

EFFECTOS HETERÓTICOS Y APTITUD COMBINATORIA EN POBLACIONES DE CHILE DULCE (*Capsicum annuum* L.)

COMBINING ABILITY AND HETEROTIC EFFECTS IN SWEET PEPPER POPULATIONS (*Capsicum annuum* L.)

Anastacio M. Pech May¹, Guillermo Castañón Nájera², José M. Tun Suárez¹, Mariano Mendoza Elos³, Javier O. Mijangos Cortés⁴, Alfonzo Pérez Gutiérrez¹ y Luis Latournerie Moreno^{1*}

¹División de Estudios de Posgrado e Investigación, Instituto Tecnológico de Conkal. Km 16. 3 antigua carretera Mérida-Motul. 97345, Conkal, Yucatán, México. Tel: (999) 912-4130 ext. 139. ²División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. km 0.5 carretera Villahermosa-Cárdenas. 86000, Villahermosa, Tabasco, México. ³Instituto Tecnológico de Roque. Celaya, Guanajuato, México. ⁴Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán. Calle 43 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo. 97200, Mérida, Yucatán, México.

* Autor para correspondencia (sayilhahil@yahoo.com.mx)

RESUMEN

Se estimó la aptitud combinatoria y la heterosis de siete poblaciones criollas de Chile 'Dulce' (*Capsicum annuum* L.) y las cruzas resultantes entre ellas, mediante un diseño dialélico. Las 21 cruzas y sus progenitores se evaluaron en Akil y Acanceh, del Estado de Yucatán, México. La unidad experimental fue un surco de 8.0 m con 21 plantas distanciadas a 0.40 m, con distancia entre surcos de 1.20 m. Los experimentos se establecieron en un diseño bloques completos al azar con tres repeticiones. Se midió: rendimiento de fruto, peso individual de frutos, número de frutos por planta, días a inicio de cosecha, altura de planta, longitud y diámetro de fruto. Las aptitudes combinatorias general (ACG) y específica (ACE) se estimaron con el método II modelo I de Griffing. Se encontró que los efectos aditivos estimados por la ACG fueron más grandes que los de dominancia estimados por la ACE, y que ambos efectos fueron influenciados por el ambiente de evaluación. Tres progenitores (P2, P3 y P4) mostraron los efectos positivos más altos de ACG en el rendimiento de fruto, y dos de éstos generaron híbridos con altos valores de ACE y heterosis. Por los valores de ACG de los padres y de heterosis de las progenies, se concluye que la hibridación sería el método de mejoramiento genético más adecuado para incrementar rendimiento de fruto y número de frutos por planta. En cambio, para mejorar altura de planta, peso individual de fruto, días a inicio de cosecha, longitud y diámetro de fruto, el método de mejoramiento por endocria y selección sería el indicado, para formar variedades.

Palabras clave: *Capsicum annuum*, dialélico, variedades criollas, habilidad combinatoria, heterosis.

SUMMARY

Combining ability and heterosis of seven sweet pepper landraces (*Capsicum annuum* L.) and their crosses were estimated in a diallel mating design. The 21 crosses and their parents were evaluated in Akil and Acanceh, locations in the state of Yucatán, México. The experimental unit was a single row of 8.0 m long with 21 plants; distance between plants was 0.40 m and 1.20 m between rows. The experiments were established in a randomized complete block design

with three replications. Total fruit yield, single fruit weight, number of fruits per plant, days to first harvest, plant height, fruit length and fruit diameter were measured. The general combining ability (GCA) and the specific combining ability (SCA) were estimated using Method II Model I by Griffing. Results showed that additive effects estimated by GCA were higher than the dominance effects estimated by SCA, and both effects were highly influenced by environment. Three parents (P2, P3 and P4) showed the highest positive GCA effects on fruit yield; two of them inherited to their hybrids high values of SCA and heterosis. Because of the GCA high values observed in parents and the high heterosis in progenies, it is concluded that hybridization would be the best breeding method for increasing total fruit yield and number of fruits per plant. However, for improving plant height, individual fruit weight, days to first harvest fruit length, and fruit diameter the proper breeding method should be by inbreeding and selection.

Index words: *Capsicum annuum*, diallel, landraces, heterosis, combining ability.

INTRODUCCIÓN

Heterosis es la expresión de un carácter en la progenie más allá de los límites de expresión manifestada en sus progenitores que tiene origen en los efectos genéticos principalmente de dominancia y en la diferencia genotípica de frecuencias génicas (Falconer, 1996). La heterosis ha sido ampliamente utilizada en programas de mejoramiento de muchos cultivos para la identificación de poblaciones genéticamente divergentes, como base para el desarrollo de líneas endogámicas a ser usadas en cruzamientos F1 (Hallauer y Miranda, 1988).

Diversos investigadores han reportado efectos de heterosis alta en *Capsicum* spp., para largo y diámetro de fruto, número de semillas por fruto, rendimiento y

contenido de capsaicina por planta (De Souza y Maluf, 2003; Seneviratne y Kannangara, 2004), rendimiento y calidad de frutos (Milerue y Nikornpun, 2000; Pérez-Grajales *et al.*, 2009), peso de semillas por fruto, peso de 100 semillas, número de frutos por planta (Mishra *et al.*, 1989), contenidos de vitamina C y capsaicinoides en diferentes grados de madurez de fruto (Cruz-Pérez *et al.*, 2007), materia seca de fruto por planta, incidencia de *Xanthomonas* (Blank y Maluf, 1997; De Souza y Maluf, 2003) y para contenido de capsaicina (Zewdie *et al.*, 2000; Zewdie y Bosland, 2000). La mayoría de esos estudios se han realizado en *C. annum*, y en pocas investigaciones se ha determinado la magnitud de heterosis en otras especies, como *C. chinense* y *C. pubescens*. En México existen pocos reportes de heterosis en Chile.

