

ESTIMACION DE PARAMETROS GENETICOS

EN FRESA (Fragaria spp.)

PEDRO ANTONIO DAVALOS GONZALEZ

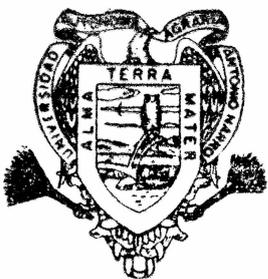
# T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS  
EN FITOMEJORAMIENTO

Universidad Autónoma Agraria  
"ANTONIO NARRO"



BIBLIOTECA



Universidad Autónoma Agraria  
Antonio Narro

PROGRAMA DE GRADUADOS

Buenavista, Saltillo, Coah.

MAYO DE 1997

Tesis elaborada bajo la supervisión del comité particular de asesoría y aprobada como requisito parcial, para optar al grado de:

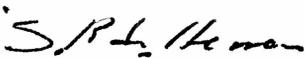
DOCTOR EN CIENCIAS  
EN FITOMEJORAMIENTO

Comité Particular

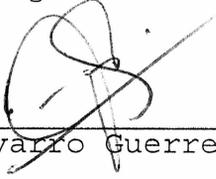
Asesor Principal:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Alfonso López Benítez

Asesor:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Sergio A. Rodríguez Herrera

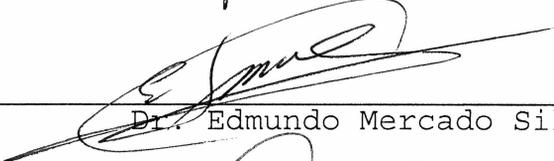
Asesor:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Enrique Navarro Guerrero

Asesor:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Salvador Pérez González

Asesor:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Edmundo Mercado Silva

Asesor:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Angel Martínez Garza

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Jesús Fuentes Rodríguez  
Subdirector de Postgrado

Buenavista, Saltillo, Coahuila. México.

Mayo de 1997

## AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias por su apoyo económico para realizar mis estudios de doctorado.

A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro por haberme brindado la oportunidad de realizar estudios de postgrado, por la beca otorgada durante mi estancia y por el financiamiento del proyecto de investigación.

A mi Comité Particular de Tesis, integrado por el C. Dr. Alfonso López Benítez, Dr. Sergio Rodríguez Herrera, Dr. Enrique Navarro Guerrero, Dr. Salvador Pérez González, Dr. Edmundo Mercado Silva y Dr. Angel Martínez Garza por sus valiosas contribuciones para el desarrollo de la investigación. Pero sobre todo por su amistad.

Al M.C. Angel Mastache Lagunes, estudiante de doctorado del Centro de Estadística y Cálculo del Colegio de Postgraduados, un especial reconocimiento por su paciencia para efectuar los análisis estadísticos.

Al M.C. Carlos Mejía A. encargado del departamento de Cómputo del Campo Experimental Bajío, por su ayuda desinteresada para la captura de los datos.

Al señor Miguel Murillo, productor de fresas de Irapuato, Gto., agricultor cooperante de muchos años para el programa de fresa del INIFAP, por haberme facilitado el lote para establecer los ensayos.

A los trabajadores de campo que colaboraron en esta investigación, especialmente al señor Trinidad Vargas Ramos por su diligencia y esmero diarios.

A mis hijos y esposa, quienes me auxiliaron en el tedioso trabajo de pesar y clasificar el rendimiento de fresa.

A todos aquellos que de alguna manera colaboraron para hacer posible esta investigación, que involuntariamente pude no haber recordado su participación.

DEDICATORIA

Al querido viejo, por todas sus enseñanzas que aun me acompañan. Mi padre:

Ausencio Dávalos Ortiz (QEPD).

A mi madre y hermanos:

por sus estímulos para continuar estudiando.

A mi esposa:

María Isabel, por su ternura y amor.

A mis hijos:

Rocío Vanesa, Pedro Antonio y Fernando Alberto.

...El papel del mejorador, no es elaborar modelos estadísticos del más intrincado refinamiento, sino acelerar la evolución de plantas y animales, en la dirección que nos beneficien.

G.E. Dickerson.

COMPENDIO

ESTIMACION DE PARAMETROS GENETICOS EN FRESA (Fragaria spp.).

POR

PEDRO ANTONIO DAVALOS GONZALEZ

DOCTORADO  
FITOMEJORAMIENTO

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA ANTONIO NARRO  
BUENAVISTA, SALTILLO, COAHUILA. MAYO DE 1997.

