY LOC CRUZA;USE MAR;READ ALL INTO LUCY;
G =MAX(LUCY[,2]);
R=MAX(LUCY[,6]);L=MAX(LUCY[,1]);NC=NCOL(LUCY);NN=NROW(LUCY); UUU
=1;X=J(G*R,1,.);XX=J(G*R,1,.);TIN=LUCY[,6];P=MAX(LUCY[,4]);DO Z =1 TO G;DO
W=1 TO R;X[UUU,1]=Z;XX[UUU,1]=W;UUU=UUU+1;END;END;III
=I(G*R);II=J(G*R,1,1);XD=II||DESIGN(X)||DESIGN(XX);MM=XD*(GINV(XD`*XD))*XD`;HEIDI=J(
G*L,1,.); MARY=J(G*L,1,.);WWWW=1;DO Z =1 TO L;DO W=1 TO
G;MARY[WWWW,1]=Z;HEIDI[WWWW,1]=W;WWWW=WWWW+1;END;END;GAMA =
HEIDI;N=NROW(GAMA);
UNO = J(N,1,1);DISG=DESIGN(HEIDI);DISL=DESIGN(MARY); GEN=UNO||DISG;
GENOTT=GEN*(GINV(GEN`*GEN))*GEN`; LOCAL=
DISL*(GINV(DISL`*DISL))*DISL`;CRUZAS=G;PRINT NN CRUZAS P L R;
TITLE "MATRIZ DISEÑO TRAT Y REP:LOC";
PPP =1;QQQ=1;DO MARY=1 TO L BY 1;PP=MARY-1;DO K=PPP TO MARY`G BY
1;GAMA[K,1]=GAMA[K,1]+PP`G;END;PPP=MARY`G+1;DO KKK=QQQ TO MARY`R`G;
TIN[KKK,1]=TIN[KKK,1]+PP`R;END;QQQ=MARY`R`G+1;END;
A=DESIGN(TIN);REP=A*(GINV(A`*A))*A`;B=DESIGN(GAMA); INT=B*(GINV(B`*B))*B`;
GA=LUCY[,3];
GB =LUCY[,4]; IF ANY (GA=GB) THEN Q=1;ELSE Q=0;
TITLE "MATRIZ DISEÑO Zp Y DIAL";
GA0 =J(NN,P,.);GB0=J(NN,P,.);DO GAA= 1 TO P;DO CC=1 TO NN; IF GA[CC,1]=GAA THEN
GA0[CC,GAA]=1;ELSE GA0[CC,GAA]=0; IF GB[CC,1]=GAA THEN GB0[CC,GAA]=1;ELSE
GB0[CC,GAA]=0;END;END;GAB=GA0+GB0;GZp=J(NN,1,1)||GAB;GZpZp=GZp`*GZp;GZpIG=
GINV(GZpZp);Mp=GZp`GZpIG`*GZp`;DIAL=LUCY[,5];
D=DESIGN(DIAL);DD=D`*D; D0=D*(GINV(DD))*D`;
TITLE "DISEÑO DE Zp POR AMBIENTE";
PP =0;COMB1=J(G*R,2,.); DO W =1 TO G`R;COMB1[W,1]=LUCY[W,3];
COMB1[W,2]=LUCY[W,4]; END;PA =COMB1[,1]; PB =COMB1[,2]; PA0
=J(G`R,P,.);PB0=J(G`R,P,.); DO PAA=1 TO P;DO CC=1 TO G`R;IF PA[CC,1]=PAA THEN
PA0[CC,PAA]=1;ELSE PA0[CC,PAA]=0; IF PB[CC,1]=PAA THEN
PB0[CC,PAA]=1;ELSE
PB0[CC,PAA]=0;END;END;PAB=PA0+PB0;Gz=J(G`R,1,1)||PAB;GzGz=Gz`*Gz;GzIG=GINV(Gz
Gz);Mz=Gz`GzIG`*Gz`;M0=J(G`R,1,1)*(J(G`R,1,1))`/
(G`R);DIALL =J(G`R,1,.); DO W = 1 TO G`R;DIALL[W,1]=LUCY[W,5];END; DIALE=
DESIGN(DIALL);DIALE=DIALE`*DIALE`;LAURA = J(G`R,1,1); DO I =1 TO G`R;IF
DIALE [I,]*LAURA=R THEN DIALE[I,]=2`DIALE[I,];END;
```

```

TITLE "DISEÑOS 1 Y 3 GRIFFING";
IF ANY(GB<GA) THEN DO; IF ANY (GA=GB) THEN PRINT "DISEÑO 1 DE GRIFFING"; ELSE
PRINT "DISEÑO 3 DE GRIFFING";Zm = GA0-GB0;
Mat=Zm*(GINV(Zm`*Zm))*Zm`; Zmm=PA0-
PB0;Mmm=Zmm*(GINV(Zmm`*Zmm))*Zmm`;DIALl=J(G*R,1,1)||DIALE;
DIALl=DIALl*(GINV(DIALl`*DIALl))*DIALl`;
TITLE "DISEÑO DEL CUADRO DEL ANALISIS DE VARIANZA";
CCC = {" GL " "SC" "CM" "F"}; DDD = {"LOCALIDAD (L)" "REP:A" "CRUZA(C)" "ACG" "ACE"
"EM" "ER" "L x C" "L x ACG" "L x ACE" "L x EM" "L x ER" "ERROR COMB." "TOTAL"};
TITLE "ANALISIS DE VARIANZA";
FV =J(14,4,.);DO F =7 TO NC BY 1; VARIABLE = F -
6;YYY=J(G*R,L,.);PP=0;SCEi=J(L,1,.);SCacgl=J(L,1,.); AxACG=J(P,L,.);SCeml=J(L,1,.);
SCdiall=J(L,1,.);AxEM=J(P,L,.); AxESP=J(G*R,L,.); DO Z =1 TO L;DO W=1 TO
G*R;YYY[W,Z]=LUCY[W+PP,F];END;PP=Z*G*R;END; DO QU=1 TO L;SCEi[QU,1]=
(YYY[QU])*(III-MM)*YYY[QU];
SCacgl[QU,1]=(YYY[QU])*(Mz-