Las cruas dialélicas han sido usadas para investigar la herencia de importantes características. Específicamente, las cruas dialélicas fueron diseñadas para investigar la aptitud combinatoria general (ACG) de los progenitores y para identificar los progenitores superiores a ser usados en el desarrollo de híbridos y cultivares (Yan y Hunt, 2002). Según Sprague y Tatum (1942), la ACG corresponde al comportamiento promedio de una línea en diversas combinaciones híbridas y la aptitud combinatoria específica (ACE) a las combinaciones específicas con respecto a la ACG de sus padres. La teoría y la forma del análisis de cruas dialélicas fue propuesta por Jinks y Hayman (1953) y Jinks (1954). Se han desarrollado varios métodos para el análisis de cruas dialélicas, pero los más usados son los propuestos por Griffing (1956).

En Chile se ha explotado la heterosis para incrementar el rendimiento y otros caracteres económicos (Seneviratne y Kannangara, 2004), y se considera que en *Capsicum* la heterosis es alta (De Souza y Maluf, 2003). Por ello, la existencia de una amplia diversidad de este género en México, tanto en el ámbito de variantes cultivadas como semicultivadas y silvestres, puede aprovecharse para formar híbridos locales y nacionales, ya que la semilla híbrida que se usa proviene de empresas trasnacionales. En la Península de Yucatán es importante aprovechar la diversidad de tipos de chiles, que son conservados y aprovechados por los productores. Entre los más importantes se encuentran el Chile 'Habanero' (*C. chinense* Jacq.) y los pertenecientes a *C. annum* ('Dulce' e 'Xcat'ik') (Latournerie *et al.*, 2001). El Chile 'Dulce' se distingue porque no contiene capsaicina, y su fruto presenta formas que van desde redondas a ligeramente alargadas y arriñonadas (Pozo *et al.*, 1991).

En Yucatán se siembran anualmente más de 200 ha de este tipo de Chile criollo, tanto en condiciones de riego

como de temporal o seco (SAGARPA, 2008). Además, es común encontrarlo sembrado en macetas caseras, para autoconsumo. En la región se ha realizado poco mejoramiento genético y se ha hecho solamente para el 'Habanero'. Es entonces necesario aplicar algún método de mejoramiento genético a las poblaciones criollas de Chile 'Dulce' que se cultivan en este estado, para generar cultivares con mayor producción y calidad del fruto. En el presente trabajo se planteó el objetivo de estimar las aptitudes combinatorias general y específica, y la heterosis que puedan existir entre materiales de Chile 'Dulce'.

MATERIALES Y MÉTODOS

Como material parental se usaron siete poblaciones criollas de Chile 'Dulce' denominadas ITCD: 246(P1), 31(P2), 7(P3), 183(P4), 207(P5), 209(P6) y 210(P7), las cuales fueron seleccionadas con base en su rendimiento de fruto y comportamiento agronómico registrado en evaluaciones previas, de un total de 12. Las cruas posibles se hicieron en forma manual en invernadero, a la vez que se incrementaba la semilla de los progenitores.

Para la evaluación de las 21 cruas simples y los siete progenitores se estableció un experimento en un diseño bloques completos al azar con tres repeticiones. Las localidades de prueba fueron dos: 1) Akil (20° 14' y 20° 22' LN y 89° 18' y 89° 26' LO, a 31 msnm), donde el experimento se condujo con riego por inundación en el periodo de junio a septiembre de 2005 (con temperatura media anual de 26.2 °C y precipitación media de 731 mm); y 2) Acanceh (20° 48' y 20° 56' LN y 89° 23' y 89° 32' LO, a 14 msnm), con riego presurizado en el periodo de abril a junio de 2006 (con temperatura media anual de 25 °C y precipitación media de 704 mm). En ambas localidades el suelo es del tipo Rendzina que corresponde a los Kancab, con base en la clasificación maya (Duch, 1988). En Acanceh el suelo profundo contenía bagazo de henequén en descomposición avanzada y es menos pedregoso que Akil cuyo suelo es poco profundo.

Las plántulas se obtuvieron en invernadero, a partir de semillas que se sembraron en charolas de poliestireno con 200 cavidades rellenas con el sustrato comercial Cosmopeat®. Cuando las plántulas alcanzaron una altura de 20 cm se trasplantaron en campo. La unidad experimental fue un surco de 8.0 m con 21 plantas. La distancia entre plantas fue 0.40 m, y de 1.20 m entre hileras. El manejo del cultivo (fertilización, y control de plagas y enfermedades) se efectuó con base en el paquete tecnológico propuesto por Soria *et al.* (2000).

Como variables de respuesta se midió: rendimiento total de fruto (g/planta), peso individual del fruto (g), número de frutos por planta, días a inicio de cosecha (cuando los frutos adquirieron un color verde brillante y consistencia dura al tacto), altura de planta (cm) medida después del último corte, longitud de fruto (mm) y diámetro de fruto (mm).