Dr. Alfonso López Benítez -Asesor-

Palabras claves: Fragaria x ananassa, Fragaria  
chiloensis, híbridos intraespecíficos,  
híbridos interespecíficos, genética  
cuantitativa, ACG, ACE,  $h^2$ ,  $H^2$ , herencia  
citoplásmica.

Esta investigación, se realizó en Irapuato, Gto., de  
1994 a 1996, usando 98 familias de hermanos completos,  
formadas por híbridos intra e interespecíficos, derivados de  
31 progenitores de California, Florida y selecciones locales.

La finalidad fue determinar las componentes de  
varianza genética, y estimar la heredabilidad en sentido

estrecho y amplio, para caracteres de rendimiento por categorías, número de frutos, peso medio por categorías, firmeza de fruto y dos variables morfológicas.

Los análisis de varianza de los ocho experimentos, arrojaron significancia estadística para Aptitud combinatoria General (ACG), Aptitud Combinatoria Específica (ACE), efectos maternos y recíprocos para las variables mencionadas. Sin embargo, la significancia de las variables, mostró inconsistencia entre los experimentos, lo que fue atribuido al manejo en vivero de las progenies. La causa probable de ello fue la amplia incidencia de Fusarium oxysporum y de virus en las familias propagadas en Irapuato, Gto., que redujeron su rendimiento en 43 por ciento, en comparación con las que se multiplicaron asexualmente en vivero foráneo.

Los híbridos interespecíficos, obtuvieron mayor cantidad de parámetros genéticos significantes, que los híbridos intraespecíficos. En estos a su vez, los ensayos que incluyeron las cruzas en ambos sentidos, proporcionaron la menor cantidad de variables significantes para ACG y ACE.

Las estimaciones de heredabilidad en sendos sentidos, para el rendimiento de fruto por categorías y sus componentes del rendimiento y de las variables morfológicas, demostraron la importancia de la varianza aditiva y de dominancia sobre

el control de los mismos. La firmeza del fruto fue determinada por varianza aditiva en los híbridos intraespecíficos y por varianza de dominancia en los interespecíficos.

ABSTRACT

ESTIMATES OF GENETIC PARAMETERS IN THE  
STRAWBERRY (Fragaria spp.).

BY

PEDRO ANTONIO DAVALOS GONZALEZ

DOCTOR OF SCIENCE  
PLANT BREEDING

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA ANTONIO NARRO  
BUENAVISTA, SALTILLO, COAHUILA, MEXICO. MAY 1997

Dr. Alfonso López Benítez -Advisor-

Key words: Fragaria x ananassa, Fragaria chiloensis,  
interespecific hybrids, intraespecific  
hybrids, quantitative genetics, GCA, SCA,  $h^2$ ,  
 $H^2$ , cytoplasmic inheritance.

This research was carried out in Irapuato, Gto., from 1994-1996. Ninety eight full sib families of intraespecific and interespecific hybrids from 31 progenitors were studied. Progenitors included introductions from California, Florida and some local selections.

Main objectives were to determine the components of genetic variance and estimate the heritability in narrow and

broad sense for fruit yield, number of fruits, average weight per categories, fruit firmness and two more morphological variables.

Analysis of variance of the eight experiments showed statistical differences for GCA, SCA, maternal and reciprocal effects for the variables already mentioned. However, the significance of variables showed no consistence between experiments. This was attributed to the management of progenies in nursery. Probably the main reason was a high incidence of Fusarium oxysporum and virus diseases among the propagated families in Irapuato, Gto., which reduced yields in 43 per cent.

Interspecific hybrids had more statistically significant genetic parameters than intraespecific hybrids. In these, experiments tests including crosses in both ways gave a small number of significant variables for GCA and SCA.

Heritability estimates in both senses for fruit yield per categories, its yield components and morphological variables showed the importance of additive and dominance variance on control of themselves. Fruit firmness was determined by additive variance in the intraespecific hybrids and by dominance variance in interspecific hybrids.