M0)*YYY[QU];MED=(J(G*R,1,1))*YYY[QU]/(G*R);SCdiall[QU,1]=(YYY[QU])*(DIALl-
M0)*YYY[QU];SCacel=SCdiall-SCacgl;
SCeml[QU,1]=(YYY[QU])`Mmm*YYY[QU];AxACG[QU]=(INV(PAB`*PAB))*PAB`*(YYY[QU]-
J(G*R,1,1)*MED);AxEM[QU]=(GINV(Zmm`*Zmm))*Zmm`*(YYY[QU]-J(G*R,1,1)*MED);
AxESP[QU] =DIALE*YYY[QU]/(2*R)-J(G*R,1,1)*MED-PAB*AxCAG[QU];END;
YY=(DESIGN(X))*YYY/R;WDIAL=1;WWDD=(P*(P-1))+Q*P;AxACE=J(WWDD,L,.); DO
W =1 TO WWDD;AxACE[W,]=AxESP[WDIAL,];WDIAL=WDIAL+R;END;
CMEi =J(L,1,1)*SCEi/(L*(G-1)*(R-1));Y=J(G*L,1,.);CME=CMEi/R;ZZZZ=1;DO Z=1 TO L;DO
W=1 TO
G;Y[ZZZZ,1]=YY[W,Z];ZZZZ=ZZZZ+1;END;END;FC=(UNO`*Y)**2/N;MEDIA=UNO`*Y/N;
CV=((R*CME)**.5)*100/MEDIA;SCTOT=(LUCY[F])`LUCY[F]-
FC*R;FV[14,2]=SCTOT;SCLOC=(Y`*LOCAL*Y-FC)*R;FV[1,2]=SCLOC;
SCTRAT=(Y`*Y-FC)*R;SCG=(Y`*GENOTT*Y-FC)*R;FV[3,2]=SCG;SCE=L*(G-1)*(R-
1)*CME*R;FV[13,2]=SCE;SCGL=SCTRAT-SCG-SCLOC;FV[8,2]=SCGL;
DY=LUCY[F];SCREP=DY`*REP*DY-SCLOC-
FC*R;FV[2,2]=SCREP;FCC=((J(NN,1,1))`*DY)**2/NN;SCacg=DY`*Mp*DY-
FCC;FV[4,2]=SCacg;SCace
=DY*(D0-Mp)*DY;FV[5,2]=SCace;SCem=DY`*Mat*DY;FV[6,2]=SCem;
SCer=SCG-(SCacg+SCace+SCem);FV[7,2]=SCer;SCaxacg=(J(L,1,1))`*SCacgl-SCacg;
FV[9,2]=SCaxacg;
SCaxace=(J(L,1,1))`*SCacel-SCace;FV[10,2]=SCaxace;SCaxem=(J(L,1,1))`*SCeml-
SCem;FV[11,2]=SCaxem;
SCaxer=SCgl-(SCaxacg+SCaxace+SCaxem);FV[12,2]=SCaxer;FV[1,1]=L-1;FV[2,1]=L*(R-
1);FV[3,1]=G-1;FV[4,1]=P-1;FV[5,1]=P*(P-3+2*Q)/2;FV[6,1]=P-1;FV[7,1]=(P-1)*(P-2)/2;
FV[8,1]=(G-1)*(L-1);FV[9,1]=(P-1)*(L-1);FV[10,1]=(L-1)*P*(P-3+2*Q)/2;FV[11,1]=(L-1)*(P-
1);FV[12,1]=(L-1)*(P-1)*(P-2)/2;FV[13,1]=L*(R-1)*(G-1);FV[14,1]=L*R*G-
1;FV[1,3]=SCLOC/FV[1,1];
FV[2,3]=
SCREP/FV[2,1];FV[3,3]=SCG/FV[3,1];FV[4,3]=SCacg/FV[4,1];FV[5,3]=SCace/FV[5,1];FV[6,3]=
SCem/FV[6,1];FV[7,3]=SCer/FV[7,1];FV[8,3]=SCGL/
FV[8,1];FV[9,3]=SCaxacg/FV[9,1];FV[10,3]=SCaxace/FV[10,1];FV[11,3]=SCaxem/FV[11,1];FV[1
2,3]=SCaxer/FV[12,1];FV[13,3]=R*CME;FV[1,4]=FV[1,3]/FV[2,3];
FV[3,4]=FV[3,3]/FV[8,3];FV[4,4]=FV[4,3]/(FV[5,3]+FV[9,3]-FV[10,3]);IF FV[4,4]>0 THEN
FV[4,4]=FV[4,4];ELSE FV[4,4]=0;FV[5,4]=FV[5,3]/FV[10,3];FV[6,4]=
FV[6,3]/(FV[11,3]+FV[7,3]-FV[12,3]);IF FV[6,4]>0 THEN FV[6,4]=FV[6,4];ELSE
FV[6,4]=0;FV[7,4]=FV[7,3]/FV[12,3];FV[8,4]=FV[8,3]/FV[13,3];FV[9,4]=FV[9,3]/
FV[10,3];FV[10,4]=FV[10,3]/FV[13,3];FV[11,4]=FV[11,3]/FV[12,3];FV[12,4]= FV[12,3]/FV[13,3];
TITLE "ESTIMACION DE COMPONENTES DE VARIANZA";

```

```

VARg=(FV[4,3]+FV[10,3]-FV[5,3]-FV[9,3])/(2*L*R*(2*Q+P-2));IF VARg>0 THEN
VARg=VARg;ELSE VARg=0; VARs=(FV[5,3]-FV[10,3])/(2*L*R*(P*P-Q*(P-1))/(P*P));
IF VARs>0 THEN VARs=VARs; ELSE VARs=0; VARm=(FV[6,3]+FV[12,3]-FV[11,3]-
FV[7,3])/(2*L*R*P); IF VARm>0 THEN VARm=VARm; ELSE VARm=0;VARI=
(FV[7,3]-FV[12,3])/(2*L*R); IF VARI>0 THEN VARI=VARI;ELSE VARI=0;VARag=(FV[9,3]-
FV[10,3])/(2*R*(2*Q+P-2)); IF VARag>0 THEN VARag=VARag; ELSE VARag=0;
VARas=(FV[10,3]-FV[13,3])/(2*R*(P*P-Q*(P-1))/(P*P)); IF VARas>0 THEN