La información de los caracteres evaluados se analizó en forma combinada a través de localidades mediante el método II (incluye progenitores y sus cruzas) modelo I (efectos fijos) de Griffing (1956). Se usó el algoritmo de análisis computarizado desarrollado por Castañón *et al.* (2005). El modelo base de análisis de varianza fue:

$$Y_{ijk} = \mu + l_k + r_{r(k)} + g_i + g_j + s_{ij} + gl_{ik} + gl_{jk} + sl_{ijk} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde: Y_{ijk} es el valor fenotípico observado de la crusa con los progenitores i y j en la r -ésima repetición en la localidad k ; μ es la media general de la población; l_k es el efecto de la k -ésima localidad, $r_{r(k)}$ es el efecto de la r -ésima repetición de la k -ésima localidad; g_i y g_j son el efecto de ACG para el i -ésimo y j -ésimo progenitor; s_{ij} es el efecto de ACE de la crusa entre el i -ésimo y el j -ésimo progenitor; gl_{ik} es la interacción entre el efecto de ACG para el progenitor i y localidad k , gl_{jk} es la interacción entre el efecto de ACG del progenitor j en la localidad k ; sl_{ijk} es la interacción entre el efecto de ACE para el ij -ésimo híbrido y la localidad k ; y ε_{ijk} es el error asociado con Y_{ijk} .

La comparación de medias se hizo con el criterio de Antuna *et al.* (2003), en el que los valores superiores de una característica en particular son los que superaron a la media general más dos veces su correspondiente error estándar ($\mu + 2\sigma$).

La heterosis se estimó como la diferencia entre el promedio de una crusa en relación con el promedio de sus progenitores, expresada en términos porcentuales:

$$H = \frac{\bar{F}_{ij} - \bar{P}_{ij}}{\bar{P}_{ij}} \times 100$$

Donde: \bar{F}_{ij} es la media del híbrido entre los padres P_i y P_j ; \bar{P}_{ij} es la media de los padres P_i y P_j para la ij -ésima crusa. La significancia de la heterosis (H) fue determinada mediante la prueba de t , de acuerdo con

Wynne *et al.* (1970): $t = \frac{\bar{F}_{ij} - \bar{P}_{ij}}{\sqrt{\frac{3}{8} CME}}$, en la que todo valor

de t estimado como significativo indica que la heterosis es diferente de cero, y donde CME es el cuadrado medio del error; $3/8$ es una constante.

Los errores estándar de los efectos de ACG y ACE a través de localidades se estimaron como lo describió Singh (1973). La descomposición del efecto de genotipos en padres (P), cruzas (C) y el contraste P vs C, se hizo como lo indicaron Hallauer y Miranda (1988).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de varianza mostró que el efecto de localidades fue significativo ($P \leq 0.01$) en todas las variables, excepto en rendimiento total de fruto (Cuadro 1). Este comportamiento se atribuye a las diferencias edáficas, de riego y climáticas entre las dos localidades evaluadas. El efecto de genotipos fue significativo ($P \leq 0.01$) en todas las variables, excepto en peso individual y diámetro de fruto. El efecto de cruzas también fue significativo ($P \leq 0.01$) en las variables evaluadas, excepto en el peso y diámetro de fruto. El efecto padres fue significativo ($P \leq 0.05$) en rendimiento y longitud de fruto. Resultados similares reportaron Gomide *et al.* (2003) para rendimiento de fruto en chile dulce. El contraste P vs. C sólo fue significativo en peso individual de fruto ($P \leq 0.01$), lo que implica existencia de heterosis.

Los cuadrados medios para la ACG fueron de mayor magnitud que los de ACE en las variables estudiadas, lo que sugiere que los efectos de la ACG contribuyen más a la variación genética de los componentes del rendimiento en las poblaciones criollas de Chile 'Dulce', que los efectos de ACE. Es decir, los caracteres evaluados del germoplasma se asociaron más con efectos aditivos que con los no aditivos, como ha sido reportado en Chile por Gomide *et al.* (2003) y Nandadevi y Hosamani (2003). Las ACG difirieron significativamente ($P \leq 0.05$) en rendimiento de fruto, número de frutos por planta, días a inicio de cosecha, longitud de fruto, y altura de planta. Para peso de fruto y diámetro de fruto no se encontró significancia.

Para ACE se encontraron efectos significativos ($P \leq 0.01$) en rendimiento total de fruto, número de frutos por planta y días a inicio de cosecha, lo que indica presencia de acción genética no aditiva (dominancia) en estos caracteres. Contrariamente, las variables peso individual de fruto, altura de planta, longitud y diámetro de fruto no mostraron significancia.

Cuadro 1. Cuadros medios del análisis de varianza combinado para características agronómicas y rendimiento, en genotipos de chile ‘Dulce’ evaluadas en dos localidades de Yucatán.