# I N D I C E   D E   C O N T E N I D O

Página

INDICE DE CUADROS.....	XV
INTRODUCCION.....	1
REVISION DE LITERATURA.....	5
Respuesta al Fotoperíodo y Temperatura.....	5
Especies de Fresa y Nivel de Ploidía.....	6
Estudios Citogenéticos y Meiosis en Especies Octaploides.....	9
Origen de la Fresa Cultivada.....	10
Herencia Cuantitativa en Fresa.....	13
Caracteres Relacionados con la Planta....	13
Rendimiento.....	13
Número de Frutos.....	16
Caracteres Morfológicos.....	17
Caracteres Relacionados con Calidad del Fruto.....	19
Tamaño.....	19
Firmeza.....	21
Estudios de Herencia Materna.....	24

Estimación de Heredabilidad. Métodos	
Estadísticos.....	25
Progenie-Progenitor.....	28
Progenie-Progenitor Medio.....	30
Componentes de Varianza.....	31
Causas que Afectan la Heredabilidad.....	33
Interacción Genotipo-Ambiente.....	33
Sistema de Plantación.....	34
Selección Indirecta.....	36
Unidad de Selección.....	38
Diseños Genéticos.....	39
Progenies Biparentales.....	40
Policruzas.....	40
Diseños Dialélicos de Griffing.....	41
Diseños Dialélicos Parciales.....	43
Diseños de Carolina del Norte.....	44
Diseños de Cruzas Triples y Dobles.....	47
Estimación de Correlaciones Genotípicas y Fenotípicas.....	47
MATERIALES Y METODOS.....	50
Progenitores.....	50
Hibridación y Formación de Progenies.....	50
Vivero y Manejo de Progenies.....	52
Trasplante de Progenies y Manejo hasta Producción.....	54

Diseño Genético y Diseño Experimental.....	56
Parámetros Genéticos Evaluados.....	58
Rendimiento.....	59
Número de Frutos.....	60
Peso Medio.....	60
Otras Variables.....	61
Análisis Estadísticos.....	62
Modelos Estadísticos.....	64
Componentes de Varianza y Heredabilidad.....	66
RESULTADOS.....	68
Rendimiento de Fruto Grande por Períodos.....	70
Rendimiento de Fruto por Períodos.....	79
Número de Frutos Grandes por Períodos.....	80
Número Total de Frutos por Períodos.....	81
Peso Medio del Fruto Grande por Períodos.....	82
Peso Medio del Fruto por Períodos.....	83
Firmeza de Fruto.....	84
Caracteres Morfológicos.....	84
DISCUSION.....	86
CONCLUSIONES.....	101
RESUMEN.....	104
LITERATURA CITADA.....	106
APENDICE.....	116

# INDICE DE CUADROS

Cuadro No.	Página
2.1	Especies de <u>Fragaria</u> reportadas en el mundo y su distribución geográfica .....7
3.1	Nomenclatura y características de los experimentos, donde se evaluaron familias de hermanos completos (FHC) de híbridos intra e interespecíficos para varios parámetros genéticos en Irapuato, Gto. 1995-1996.....58
4.1	Rendimiento medio de fruto por experimento, épocas de producción, categorías y peso medio. Irapuato, Gto. 1995-1996.....69
4.2	Efecto del sistema de propagación de la plántula de fresa, sobre el rendimiento medio de fruto, épocas de producción, categorías y peso medio. Irapuato, Gto. 1995-1996.....69

4.3            Resultados de los análisis de varianza  
y resumen de cuadrados medios para el  
experimento 1. Irapuato, Gto.  
1995-1996.....71

4.4.           Resultados de los análisis de varianza  
y resumen de cuadrados medios para el  
experimento 2. Irapuato, Gto.  
1995-1996.....72

4.5            Resultados de los análisis de varianza  
y resumen de cuadrados medios para el  
experimento 3. Irapuato, Gto.  
1995-1996.....73

4.6            Resultados de los análisis de varianza  
y resumen de cuadrados medios para el  
experimento 4. Irapuato, Gto.  
1995-1996.....73

4.7            Resultados de los análisis de varianza  
y resumen de cuadrados medios para el  
experimento 5. Irapuato, Gto.  
1995-1996.....74

4.8	Resultados de los análisis de varianza y resumen de cuadrados medios para el experimento 6. Irapuato, Gto. 1995-1996.....	75
4.9	Resultados de los análisis de varianza y resumen de cuadrados medios para el experimento 7. Irapuato, Gto. 1995-1996.....	75
4.10	Resultados de los análisis de varianza y resumen de cuadrados medios para el experimento 8. Irapuato, Gto. 1995-1996.....	76
4.11	Componentes de varianza genética con significancia estadística por experimento. Irapuato, Gto. 1995-1996.....	76
4.12	Heredabilidad registrada en sentido estrecho y amplio, en ocho experimentos, para el rendimiento de fruto por categorías y épocas de producción. Irapuato, Gto. 1995-1996.....	77