VARas=VARas;ELSE VARas=0; VARam= (FV[11,3]-FV[12,3])/(2*R*P); IF VARam>0 THEN
VARam=VARam;ELSE VARam=0; VARal=(FV[12,3]-FV[13,3])/(2*R);IF VARal>0 THEN
VARal=VARal;ELSE VARal=0;VARE=FV[13,3]; COMP=J(9,1,.);COMP[9,1]=VARE;
COMP[1,1]=VARg; COMP[2,1]=VARs;
COMP[3,1]=VARm;COMP[4,1]=VARI;COMP[5,1]=VARag;COMP[6,1]=VARas;COMP[7,1]=VAR
am;COMP[8,1]=VARal;ESTIM={"V. EST."};VARIAN={"VARg" "VARs" "VARm" "VARI" "VARag"
"VARas" "VARam" "VARal" "VARE"};
V=R*VARE/(VARE+R*VARs); VV=2*R*VARE/(VARE+2*R*VARs);
TITLE "EST. DE ACG, EM y ACE";
ACG=(INV(GAB`GAB))*GAB*(DY-J(NN,1,1)*MEDIA);EM=(GINV(Zm`Zm))*Zm*(DY-
J(NN,1,1)*MEDIA);
ACE=(J(L,1,1))`*(AxACE)/L; ACE=ACE`;
PROG=J(P,L+1,.);MATER=J(P,L+1,.);GGENO=J(P,1,.);DO LLL=1 TO P BY
1;GGENO[LLL,1]=LLL;END;FFF=CHAR(GGENO,3,0);PROG[,L+1]=ACG;MATER[,L+1]=EM;IF
VARg>0 THEN K=(4*V*Q+(P-2)*VV)*VARg/(VARE+(4*V+Q+(P-2)*VV)*VARg);
ELSE K=1;MPLI=K*ACG;DO SSS=1 TO
L;PROG[,SSS]=AxACG[,SSS];MATER[,SSS]=AxEM[,SSS];END;HHHH=J(L+1,1,.);DO HHH=1
TO L;
HHHH[HHH,1]=HHH;END;KKK=CHAR(HHHH,4,0);KKK[L+1,1]={"ACG"};KKKM=KKK;KKKM[L+
1,1]={"EM"};DIALELO=J(WWDD,L+1,.);DDESP=J(WWDD,1,.);
DO LLL=1 TO
WWDD;DDESP[LLL,1]=LLL;END;DDFF=CHAR(DDESP,3,0);DIALELO[,L+1]=ACE;DO SSS=1
TO L;DIALELO[,SSS]=AxACE[,SSS];END;KKEP=
KKK;KKEP[L+1,1]={"ACE"};
TITLE "IMPRESION DE RESULTADOS";
PRINT VARIABLE;PRINT "CUADRO 1. ANALISIS DE VARIANZA COMBINADO.";PRINT
FV[ROWNAME=DDD COLNAME=CCC];PRINT,;PRINT MEDIA[FORMAT=12.4]
CV[FORMAT=12.4];PRINT /;PRINT "CUADRO 2. EST. DE COMP. DE LA VARIANZA.";PRINT
COMP[ROWNAME=VARIAN COLNAME=ESTIM FORMAT=12.4]; PRINT/;
PRINT "CUADRO 3. ESTIMACION DE EFECTOS DE ACG Y EL MPLI
Combinado.";PRINT,;PRINT "LOCALIDAD";PRINT PROG[ROWNAME=FFF COLNAME=KKK
FORMAT=12.4];
PRINT MPLI;PRINT K[FORMAT=12.4];PRINT/;PRINT "CUADRO 4. EST. DE EFECTOS
MATERNALES.";
PRINT,;PRINT "LOCALIDAD";PRINT MATER[ROWNAME=FFF COLNAME=KKK
FORMAT=12.4];PRINT/;PRINT "CUADRO 5. EST. DE EFECTOS DE ACE.";PRINT,;
PRINT "LOCALIDAD";PRINT DIALELO[ROWNAME=DDFF COLNAME=KKEP
FORMAT=12.4];PRINT/;END;END;QUIT;

```

Apéndice B. Programa de cómputo desarrollado en SAS-IML, para analizar los diseños uno y tres de Griffing, según Montesinos *et al* (2006).

```
DATA MASTACHE;
infile 'NOMBRE_DEL_ARCHIVO.prn' firstobs=2;
OPTIONS PS=80 PAGENO=1 NODATE NONUMBER;
INPUT CRUZA I J DIALELO REP Y1;
CARDS;
TITLE " LOS MPLI EMPÍRICOS EN LOS DISEÑOS 1 Y 3 DE GRIFFING ";
PROC IML;SORT MASTACHE OUT=NUEVO BY CRUZA;USE NUEVO;READ ALL INTO
MATRIZ; CRUZA=MATRIZ[,1];
A=MATRIZ[,2];B=MATRIZ[,3];REP=MATRIZ[,5];N=NROW(MATRIZ); UNO =
J(N,1,1);CERO=J(N,1,0);MDIS=DESIGN(CRUZA);
=UNO||MDIS;XX=X`*X;XXIG=GINV(XX);M=X*XXIG*X`; BLOQ =
DESIGN(REP);W=X||BLOQ;WW=W`*W;
WINV=GINV(WW);WWW=W*WINV*W`;IDEN=I(N); Z
=MDIS;ZZ=Z`*Z`;FIJO=UNO||BLOQ;A0=DESIGN(A);B0=DESIGN(B);
T =NCOL(MDIS);R=MAX(REP);P=MAX(B);NC=NCOL(MATRIZ);IF ANY
(A=B) THEN Q=1;ELSE Q=0; IF Q = 1 THEN PRINT "DISEÑO 1 DE
GRIFFING";ELSE PRINT "DISEÑO 3 DE GRIFFING"; AB =