Fuente de variación	gl	Rendimiento de fruto (g/planta)	Peso individual del fruto (g)	Núm. de frutos por planta	Días a cosecha	Altura de planta (cm)	Longitud de fruto (mm)	Diámetro de fruto (mm)
Localidad (Loc)	1	1610 ns	711.6**	28.5**	18021.4**	2577.2**	641.6**	3084.2**
Bloques(Loc)	4	10328 ns	193.9**	3.7 ns	52.9*	512.3**	137.5**	110.2**
Genotipos (G)	27	14607**	28.5 ns	14.2**	57.4**	59.3**	31.7**	18.8 ns
Cruzas (C)	20	16782**	22.2 ns	17.4**	67.9**	53.5*	31.9**	18.0 ns
ACG	6	26866**	38.3 ns	35.4**	100.5**	79.2*	75.8**	29.5 ns
ACE	14	12460**	15.3 ns	9.7**	54.0**	42.5 ns	13.1 ns	13.1 ns
Padres (P)	6	7294*	36.4 ns	4.9 ns	31.4 ns	76.1 ns	30.5*	22.6 ns
P vs. C	1	14988 ns	108.6**	5.3 ns	0.9 ns	74.7 ns	33.6 ns	10.0 ns
Loc x G	27	15807**	26.5 ns	13.1**	55.8**	78.4**	28.9**	37.7**
Loc x Cruzas	20	14475**	25.4 ns	10.3**	54.5**	74.2**	29.5**	41.1**
Loc x ACG	6	11367*	33.5 ns	6.4 ns	16.6 ns	53.2 ns	29.5 ns	57.5**
Loc x ACE	14	15806**	21.9 ns	11.9**	70.7**	83.2**	29.5*	34.0*
Loc x P	6	11489**	32.9 ns	12.2**	63.2**	104.4*	29.5*	31.6 ns
Loc x P vs. C	1	68364**	86.0 ns	74.8**	38.9 ns	7.7 ns	14.2 ns	7.2 ns
Error	108	4258	20.8	3.9	20.2	31.6	14.3	19.6
CV (%)		26	13	26	6	12	7	8

***, ns: significativo a 0.05, 0.01, y no significativo respectivamente. Loc = localidad; Bloques(Loc) = repetición anidado en localidad; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Loc x Cruza = interacción localidad x cruza; Loc x ACG = interacción localidad x ACG; Loc x ACE = interacción localidad x ACE; Loc x P = interacción localidad x padres; Loc x P vs. C = interacción localidad x padres vs. cruzas; CV = coeficiente de variación; gl = grados de libertad.

Estos resultados coinciden con los reportados en Chile por Gomide *et al.* (2003), pero difieren en peso de fruto con lo reportado en Chile ‘Serrano’ por Martínez *et al.* (2005), quienes encontraron que los efectos de dominancia fueron los que determinaron la respuesta de esta variable; y coinciden con los de Lippert (1975), quien encontró que los efectos aditivos fueron más importantes que los de dominancia para el peso del fruto.

La interacción localidad x genotipo mostró significancia ($P \leq 0.01$) en las variables evaluadas, con excepción del peso individual, lo que demuestra que los genotipos difirieron entre los ambientes de prueba. Resultados similares fueron reportados por Wani *et al.* (2003) para rendimiento de fruto. La interacción localidades x cruza fue significativa ($P \leq 0.05$), lo que indica que las cruzas respondieron también en forma diferente en los dos ambientes de evaluación. Echandi (2005) reportó resultados similares para rendimiento de fruto y tamaño de frutos en Chile ‘Jalapeño’. En la interacción localidades x ACG hubo efectos significativos ($P \leq 0.05$) en rendimiento total de fruto y diámetro de fruto. El efecto de localidades x ACE fue significativo ($P \leq 0.05$) en las características medidas, excepto para peso individual de frutos.

Estos resultados muestran que el ambiente influye en el rendimiento de fruto y características agronómicas del Chile ‘Dulce’. Al respecto, Echandi (2005) encontró estabilidad a través de localidades en Chile para peso y

número de frutos por planta, días a cosecha y longitud del fruto, similarmente Ben-Chaim y Paran (2000) encontraron poco efecto del ambiente en *C. annuum*. Se considera que en el presente trabajo las condiciones de evaluación fueron contrastantes, ya que en Akil se aplicó riego por inundación con suelo poco profundo, mientras que en Acanceh el suelo es profundo, con mayor cantidad de materia orgánica y se usó riego por goteo, además de que en cada sitio la siembra se hizo en estación y años diferentes.

El efecto localidad x padres fue significativo ($P \leq 0.05$) en rendimiento total de fruto, número de frutos por planta, días a inicio de cosecha, altura de planta y longitud de fruto, lo que implica que el ambiente afectó el comportamiento de los padres. Según Baker (1988), en pruebas de rendimiento efectuadas en una localidad, la frecuencia y naturaleza de las interacciones debe ser apoyadas por información colectada en varios años. El efecto localidades x P vs. C también fue significativo ($P \leq 0.01$) en rendimiento total de fruto y número de frutos por planta, por lo que el efecto ambiental debió haber influido en la heterosis registrada de ambas variables.

Las medias de progenitores y sus cruzas se muestran en el Cuadro 2. En rendimiento total de fruto, el progenitor P7 y las cruzas P2 x P3, P2 x P6, P3 x P4 y P3 x P6 resultaron superiores a la media de los progenitores y cruzas, respectivamente. En peso individual de fruto no hubo diferencias entre padres ni entre cruzas, mientras

que en número de frutos por planta sólo las cruzas P2 x P3, P2 x P6 y P3 x P4 fueron superiores al resto. Los progenitores más precoces (con menor tiempo a inicio de cosecha) fueron P3 y P7 (70.3 y 72.7 d, respectivamente), en tanto que P6 fue el progenitor más tardío con 77.2 d.