- 4.13 Heredabilidad registrada en sentido estrecho y amplio, en ocho experimentos, para el número de frutos por categorías y épocas de producción. Irapuato, Gto. 1995-1996.....77
- 4.14 Heredabilidad registrada en sentido estrecho y amplio, en ocho experimentos, para el peso medio del fruto por categorías y épocas de producción. Irapuato, Gto. 1995-1996.....78
- 4.15 Heredabilidad registrada en sentido estrecho y amplio para firmeza de fruto y caracteres morfológicos. Irapuato, Gto. 1995-1996.....78

## INTRODUCCION

La fresa se cultiva en México desde 1885. Su expansión surgió después de 1945, debido a la necesidad del mercado norteamericano, de disponer de fruto fresco en invierno. En la actualidad se siembran 5000 hectáreas anualmente, con una producción superior a 100,000 toneladas; exportándose el 30 por ciento como fresa fresca y congelada (Dávalos et al., 1992b).

Durante la última década los rendimientos de fresa en la región de Zamora, Mich., e Irapuato, Gto., que constituyen las principales zonas productoras del país, fueron de 20 y 15 t ha<sup>-1</sup> respectivamente. Los mismos, virtualmente permanecieron estáticos en relación a décadas anteriores. Las causas de esa baja productividad son debidas a un conjunto de problemas de orden técnico; además de la falta de planeación para la producción y comercialización lo que ocasiona incertidumbre en la rentabilidad del cultivo.

Entre los problemas de carácter técnico, una limitante seria para incrementar la productividad, ha sido el uso de cultivares extranjeros pobremente adaptados al Bajío,

y altamente susceptibles a pudriciones de raíz y corona por Fusarium oxysporum f. sp. fragariae (Dávalos, 1990).

Por su importancia socioeconómica, ya que es uno de los productos que compiten ventajosamente en el mercado internacional, el INIFAP (Dávalos, 1992a) ha destacado la trascendencia del mejoramiento genético en fresa, como una estrategia que permitiría aprovechar su potencial de "El Bajío".

Así, podrían obtenerse genotipos menos dependientes del uso de pesticidas y que presentaran algunas de las siguientes características:

cultivares precoces, con alto potencial de rendimiento y calidad, de día corto o neutro, resistentes a Fusarium oxysporum, etc.

Para lograr lo anterior, el programa de fresa del INIFAP en su evaluación sistemática del germoplasma de Estados Unidos y Canadá, ha identificado más de 30 genotipos que incluyen tanto cultivares de fresa como clones silvestres de Fragaria chiloensis con diferentes cualidades para servir de progenitores en el mejoramiento genético (Dávalos, 1990; 1992a).

Sin embargo, a fin de conocer el potencial del germoplasma y su utilidad, es necesario cuantificar y caracterizar la variabilidad genética existente para los caracteres a mejorar. Por ello, los objetivos generales del presente trabajo son los siguientes:

- a. Estudiar y cuantificar la variabilidad genética existente en híbridos intraespecíficos e interespecíficos de fresa para ciertos caracteres de rendimiento y calidad.
- b. Estudiar la influencia del sistema de plantación de las progenies sobre las estimaciones de heredabilidad.
- c. Generar una primera aproximación para hacer más eficiente la metodología de mejoramiento genético en fresa.

#### Objetivos Específicos

- a. Estimar la magnitud de los componentes de varianza genéticos: aditiva y dominante.

b. Determinar, si la variación genética existente es debida a genes nucleares o si también existe herencia materna.

c. Estimar la heredabilidad en sentido estrecho y amplio para un grupo de parámetros genéticos de rendimiento y calidad así como de algunos caracteres morfológicos.

d. Determinar bajo que sistema de plantación se logran mejores estimaciones de la heredabilidad en sentido estrecho.

## HIPOTESIS

La colección de cultivares y clones de fresa a estudiar, son una muestra al azar de la población, por lo que la estimación de los componentes de varianza, nos indicará la magnitud de la varianza genética aditiva y dominante presente en la población.

## REVISION DE LITERATURA

### Respuesta al Fotoperíodo y Temperatura

La fresa es una planta cuya fisiología es altamente sensible al medio ambiente. En los cultivares de día "corto", la presencia del estado reproductivo o el vegetativo es consecuencia de ciertos estímulos del fotoperíodo y temperatura.