A0+B0;X0=UNO||AB;X0X0=X0`*X0;
X0IG=GINV(X0X0);M0=X0*X0IG*X0`; DIAL = MATRIZ[,
4];D=DESIGN(DIAL);DD=D`*D;D0=D*(GINV(DD))*D`;DIA=MAX(
DIAL); Zp = AB; ZpZp= Zp`*Zp;Zm=A0-B0;ZmZm=Zm`*Zm;MAB=Zm*GINV(ZmZm)*Zm`;
S=D`D`;E=I(N);J=UNO;Sm=2*(MDIS*MDIS`)-S; PRINT N T R P;
TITLE " ANÁLISIS DE VARIANZA ";
FV =J(8, 5, .);UN=J(P,1,1);PROG=J(P, 4, .);PPP=J(P,1,.);PRG=PROG; DO
LLL = 1 TO P BY 1;PPP[LLL,1]=LLL;END; DO F= 6 TO NC BY 1; VARIABLE=F-5; Y=
MATRIZ[,F];FC =(UNO`*Y)**2/N;MEDIA=UNO`*Y/N;SCTOT=Y`*Y-FC;
SCE=Y`*(IDEN-WWW)*Y;CME=SCE/((R-1)*(T-1));CV=(CME**.5)*100/MEDIA; SCB=Y`*(WWW-
M)*Y; CMB=SCB/(R-1);FBLOQ=CMB/CME; SCCRUZA=(Y`*M*Y)-
FC;CMCRUZA=SCCRUZA/(T-1);FCRUZA=CMCRUZA/CME; SCACE=Y`*(D0-
M0)*Y;CMACE=SCACE/(P*(P-1)/2+P*(Q-1));FACE=CMACE/CME; SCACG=(Y`*M0*Y)-FC;
CMACG=SCACG/(P-1);FACG=CMACG/CMACE; SCEM=Y`*MAB*Y;SCER=SCCRUZA-
(SCACG+SCACE+SCEM);CMEM=SCEM/(P-1); CMER=SCER/((P-1)*(P-
2)/2);FEM=CMEM/CMER;FER=CMER/CME; GLBLOQ=(R-1); GLCRUZA=(T-1); GLACG=(P-1);
GLACE=(P*(P-1)/2+P*(Q-1)); GLE=((R-1)*(T-1)); GLEM=(P-1);GLER=((P-
1)*(P-2)/2); PROBBLOQ=1-PROBF(FBLOQ,GLBLOQ,GLE);
PROBCRUZA= 1-PROBF(FCRUZA,GLCRUZA,GLE); PROBACG=1-
PROBF(FACG,GLACG,GLACE); PROBACE=1-PROBF(FACE,GLACE,GLE); PROBLEM= 1-
PROBF(FEM,GLEM,GLER); PROBER= 1-PROBF(FER,GLER,GLE);
FV[1,1] = R-1;FV[2,1]=T-1;FV[3,1]=P-1;FV[4,1]=P*(P-1)/2+P*(Q-
1);FV[5,1]=P-1; FV[6,1]=(P-1)*(P-2)/2;FV[7,1]=(R-1)*(T-1);
FV[8,1]=R*T-1; FV[1,2] =
SCB;FV[2,2]=SCCRUZA;FV[3,2]=SCACG;FV[4,2]=SCACE;FV[5,2]=SCEM;
FV[5,2]=SCEM;FV[6,2]=SCER;FV[7,2]=SCE;FV[8,2]=SCTOT; FV[1,3] =
CMB;FV[2,3]=CMCRUZA;FV[3,3]=CMACG;
FV[4,3]=CMACE;FV[5,3]=CMEM;FV[6,3]=CMER;FV[7,3]=CME; FV[1,4]
= FBLOQ;FV[2,4]=FCRUZA;FV[3,4]=FACG;
```

```

FV[4,4]=FACE;FV[5,4]=FEM;FV[6,4]=FER; FV[1,5] = PROBBLOQ;
FV[2,5]=PROBCRUZA;FV[3,5]=PROBACG;FV[4,5]=PROBACE;
FV[5,5]=PROBEM;FV[6,5]=PROBER; CCC ={" GL " "SC" "CM" "F" "Pr > F" };
DDD ={"BLOQUES" "CRUZAS" " ACG" " ACE" " EM" " ER" "ERROR" "TOTAL"};
TITLE " ESTIMACIÓN DE LAS COMPONENTES DE VARIANZA ";
VARE= CME;VARr=(CMER-CME)/(2*R);VARm=(CMEM-CMER)/(2*R*P);
IF VARr>0 THEN VARr=VARr;ELSE VARr=0;
IF VARm>0 THEN VARm=VARm;ELSE VARm=0; IF Q=1 THEN VARs=(CMACE-
CME)*P*P/(2*R*(P*P-P+1));
ELSE VARs=(CMACE-CME)/(2*R); IF Q=1 THEN VARg=(CMACG-(2*R*(P-1)*VARs/P)-
CME)/(2*R*P);
ELSE VARg=(CMACG-CMACE)/(2*R*(P-2)); IF VARs>0 THEN VARs=VARs;
ELSE VARs=0;IF VARg>0 THEN VARg=VARg;
ELSE VARg=0;RR=(VARs/VARE)*S +
E;GRR=GINV(RR);V=R*VARE/(VARE+R*VARs);VV=2*R*VARE/(VARE+2*R*VARs);
RI=(VARr/VARE)*Sm+ E;GRI=GINV(RI);
TITLE " EMC, EMCG Y EL MPLI DE Gi Y DE Mi ";
MU=INV(J`*GRR*J)*J`*GRR*Y; EMCg=GINV(Zp`*Zp)*Zp`(Y-MEDIA*
J);EMCGg=GINV(Zp`*GRR*Zp)*Zp`*GRR*(Y-MU*J);
IF VARg > 0 THEN K=(4*V*Q+(P-2)*VV)*VARg/(VARE+(4*V*Q+(P-
2)*VV)*VARg);ELSE K=1; MPLIg= K*EMCGg;
MPLIMED=MPLIg+MEDIA*UN;;PROG[,1]=
EMCg;PROG[,2]=EMCGg;PROG[,3]=MPLIg;PROG[,4]=MPLIMED;
EEE ={"EMC" "EMCG" "MPLI" "MPLI+MEDIA"};FFF=CHAR(PPP,3,0);