Las cruzas P2 x P7, P3 x P5, P4 x P7 y P5 x P7 fueron los híbridos más tardíos, con más de 78 d al inicio de cosecha; de las cuatro cruzas más precoces (P3 x P4, P3 x P7, P4 x P5 y P4 x P6), dos de ellas involucraron a uno de los progenitores más precoces (P3 y P7). El progenitor P4 fue el más alto (52.7 cm), y las cruzas P2 x P5, P2 x P6 y P4 x P6 también sobresalieron en altura de planta y superaron ($P \leq 0.05$) al resto de híbridos. P2 fue uno de los dos genotipos de menor altura, y en dos de sus cruzas con otros progenitores (P5 y P6) manifestó el mayor vigor

híbrido (fueron las más altas). Estos resultados sugieren que para este tipo de chile, una mayor altura de planta no implica necesariamente mayor rendimiento de fruto. En mejoramiento genético la altura de planta adquiere relevancia al considerar el tipo de manejo al que será sometido; así, las plantas compactas y de porte mediano son idóneas para el cultivo en campo, mientras que para el cultivo en invernaderos las plantas altas o con hábito de crecimiento indeterminado serían óptimas (Greenleaf, 1986).

El progenitor P6 produjo los frutos de mayor tamaño (longitud y diámetro), aunque P1 y P4 fueron superiores en longitud de fruto, con respecto al promedio de progenitores. En cuanto a cruzas, solamente P1 x P3 fue superior a la media general para diámetro de fruto, lo cual indica poca variación del tamaño de fruto en las cruzas.

Cuadro 2. Comparación de medias para los caracteres evaluados en padres y cruzas de chile 'Dulce', en dos localidades de Yucatán.

Padres y cruzas	Rendimiento de fruto (g/planta)	Peso individual del fruto (g)	Núm. de frutos por planta	Días a inicio de cosecha	Altura de planta (cm)	Longitud de fruto (mm)	Diámetro de fruto (mm)
P1	262.0	32.6	7.8	75.0	47.7	56.6 †	56.5
P2	201.3	30.3	6.6	75.0	43.0	52.5	56.7
P3	239.1	29.7	8.0	70.3	43.5	52.9	57.4
P4	259.7	35.8	7.3	75.0	52.7 †	58.6 †	55.7
P5	198.0	34.1	5.8	76.2	47.5	55.3	58.7
P6	256.0	32.7	8.0	77.2 †	48.0	57.0 †	61.6 †
P7	295.2 †	35.9	8.3	72.7	43.0	54.2	58.0
P1xP2	233.0	34.0	6.8	78.3	44.8	54.6	59.6
P1xP3	268.3	33.1	8.1	76.2	49.2	52.1	62.3 †
P1xP4	247.3	37.2	6.8	72.7	46.2	57.6	59.5
P1xP5	236.0	36.4	6.7	72.7	47.7	51.7	61.0
P1xP6	204.0	35.7	5.8	76.3	49.3	57.1	57.3
P1xP7	290.4	37.7	7.5	75.0	48.8	53.7	59.1
P2xP3	406.2 †	33.5	12.2 †	72.5	48.2	52.4	57.1
P2xP4	284.7	33.3	8.4	73.8	46.12	57.2	60.6
P2xP5	228.6	36.6	6.3	77.2 †	52.8 †	57.5	59.7
P2xP6	335.3 †	35.0	9.6 †	73.0	53.5 †	55.6	58.6
P2xP7	214.5	38.2	6.1	78.5 †	46.0	55.4	59.5
P3xP4	360.4 †	32.0	11.6 †	70.0	47.0	50.4	56.6
P3xP5	198.3	32.1	6.3	78.5 †	43.5	49.8	58.0
P3xP6	323.6 †	35.3	9.4	68.0	51.7	53.2	58.3
P3xP7	248.4	31.6	7.9	71.5	44.8	52.0	57.3
P4xP5	251.0	37.0	7.0	71.5	45.7	54.1	55.5
P4xP6	272.5	34.0	8.2	71.5	53.7 †	55.9	58.0
P4xP7	279.6	33.6	8.3	80.7 †	44.0	56.56	55.7
P5xP6	237.2	35.4	6.8	75.0	47.7	53.7	57.3
P5xP7	228.0	35.2	6.6	79.5 †	48.5	54.5	57.6
P6xP7	244.6	35.8	7.9	75.3	49.2	55.0	57.3
Mg	260.8	34.4	7.7	74.6	47.6	54.5	58.2
Mp	244.5	33.0	7.4	74.4	46.5	55.3	57.8
Mc	266.3	34.9	7.8	74.7	48.0	54.2	58.4

Mg = media general; Mp = media de padres; Mc = media de cruzas. †Mayor que $\mu + 2\sigma$.

Cuadro 3. Aptitud combinatoria general y específica (ACG y ACE) y heterosis (%) en siete variables de chile ‘Dulce’ estudiadas en dos localidades de Yucatán.