EEEM={"EMC" "EMCG" "MPLI" "MPLI+MEDIA"};
FFFF=CHAR(PPP,3,0); IF VARm > 0 THEN
KK=(2*R*P*VARm)/(VARE+2*R*VARr+2*R*P*VARm);ELSE KK=1;
EMCm=GINV(Zm`*Zm)*Zm`*Y;EMCGm=GINV(Zm`*GRI*Zm)*Zm`*GRI*Y
;MPLIm=KK*EMCGm; PRG[,1]=EMCm;PRG[,2]=EMCGm;
PRG[,3]=MPLIm;PRG[,4]=MPLIm+MEDIA*UN;
TITLE "MATRIZ DISEÑO PARA LOS EFECTOS RECÍPROCOS (Zr)";
OSV1=B-A; OSV1[LOC(OSV1<0)]=-
1;OSVV=OSV1;OSVV[LOC(OSVV>0)]=1; DIAL=OSVV#DIAL; RECIPRO1=
J(N, DIA, .);DO OSV=1 TO DIA;DO CCCC=1 TO N; IF DIAL[CCCC,1]=OSV THEN
RECIPRO1[CCCC,OSV]=1; ELSE RECIPRO1[
CCCC,OSV]=0; END; END; RECIPRO2=J(N, DIA, .);DO OSV=1 TO DIA;DO CCCC=1 TO
N; IF -DIAL[CCCC,1]=OSV THEN RECIPRO2[CCCC,OSV]=1; ELSE RECIPRO2[
CCCC,OSV]=0; END; END; Zr=RECIPRO1-RECIPRO2;
TITLE "EMC Y MPLI DE ACE Y DE ER";
BLUPSACE=J(DIA, 4, .); YYY=J(DIA,1,.); DO BBB=1 TO DIA BY
1;YYY[BBB,1]=BBB;END;BLUPSER=BLUPSACE; UNN=J(DIA,1,1);Zs=D;Zg=Zp;
MEDD=MEDIA*UNN; IF VARg>0 THEN Gg=(VARg/VARE)*I(p); ELSE Gg=0*I(P);
IF VARs>0 THEN IGs=(VARE/VARs)*I(DIA); ELSE IGs=0*I(DIA);
R1=Zg*Gg*Zg`+ E;IR1=GINV(R1); MUU=INV(UNO`*IR1*UNO)*UNO`*IR1*Y;
EMCd=GINV(Zs`*Zs)*Zs`(Y-UNO* MEDIA);
EMCGd=GINV(Zs`*IR1*Zs)*Zs`*IR1*(Y-UNO*MEDIA);
MPLIs=GINV(Zs`*E*Zs+IGs)*Zs`*E*(Y-UNO*MEDIA-Zg*MPLIg); MPLIMEDD=MPLIs+MEDD;
EMCs=EMCd-(Zs`*Zg/R)*EMCG; EMCGs=EMCGd-(Zs`*Zg/R)*EMCGg; BLUPSACE[,1]=EMCs;
BLUPSACE[,2]=EMCGs;BLUPSACE[,3]=MPLIs; BLUPSACE[,4]=MPLIMEDD;
Zf=Zr;Zm=Zm;Zg=Zp; IF VARm>0 THEN Gm=(VARm/VARE)*I(P); ELSE Gm=I(P); IF VARr>0
THEN IGf=(VARE/VARr)*I(DIA); ELSE IGf=0*I(DIA); Rf=Zm*Gm*Zm`+ E;IRf=GINV(Rf);IGr=IGf;
EMCdd=GINV(Zr`*Zr)*Zr`*Y; EMCGdd=GINV(Zr`*IRf*Zr)*Zr`*IRf*Y;
MPLIr=GINV(Zf`*E*Zf+IGr)*Zf`*E*(Y-Zm*MPLIm); EMCr=EMCdd- (Zs`*Zm/R)*EMCm;
EMCGr=EMCGdd-(Zs`*Zm/R)*EMCGm; MPLIRMEDD=MPLIr+MEDD;

```

```

BLUPSER[,1]=EMCr;BLUPSER[,2]=EMCGr; BLUPSER[,3]=MPLIr;
BLUPSER[,4]=MPLIRMEDD; LLL= {"EMC" "EMCG"
"MPLI" "MPLI+MEDIA"};KKK=CHAR(YYY,3,0);
TITLE "EMC Y MPLI DE LOS EFECTOS DE CRUZAS";
BLUPSCRUZAS=J(T, 4, .); YYYY=J(T,1,.); DO BBBB=1 TO T BY
1;YYYY[BBBB,1]=BBBB;END;UNNN=J(T,1,1);
MEDDD=MEDIA*UNNN; EGGGG=Zg*MPLIg;ESSSS=Zs*MPLIs;
EPPPP=EGGGG+ESSSS; MPLICC3=Z`*EPPPP*(1/R);
EMMMM=Zm*MPLIm;ERRRR=Zr*MPLIr;ECCCC=EMMMM+ERRRR;
MPLICC4=Z`*ECCCC*(1/R); MPLIc=MPLICC3+MPLICC4;
EMCc=(Z`*Zs/R)*EMCd+(Z`*Zr/R)*EMCdd;
EMCGc=(Z`*Zs/R)*EMCGd+(Z`*Zr/R)*EMCGdd;MPLICMEDDD=MPLIc+
MEDDD; BLUPSCRUZAS[,1]=EMCc;BLUPSCRUZAS[,2]=EMCGc; BLUPSCRUZAS[,
3]=MPLIc;BLUPSCRUZAS[,4]=MPLICMEDDD; LLL11= {"EMC" "EMCG" "MPLI"
"MPLI+MEDIA"};KKK11=CHAR(YYY,3,0);
TITLE " LA MATRIZ DE COEFICIENTES: C DE ACG Y EM ";
IF VARg>0 THEN INVGp=(VARE/VARg)*I(P);ELSE INVGp=0*I(P);
CC1=(UNO`*GRR*UNO)||((UNO`*GRR*Zp);
CC2 = (UNO`*GRR*Zp)||((Zp`*GRR*Zp)+INVGp);CC3=CC1`||CC2`;
CCCACG=GINV(CC3); IF VARm>0 THEN
INVGm=(VARE/VARm)*I(P);ELSE
INVGm=0*I(P);CC4=Zm`*GRI*Zm+INVGm;CCCEM=GINV(CC4);
TITLE " LA MATRIZ DE COEFICIENTES: C DE ACE Y ER ";
IF VARs>0 THEN INVGs=(VARE/VARs)*I(DIA);ELSE INVGs=0*I(DIA);
CC01=(UNO`*IR1*UNO)||((UNO`*IR1*Zs);
CC02=(UNO`*IR1*Zs)||((Zs`*IR1*Zs)+INVGs);CC03=CC01`||CC02`;
CCCACE=GINV(CC03); CC04=Zr`*IRf*Zr+IGr;CCCEr=GINV(CC04);
TITLE " IMPRESIÓN DE RESULTADOS ";
PRINT VARIABLE; PRINT "CUADRO 1. ANALISIS DE VARIANZA";PRINT
FV[ROWNAME=DDD COLNAME=CCC];
PRINT MEDIA[FORMAT= 12.5] CV[FORMAT= 12.5];PRINT ,; PRINT "
ESTIMACION DE LAS COMPONENTES DE VARIANZA";
PRINT VARE[FORMAT=12.5] VARr[FORMAT=12.5] VARm[FORMAT=12.5]
VARs[FORMAT=12.5] VARg[FORMAT=12.5];
PRINT ,;PRINT MU[FORMAT= 12.5];PRINT /; PRINT "CUADRO 2. ESTIMACION
Y PREDICCIÓN DE ACG";
PRINT PROG[ROWNAME=FFF COLNAME=EEE FORMAT=12.5];PRINT ,;
PRINT K[FORMAT= 12.5]; PRINT ,;
PRINT "CUADRO 3. ESTIMACION Y PREDICCIÓN DE EM"; PRINT
PRG[ROWNAME=FFFM COLNAME=EEEM FORMAT=12.5];PRINT
,;PRINT KK[FORMAT= 12.5];PRINT /; PRINT "CUADRO 4. ESTIMACION Y
PREDICCIÓN DE ACE"; PRINT BLUPSACE[ROWNAME=KKK
COLNAME=LLL FORMAT=12.5];PRINT ,; PRINT "CUADRO 5. ESTIMACION
Y PREDICCIÓN DE ER"; PRINT BLUPSER[ROWNAME=KKK
COLNAME=LLL FORMAT=12.5];PRINT /; PRINT "CUADRO 6. ESTIMACION
Y PREDICCIÓN DEL EFECTO DE CRUZAS"; PRINT BLUPSCRUZAS[
ROWNAME=KKK11 COLNAME=LLL11 FORMAT=12.5];PRINT /;
PRINT " LA MATRIZ DE COEFICIENTES: C DE ACG "; PRINT CCCACG[FORMAT=7.3];PRINT
,;
PRINT " LA MATRIZ DE COEFICIENTES: C DE EM "; PRINT CCCEM[FORMAT=7.3];PRINT /;
PRINT " LA MATRIZ DE COEFICIENTES: C DE ACE "; PRINT CCCACE[FORMAT=7.3];PRINT
,;
PRINT " LA MATRIZ DE COEFICIENTES: C DE ER "; PRINT CCCER[FORMAT=7.3];PRINT /;
END; QUIT;

```

Apéndice C. Heterosis media (hm) y varietal para 13 caracteres de higuera.

Prog	NEP	DAN	DMF	NRS	NRT	NRC	NTR	LPR	NPF	PCS	RP	RT	AF
1(HD1)	-1.1	-1.3	-7.6	-0.7	1.0	0.6	1.0	-2.7	-4.6	-0.5	0.0	-0.1	0.1
2(HC36)	1.5	2.4	2.5	0.3	0.0	-0.2	0.1	1.6	0.3	1.3	0.1	0.2	0.0
3(HC98)	0.2	4.8	9.9	0.3	-1.5	-0.9	-2.1	0.3	2.5	-0.1	0.0	-0.2	0.0
4(HOD)	1.2	0.9	-1.3	0.3	-0.5	-0.2	-0.3	0.5	4.6	0.9	0.1	0.3	0.0
5(HOV)	-0.9	-8.2	-3.7	-0.2	1.0	0.3	1.1	-0.3	-5.4	1.1	0.0	0.0	0.0
6(HC205)	-1.2	-2.7	-4.0	0.4	0.5	0.1	1.0	0.4	3.7	-3.2	0.0	0.0	0.0
7(HC385)	0.4	4.0	4.3	-0.4	-0.7	0.3	-0.8	0.2	-1.1	0.5	-0.1	-0.2	-0.1
hm	-1.1	0.0	0.5	-0.1	0.6	0.1	0.5	0.7	3.4	-2.2	0.1	0.2	0.1

NEP: número de entrenudos al racimo primario. **DAN:** Días a antesis. **DMF:** días a madurez fisiológica del racimo primario. **NRS:** número de racimos secundarios. **NRT:** número de racimos terciarios. **NRC:** número de racimos cuaternarios. **NTR:** número total de racimos. **LPR:** longitud promedio de racimos (cm). **NPF:** número de cápsulas por racimo. **PCS:** peso de 100 semillas (g). **RP:** rendimiento por planta (g planta⁻¹). **RT:** rendimiento por hectárea (t ha⁻¹). **AF:** altura de planta (m).

Apéndice D. Heterosis específica (*sij*) y respecto al mejor progenitor (*Hmp* %) para 13 caracteres de higuera.

Cruza	Prog		NEP		DAN		DMF		NRS		NRT		NRC	