Padre o cruza	Rendimiento		Peso de fruto		Núm. frutos/planta		Días a cosecha		Altura de planta		Longitud de fruto		Diámetro de fruto	
	ACG		ACG	H	ACG	H	ACG	H	ACG	H	ACG	H	ACG	H
	o ACE	H (%)	o ACE	H (%)	o ACE	H (%)	o ACE	H (%)	o ACE	H (%)	o ACE	H (%)	o ACE	H (%)
P1	-23.7		1.0		-1.0		0.7		-0.4		0.2		1.7	
P2	20.9		0.2		0.5		1.1		0.7		1.4		1.0	
P3	41.5		-2.4		1.7		-2.2		-0.8		-3.2		-0.1	
P4	19.6		-0.4		0.7		-1.5		-1.1		1.2		-0.9	
P5	-43.7		0.7		-1.4		1.3		-0.5		-0.9		-0.2	
P6	3.9		0.4		0.1		-1.7		3.4		1.0		-0.7	
P7	-18.4		0.6		-0.5		2.5		-1.4		0.3		-0.7	
P1xP2	-30.4	0.6	-2.1	8.2	-0.5	-5.5	1.9	4.4	-3.4	-1.1	-1.3	0.0	-1.5	5.3
P1xP3	-15.8	7.1	-0.4	6.2	-0.3	3.0	3.1	4.8	2.3	7.9	0.7	-4.9	2.4	9.6*
P1xP4	-14.8	-5.2	1.8	8.6	-0.7	-10.5	-1.1	-3.1	-0.3	-8.0	1.9	0.0	0.3	6.0
P1xP5	37.2	2.6	-0.1	9.1	1.3	-2.5	-3.9	-3.9	0.5	0.2	-1.9	-7.6	1.1	5.8
P1xP6	-42.4	-21.2	-0.5	9.2	-1.1	-27.4	2.8	0.3	-1.6	3.1	1.6	0.5	-2.1	-3.0
P1xP7	66.3	4.2	1.3	10.0	1.3	-6.8	-2.8	1.6	2.6	7.7	-1.1	-3.1	-0.2	3.2
P2xP3	77.5	84.5**	0.7	11.6	2.2	67.4**	-1.0	-0.2	0.2	11.4	-0.1	-0.6	-2.1	0.1
P2xP4	-22.1	23.5	-1.4	0.7	-0.6	21.2	-0.4	-1.6	-1.4	-3.5	0.3	3.0	2.1	7.7
P2xP5	-14.9	14.5	0.8	13.5	-0.6	1.1	0.1	2.1	4.6	16.8*	2.7	6.7	0.6	3.3
P2xP6	44.2	46.7**	-0.5	11.0	1.2	31.9*	-1.0	-4.1	1.4	17.6*	-1.0	1.6	-0.1	-1.0
P2xP7	-54.3	-13.6	2.5	15.5	-1.7	-18.1	0.2	6.3	-1.3	7.0	-0.6	3.8	0.9	3.8
P3xP4	33.0	44.5**	-0.1	-2.3	1.4	51.2**	-0.9	-3.7	0.8	-2.3	-2.0	-9.7*	-0.8	0.1
P3xP5	-65.7	-9.2	-1.1	0.4	-1.8	-8.5	4.8	7.2	-3.3	-4.4	-0.4	-7.9	0.0	-0.1
P3xP6	11.9	30.8*	2.4	13.0	-0.3	16.7	-2.7	-7.8*	1.0	12.9	1.1	-3.2	0.7	-2.0
P3xP7	-40.9	-7.0	-1.5	-3.8	-1.1	-3.0	-3.4	0.0	-1.1	3.7	0.6	-2.9	-0.2	-0.7
P4xP5	8.9	9.7	1.9	5.7	-0.0	6.4	-2.9	-5.4	-0.8	-8.8	-0.5	-5.1	-1.7	-3.0
P4xP6	-17.2	5.7	-0.8	-0.7	-0.4	6.7	0.1	-6.0*	3.4	6.6	-0.6	-3.4	1.2	-1.2
P4xP7	12.2	0.8	-1.4	-6.4	0.3	6.6	5.0	9.3*	-1.6	-8.0	0.8	0.3	-1.0	-2.0
P5xP6	10.7	4.5	-0.5	6.0	0.3	-2.5	0.8	-2.2	-3.3	-0.2	-0.7	-4.4	-0.1	-4.8
P5xP7	23.9	-7.5	-0.9	0.4	0.8	-6.2	1.0	6.8	2.3	7.2	0.8	-0.6	0.2	-1.3
P6xP7	-7.2	-11.3	0.0	4.5	0.4	-3.6	-0.1	0.6	-0.9	8.1	-0.5	-1.2	0.3	-4.2
ES gi-gj	8.8		0.6		0.3		0.6		0.7		0.5		0.6	
ES sij-sjj	25.6		1.7		0.8		1.7		2.0		1.4		1.6	

** significativo ($P \leq 0.01$), * significativo ($P \leq 0.05$). ACG se refiere a progenitores, y ACE a las cruza; ES gi-gj = error estándar de una diferencia de medias de padres; H = heterosis; ES sij-sjj = error estándar de los efectos de ACE.

Los valores estimados de las aptitudes combinatorias general (ACG) y específica (ACE) se presentan en el Cuadro 3. Para ACG en rendimiento total de fruto, los progenitores P2, P3 y P4 presentaron los valores más altos y positivos, con 20.9, 41.5 y 19.6 g/planta, respectivamente. Según Zewdie y Bosland (2000), los valores positivos de ACG pueden ser interpretados como una manifestación de la variabilidad presente en los progenitores, que puede ser transmitida a su progenie. Al estudiar el contenido de capsaicina en los progenitores de *Capsicum pubescens* R. & P., esos mismos autores encontraron que los progenitores con valores negativos de ACG transmitieron a sus cruzas una baja capacidad para producir capsaicina. Según Lippert (1975) y Zewdie *et al.* (2000), con base en la ACG de los padres se puede predecir la contribución que cada uno de ellos hará a su progenie. Esto permitiría seleccionar plantas que combinen las características superiores de los progenitores, así como predecir las cruzas con mayor potencial. Por su parte, Ahmed *et al.* (1997) y Zewdie y Bosland (2000) señalaron que con buenos valores de ACG y ACE de padres y sus cruzas, se pueden definir los métodos de mejoramiento más apropiados para aprovechar alelos favorables.