	i	j	<i>sij</i>	<i>Hmp</i> %	<i>sij</i>	<i>Hmp</i> %	<i>sij</i>	<i>Hmp</i> %	<i>sij</i>	<i>Hmp</i> %	<i>sij</i>	<i>Hmp</i> %	<i>sij</i>	<i>Hmp</i> %
1	1	2	-0.8	11.9	1.6	27.4	3.7	7.7	0.6	-14.4	0.8	22.1	-0.4	-46.9
2	1	3	0.6	2.2	-1.5	7.8	-2.7	2.3	-0.4	-21.7	0.9	4.2	1.4	59.7
3	1	4	-1.2	4.4	10.4	24.3	7.9	5.8	-0.7	-18.5	0.4	26.8	-0.3	-36.7
4	1	5	0.7	2.2	-0.2	3.0	1.7	-0.5	-0.2	-24.3	-1.3	7.2	0.0	3.1
5	1	6	-1.2	-8.1	-2.1	10.4	-0.4	-1.7	-0.2	-19.4	-1.0	12.4	0.9	40.7
6	1	7	0.1	-15.0	0.2	3.9	-2.9	0.9	0.2	-21.7	0.0	-0.8	1.4	88.1
7	2	1	0.3	21.5	1.5	27.3	0.5	5.8	-0.2	-25.2	-0.9	-6.7	-1.1	-86.7
8	2	3	-0.9	5.7	9.9	37.2	10.4	25.7	0.6	12.0	-0.8	-49.8	0.1	-100.0
9	2	4	2.7	25.7	9.7	24.2	9.4	8.0	-0.5	-14.5	-2.2	-56.4	0.3	0.0
10	2	5	-0.1	-3.0	-3.5	-3.0	-6.6	-1.2	-0.5	-18.6	0.5	51.3	-0.2	0.0
11	2	6	0.7	3.9	0.4	-3.7	1.9	3.2	-0.5	-3.7	0.2	13.8	0.1	0.0
12	2	7	-0.7	27.8	0.2	32.7	2.9	20.6	0.9	2.1	1.2	-14.1	-0.3	-100.0
13	3	1	0.9	5.2	-2.9	6.0	-3.0	2.1	0.1	-16.1	-0.2	-11.5	-0.6	-45.8
14	3	2	0.0	11.9	-8.7	15.3	-9.8	12.9	-0.6	-8.5	0.8	-27.3	0.1	-100.0
15	3	4	0.8	14.2	-4.2	7.4	-9.4	8.5	0.8	9.2	1.2	-13.1	0.0	-100.0
16	3	5	1.1	1.7	4.3	10.5	5.3	15.2	0.2	-0.5	-1.3	-40.0	-0.5	-100.0
17	3	6	-1.4	-10.2	-9.8	2.9	-12.4	3.9	0.6	17.5	1.5	-2.0	0.7	-54.2
18	3	7	1.0	20.3	-2.0	14.2	-2.0	10.9	-0.5	-12.5	-0.4	-28.8	-0.6	-100.0
19	4	1	-0.2	14.1	-3.5	6.2	-4.1	-1.5	0.5	-2.1	-0.2	16.2	-0.8	-61.5
20	4	2	-0.3	7.9	-6.8	6.6	-7.8	-1.4	-0.1	-8.6	-1.3	-41.0	0.3	0.0
21	4	3	0.3	10.8	-1.1	11.0	1.6	15.5	0.7	7.1	-1.6	-51.6	0.0	-100.0
22	4	5	0.1	-4.5	3.7	-0.3	9.4	3.7	-0.1	-7.7	0.4	10.8	-0.1	0.0
23	4	6	0.1	-0.5	2.7	6.8	6.1	1.4	0.2	-0.1	0.7	15.2	0.0	0.0
24	4	7	0.1	30.8	-1.5	15.9	-5.4	10.2	0.1	-8.5	1.3	-4.8	0.3	69.8
25	5	1	-0.6	-8.9	-1.0	2.0	-2.8	-3.3	0.1	-20.6	1.9	62.4	-0.7	-34.1
26	5	2	-0.8	-7.5	-3.8	-3.3	-7.8	-1.8	0.3	-5.2	-0.1	36.8	0.9	0.0
27	5	3	-0.5	-9.1	-3.6	1.3	3.1	13.8	0.2	-1.1	0.6	-14.4	-0.1	-83.3
28	5	4	-1.4	-13.4	-1.1	-5.3	5.2	1.3	0.3	-2.2	1.1	22.8	0.3	0.0
29	5	6	-1.1	-19.9	-7.6	-16.3	-13.7	-11.3	0.7	5.3	0.0	34.9	-0.5	0.0
30	5	7	1.6	24.8	0.1	10.4	-2.7	9.2	0.3	-8.1	0.6	-5.9	1.1	352.8
31	6	1	0.5	6.7	-5.3	6.3	-2.7	-3.1	0.5	-10.3	0.7	41.2	0.1	-2.7
32	6	2	0.4	2.0	3.7	7.4	6.8	5.8	-0.2	2.0	1.3	36.5	0.4	0.0
33	6	3	-1.7	-12.5	4.4	19.6	-0.1	11.8	-1.2	-11.3	-1.0	-35.9	0.0	-87.5
34	6	4	0.9	4.5	0.7	4.7	-2.2	-3.1	-0.9	-14.4	-0.2	-0.6	0.0	0.0
35	6	5	2.3	0.0	13.7	4.8	12.6	3.2	-0.3	-8.9	-0.8	19.3	-0.5	0.0
36	6	7	2.2	36.8	11.9	35.8	19.5	24.2	0.6	3.4	-1.3	-31.5	-0.7	-100.0
37	7	1	0.9	-8.3	2.9	7.5	4.9	6.2	-0.3	-28.0	-1.2	-16.2	0.2	22.6
38	7	2	-0.5	29.3	-4.2	27.0	-3.6	16.3	0.3	-7.2	0.5	-22.9	-0.3	-100.0
39	7	3	-0.2	9.8	15.2	36.6	19.0	24.9	-0.7	-15.7	0.3	-20.7	-0.6	-452.8
40	7	4	-1.7	15.0	-9.0	6.1	-10.7	6.7	-0.4	-15.2	0.6	-13.6	-0.2	-62.3
41	7	5	-1.1	0.8	-1.0	9.0	-3.6	8.6	-1.0	-27.5	-1.6	-34.4	0.4	188.7
42	7	6	-1.7	2.3	-12.7	3.7	-15.4	0.8	0.6	4.4	0.0	-13.8	-0.5	-58.5

Apéndice D. Continuación.