Respecto a los efectos de aptitud combinatoria específica (Cuadro 3), para rendimiento de fruto las mejores cruzas fueron P2 x P3, P1 x P7, P2 x P6, P1 x P5 y P3 x P4, con valores de 77.5, 66.3, 44.2, 37.2 y 33.0 g/planta, respectivamente. Las cruzas P2 x P3, P2 x P6 y P3 x P4 presentaron los valores más altos y positivos de heterosis, las cuales fueron diferentes de cero ($P \leq 0.01$) para rendimiento, mientras que las cruzas con efectos negativos fueron P3 x P5 (-65.7 %), P2 x P7 (-54.3 %), P1 x P6 (-42.4 %) y P3 x P7 (-40.9 %). Kumar y Lal (2001) encontraron que la heterosis varió para rendimiento de fruto fresco por planta, longitud de fruto y altura de planta. Según Han *et al.* (1991), los valores bajos o negativos de heterosis podrían deberse a insuficiente diversidad genética entre las poblaciones y a mayor variabilidad genética dentro de poblaciones.

Se puede afirmar entonces que no se puede generalizar que al cruzar un progenitor de bajo valor de ACG con otro de alto efecto de ACG se obtendrá un híbrido con una buena respuesta de ACE, pero se puede afirmar que si el efecto de ACG de un progenitor es negativo la ACE de sus cruzas será negativa, o positiva de magnitud pequeña. También se infiere que al cruzar entre sí a progenitores con buena ACG, la progenie manifiesta una ACE alta (por ejemplo P3 x P4), aunque algunas cruzas entre un progenitor con alto valor de ACG y uno de mediana ACG puede combinar mejor y producir híbridos con efectos más altos de ACE; tal es el caso de P2 x P3,

que fue la craza con la mayor ACE (77.5) y con el mayor efecto de heterosis (84.5 %).

Las variables rendimiento de fruto, número de frutos por planta y peso individual del fruto, mostraron los efectos de heterosis más altos (Cuadro 3). Por tanto, estos caracteres podrían ser mejorados más eficientemente mediante métodos de mejoramiento genético que exploten los efectos de acción génica no aditiva, como la hibridación. Para días a inicio de cosecha, altura de planta, longitud y diámetro de fruto, los valores de heterosis fueron pequeños, por lo que para estas variables se podría aplicar métodos de endocría y selección para su mejoramiento (Martínez *et al.*, 2005).

CONCLUSIONES

Las poblaciones progenitoras P3, P4 y P2 de Chile 'Dulce' sobresalieron por tener valores positivos y altos de ACG. P2 y P3 estuvieron involucrados en las mejores cuatro cruzas (P2 x P3, P3 x P4, P2 x P6 y P3 x P6) para rendimiento de fruto y número de frutos por planta, con altos efectos de ACE y heterosis. En estas características la hibridación sería el método de mejoramiento más indicado. En cambio, longitud y diámetro de fruto (tamaño de fruto), altura de planta, peso de fruto y días a inicio de cosecha, podrían ser mejoradas por métodos de endocría y selección.

BIBLIOGRAFÍA

- Ahmed N, S H Khan, M I Tanki (1997) Combining ability analysis for fruit yield and its component characters in sweet pepper (*Capsicum annuum* L.). *Capsicum Eggplant Newslet.* 16:27-75.
- Antuna G O, F Rincón S, E Gutiérrez del R, N A Ruíz T, L Bustamante G (2003) Componentes genéticos de caracteres agronómicos y de calidad fisiológica de semillas de líneas de maíz. *Rev. Fitotec. Mex.* 26:11-17.
- Baker R J (1988) Analysis of genotype-environmental interactions in crops. *Anim. Plant Sci.* 1:1-4.
- Ben-Chaim A, I Paran (2000) Genetic analysis of quantitative traits in pepper (*Capsicum annuum*). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 125:66-70.
- Blank A F, W R Maluf (1997) Gene action and early testing for combining ability in sweet peppers (*Capsicum annuum* L.). *J. Genet. Breed.* 51:319-324.
- Castañón N G, L Latournerie M, M Mendoza E (2005) Macro de SAS-IML para analizar los diseños II y IV de Griffing. *Univ. Ciencia* 21:27-35.
- Cruz-Pérez A B, V A González-Hernández, R M Soto-Hernández, M A Gutiérrez-Espinosa, A A Gardea-Béjar, M Pérez-Grajales (2007) Capsaicinoides, vitamina C y heterosis durante el desarrollo del fruto de Chile manzano. *Agrociencia* 41:627-635.
- De Souza J A, W R Maluf (2003) Diallel analysis and estimation of genetic parameters of hot pepper (*Capsicum chinense* Jacq.). *Sci. Agric.* 60:105-113.
- Duch G J (1988) La Conformación Territorial del Estado de Yucatán. Los Componentes del Medio Físico. Universidad Autónoma de Chapingo. Centro Regional de la Península de Yucatán. 427 p.

- Echandi G C R (2005)** Estabilidad fenotípica del rendimiento y adaptación en líneas de chile jalapeño (*Capsicum annuum* L.) durante la época lluviosa en Costa Rica. Agron. Costarricense 29: 27-44.
- Falconer D S (1996)** Introducción a la Genética Cuantitativa. 4a ed. Ed. ACRIBIA. Zaragoza, España. 469 p.
- Gomide M L, W R Maluf, A A Gomes L (2003)** Heterose e capacidade combinatória de linhagens de pimentão (*Capsicum annuum* L.). Ciênc. Agrotec. Lavras 27:1007-1015.
- Greenleaf H W (1986)** Pepper breeding. In: Breeding Vegetable Crops. M J Basset (ed). AVI Publishing Company. University of Florida. Gainesville, Florida, USA. pp:67-134.
- Griffing B (1956)** Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. Biol. Sci. 9:436-493.
- Hallauer A R, J B Miranda F (1988)** Quantitative Genetics in Maize Breeding. 2nd ed. Iowa State University Press. Ames, Iowa. pp:60-62.
- Han G C, S K Vasal, D L Beck, E Elias (1991)** Combining ability of inbred lines derived from CIMMYT maize (*Zea mays* L.) germoplasm. Maydica 36:57-67.
- Jinks J L (1954)** The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics 39:767-788.
- Jinks J L, B I Hayman (1953)** The analysis of diallel crosses. Maize Genet. Coop. Newslet. 27:48-54.
- Kumar R, G Lal (2001)** Expression of heterosis in hot pepper (*Capsicum annuum* L.). Capsicum Eggplant Newsletter. 20:38-41.
- Latournerie M L, J L Chávez S, M Pérez P, C F Hernández C, R Martínez V, L M Arias R, G Castañón N (2001)** Exploración de la diversidad morfológica de chiles regionales en Yucabá, Yucatán, México. Agron. Mesoam. 12:41-47.
- Lippert L F (1975)** Heterosis and combining ability in chili peppers by diallel analysis. Crop Sci. 15:323-325.
- Martínez Z G, J R A Dorantes G, M Ramírez M, A de la Rosa L, O Pozo C (2005)** Efectos genéticos y heterosis en la vida de anaquel del chile serrano. Rev. Fitotec. Mex. 28:327-332.
- Milerue N, M Nikornpun (2000)** Studies on heterosis of chili (*Capsicum annuum* L.). Kasetsart J. (Nat. Sci.) 34:190-196.
- Mishra R S, R E Lotha R, S N Mishra (1989)** Heterosis in chilli by diallel analysis. South Indian Hort. 37:179-180.
- Nandadevi N, R M Hosamani (2003)** Estimation of heterosis, combining ability and *per se* performance in summer grown chilli (*Capsicum annuum* L.) for yield and resistance to leaf curl complex. Capsicum Eggplant Newsletter. 22:59-62.
- Pérez-Grajales M, V A González-Hernández, A Peña-Lomelí, J Sahagún-Castellanos (2009)** Combining ability and heterosis for fruit yield and quality in manzano hot pepper (*Capsicum pubescens* R & P) landraces. Rev. Chapingo S. Hort. 15:47-55.
- Pozo C O, S Montes H, E Redondo J (1991)** Chile (*Capsicum* spp.). In: Avances en el Estudio de los Recursos Fitogenéticos de México. Sociedad Mexicana de Fitogenética. R Ortega P, G Palomino H, F Castillo G, V A González H, M Livera M (eds). SOMEFI. Chapingo, Texcoco, Estado de México, México. pp:217-238.
- SAGARPA, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (2008)** Anuario Estadístico de la Producción Agrícola a Nivel Estatal, Distrital y Municipal de Yucatán 2006. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. 328 p.
- Seneviratne K G S, K N Kannangara (2004)** Heterosis, heterobeltiosis and commercial heterosis for agronomic traits and yield of Chilli (*Capsicum annuum* L.). Ann. Sri Lanka Depar. Agric. 6:195-201.
- Singh D (1973)** Diallel analysis for combining ability over several environments-II. Indian J. Genet. & Plant Breed. 33:469-481.
- Soria F M de J, J M Tun S, J A Trejo R, y R Terán S (2000)** Tecnología para la Producción de Hortalizas a Cielo Abierto en la Península de Yucatán. 3er. ed. Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2. Conkal, Yucatán. 430 p.
- Sprague G F, L A Tatum (1942)** General vs specific combining ability in single crosses of corn. J. Amer. Soc. Agron. 34:923-932.
- Wani K P, N Ahmed, M I Tanki, R Narayan (2003)** Stability analysis for yield and quality characters in hot pepper (*Capsicum annuum* L.) for yield and resistance to leaf curl complex. Capsicum and Eggplant Newsletter. 22:75-78.
- Wynne J C, D A Emery, P W Rice (1970)** Combining ability estimates in *Arachis hypogaea* L. II. Field performance of F₁ hybrids. Crop Sci. 10:713-715.
- Yan W, L A Hunt (2002)** Biplot analysis of diallel data. Crop Sci. 42:21-30.
- Zewdie Y, P W Bosland (2000)** Evaluation of genotype, environment, and genotype-by-environment interaction for capsaicinoids in *Capsicum Annuum* L. Euphytica 111:185-190.
- Zewdie Y, P W Bosland, R Steiner (2000)** Combining ability and heterosis for capsaicinoids in *Capsicum pubescens*. HortScience 36:1315-1317.