Cruza	Prog		NTR		LPR		NPF		PCS		RP		RT		AF	
	i	j	sij	Hmp %	sij	Hmp %	sij	Hmp %	sij	Hmp %	sij	Hmp %	sij	Hmp %	sij	Hmp %
1	1	2	1.0	-4.5	-0.1	-2.9	-1.4	-22.6	-1.0	-32.2	0.1	-13.3	0.2	-13.2	0.0	21.2
2	1	3	2.0	8.1	-1.0	-26.4	1.3	-0.2	-3.7	-20.0	0.0	-10.8	0.1	-10.7	-0.1	19.3
3	1	4	-0.6	-3.6	-2.3	-20.4	-5.6	-13.5	6.1	-4.0	0.0	8.2	0.0	8.1	-0.1	36.1
4	1	5	-1.5	-8.6	0.6	-10.1	-0.3	-17.8	0.2	-14.5	-0.1	-7.4	-0.2	-7.5	0.0	49.3
5	1	6	-0.2	-0.1	-1.5	-17.0	0.6	-6.5	0.6	-37.4	0.0	-20.6	0.1	-20.5	0.0	25.7
6	1	7	1.6	12.1	0.8	-22.7	-1.8	-17.0	-2.0	-29.5	0.0	-31.6	-0.1	-31.6	0.0	10.9
7	2	1	-2.2	-24.4	1.2	2.9	8.6	-9.1	-0.2	-30.1	0.0	-18.5	0.0	-18.2	0.0	24.0
8	2	3	0.0	-29.7	0.2	-1.5	1.3	-13.1	0.2	-26.4	0.0	-13.7	0.0	-13.6	-0.2	-5.4
9	2	4	-2.3	-30.3	0.8	7.3	1.5	-11.6	-2.9	-37.3	-0.2	-21.9	-0.5	-22.0	0.0	21.4
10	2	5	-0.2	6.4	-0.9	2.9	-2.0	-22.2	-1.9	-35.2	0.0	-19.5	-0.1	-19.4	0.2	36.1
11	2	6	-0.3	3.8	2.4	19.4	3.9	5.2	2.2	-12.6	0.0	15.8	-0.1	15.7	0.0	9.8
12	2	7	1.7	-9.0	-1.7	-14.3	-4.0	-26.3	0.8	-9.5	0.0	12.5	0.1	12.4	-0.1	-2.9
13	3	1	-0.8	-8.7	-0.5	-23.8	-6.4	-17.2	-0.6	-12.3	-0.1	-29.6	-0.4	-29.6	0.0	26.7
14	3	2	0.3	-27.5	-1.3	-8.1	0.2	-14.6	2.3	-20.8	0.1	-4.4	0.2	-4.4	-0.1	-0.7
15	3	4	2.1	-6.2	1.3	-7.6	9.8	48.1	-7.2	-31.1	0.1	17.8	0.4	17.7	0.2	20.3
16	3	5	-1.5	-27.5	-0.7	-11.9	1.9	-4.3	-1.9	-21.0	-0.1	-21.0	-0.3	-21.0	0.0	19.4
17	3	6	2.8	-1.0	-0.8	-9.0	-5.1	-8.7	3.4	-28.0	0.1	0.8	0.4	1.0	0.0	0.6
18	3	7	-1.5	-26.0	0.0	1.5	-3.8	0.4	6.8	-3.2	0.0	-24.9	0.0	-24.9	0.1	6.1
19	4	1	-0.4	-2.4	-1.8	-18.5	-7.9	-18.5	3.5	-8.0	-0.1	-0.8	-0.2	-0.7	-0.1	30.6
20	4	2	-1.0	-21.0	1.8	11.1	4.0	-8.2	-3.8	-38.9	-0.1	-10.3	-0.2	-10.5	0.1	23.8
21	4	3	-0.9	-24.2	4.1	2.9	12.4	54.8	-5.2	-27.2	0.0	8.2	0.1	8.1	-0.1	5.8
22	4	5	0.2	1.5	0.0	-4.8	-6.4	-19.6	12.0	21.6	0.1	20.8	0.3	20.9	-0.1	7.1
23	4	6	0.8	6.1	0.1	-2.5	-1.9	-1.8	-2.5	-43.8	0.0	-8.2	-0.1	-8.3	0.1	17.5
24	4	7	1.7	1.8	1.0	-13.1	1.5	21.3	-5.8	-38.9	0.0	-13.5	0.0	-13.3	0.2	26.0
25	5	1	1.2	8.3	-0.4	-14.4	0.8	-15.4	0.2	-14.7	0.1	6.5	0.2	6.5	0.0	50.9
26	5	2	1.2	18.8	-0.8	3.3	-3.4	-24.2	-0.9	-33.3	0.0	-12.5	0.1	-12.4	0.0	24.7
27	5	3	0.6	-14.3	-0.1	-9.2	-1.5	-11.3	-2.2	-21.5	-0.1	6.1	-0.2	6.1	0.1	23.0
28	5	4	1.7	11.6	-1.7	-11.1	-6.8	-20.2	11.5	20.7	0.2	30.1	0.6	30.1	-0.2	1.5
29	5	6	0.1	23.3	3.6	19.5	5.8	3.8	-5.2	-48.5	0.0	-16.0	0.1	-15.8	0.1	25.6
30	5	7	2.0	4.7	2.9	-0.4	6.0	-5.0	-2.0	-31.6	0.1	-10.7	0.5	-10.7	0.2	33.6
31	6	1	1.3	9.3	1.5	-4.0	4.6	0.3	0.5	-37.6	0.2	-5.5	0.5	-5.5	0.0	30.3
32	6	2	1.5	40.9	-0.4	7.3	-5.3	-7.3	4.0	-4.1	0.0	26.2	0.1	25.6	-0.1	5.6
33	6	3	-2.1	-30.8	-1.4	-11.7	-3.3	-5.6	2.7	-29.8	-0.1	-29.4	-0.3	-29.6	0.1	10.2
34	6	4	-1.1	-7.8	-1.2	-7.6	-0.8	0.0	-2.4	-43.4	-0.1	-16.2	-0.3	-16.3	0.0	15.9
35	6	5	-1.5	8.9	-0.8	-0.8	1.4	-3.7	-7.9	-53.7	-0.2	-41.1	-0.6	-41.1	0.1	24.7
36	6	7	-1.5	8.5	-1.0	-14.8	1.7	-4.8	2.5	-18.0	0.0	-3.0	0.0	-3.1	-0.1	2.2
37	7	1	-1.3	-5.8	3.3	-12.3	7.5	3.7	-3.8	-34.1	0.0	-35.0	-0.1	-34.8	0.1	22.2
38	7	2	0.4	-17.2	-1.3	-12.8	-3.4	-25.5	1.1	-8.1	0.0	8.2	0.1	7.6	0.2	14.2
39	7	3	-1.1	-23.4	0.2	3.0	-6.8	-7.1	5.5	-6.5	0.0	-31.5	-0.1	-31.6	0.1	6.3
40	7	4	-0.1	-9.4	-2.1	-24.8	0.1	17.8	-3.2	-34.0	-0.1	-19.8	-0.2	-19.9	0.0	18.6
41	7	5	-2.2	-22.2	-1.6	-21.1	4.6	-7.9	-1.9	-31.4	-0.1	-37.1	-0.3	-37.0	-0.5	-2.5
42	7	6	0.2	-6.7	-0.4	-12.1	-1.5	-10.2	2.0	-19.7	0.0	4.1	0.1	4.4	-0.3	-10.3

NEP: número de entrenudos al racimo primario. **DAN:** Días a antesis. **DMF:** días a madurez fisiológica del racimo primario. **NRS:** número de racimos secundarios. **NRT:** número de racimos terciarios. **NRC:** número de racimos cuaternarios. **NTR:** número total de racimos. **LPR:** longitud promedio de racimos (cm). **NPF:** número de cápsulas por racimo. **PCS:** peso de 100 semillas (g). **RP:** rendimiento por planta (g planta⁻¹). **RT:** rendimiento por hectárea (t ha⁻¹). **AF:** altura de planta (m).