Las investigaciones efectuadas por Darrow (1937) permitieron demostrar, que la adaptación geográfica y regional de los cultivares de día corto, es determinada por el fotoperíodo y temperatura. Las conclusiones de esas investigaciones sirvieron para establecer que:

a. Días cortos (10 horas o menos) y temperaturas relativamente bajas (entre 15 y 20° C) inducen la diferenciación floral y fructificación.

b. Días largos y temperaturas de 20° C o superiores estimulan la emisión de estolones.

c. Los fotoperíodos largos pueden ser anulados por temperaturas bajas y en consecuencia inducir la floración.

d. Los cultivares de día corto del norte de Estados Unidos tienen mayores requerimientos de horas-frío y fotoperíodo que los cultivares del sur del mismo país.

#### Especies de Fresa y Nivel de Ploidía

La fresa está clasificada dentro de la familia de las rosáceas subfamilia rosoidea y del género Fragaria. Comprende por lo menos 17 especies actualmente reconocidas, de las cuales Fragaria vesca es la de mayor distribución mundial. En forma natural se encuentran diferentes niveles de ploidía, desde 2x hasta 8x con un número básico de siete cromosomas (Cuadro 2.1) (Arulsekhar y Bringham, 1983; Hancock, 1990; 1992). Fragaria vesca es probablemente la especie más antigua de las descritas actualmente. Datos paleontológicos, estiman su aparición hace 50 millones de años, (Longley, 1926; Scott, 1951).

La determinación del número cromosómico de las especies de Fragaria fue iniciado por Ichijima (1926) y Longley (1926). Posteriormente continuado por Bringham y

Cuadro 2.1 Especies de Fragaria reportadas en el mundo y su distribución geográfica.

Espece	Ploidía	Localización
<u>F. vesca</u> L.	2x	Amer. Europa y N. de Asia.
<u>F. viridis</u> Duch.	2x	Europa y Este de Asia.
<u>F. nilgerrensis</u> * schlect.	2x	Sureste de Asia.
<u>F. daltoniana</u> J. Gay	2x	Himalaya.
<u>F. nubicola</u> Lindl.	2x	Himalaya.
<u>F. iinumae</u> Makino	2x	Japón.
<u>F. yesoensis</u> Hara.	2x	Japón.
<u>F. nipponica</u> Lindl.	2x	Japon.
<u>F. orientalis</u> Losinsk	4x	Norte de Asia.
<u>F. moupinensis</u> (French.)	4x	Sureste de china.
<u>F. corymbose</u> Losinsk	4x	Asia.
<u>F. bringhurstii</u>	5x	Costa de California, E.U.
<u>F. moschata</u> Duch.	6x	Norte de Europa.
<u>F. chiloensis</u> (L) Duch.	8x	Costa del Pacífico en Norteamerica, Chile, Hawai.
<u>F. virginiana</u> Duch.	8x	Centro y este de norteamerica.
<u>F. iturupensis</u> Staudt	8x	Japón
<u>F. x ananassa</u> Duch.	8x	Costa del pacífico en Norteamerica.

Hancock, 1990.

\* Reproductivamente aislada de otras especies (Arulsekhar y Bringhurst, 1983).

Gill (1970); Bringhurst y Khan (1967); Bringhurst y Senanayake (1966); Ibrahim et al., (1981); Powers (1944); y Scott (1951). Esto permitió agruparlas por su número

cromosómico (Cuadro 2.1).

Recientemente, Arulsekhar y Bringhurst (1983) y Arulsekhar et al., (1981), caracterizaron las especies mencionadas excepto las tetraploides, en base a un estudio de electroforesis, donde se analizó la segregación de las isozimas glucosa fosfata isomerasa (GPI) y LAP.

La hibridación entre las especies diploides, excepto F. nilgerrensis schlecht., y los otros poliploides (tetra, hexa y octaploide) es relativamente fácil (Bringhurst y Voth, 1984). Aún cuando el cruzamiento entre diferentes niveles de ploidía ocasiona un desbalance cromosómico y cierto grado de esterilidad. Por ello la transferencia de genes de niveles inferiores, a los octaploides, debe ser indirecta (Scott, 1951).

Las especies octaploides por mucho, han sido las más estudiadas debido a su importancia en el mejoramiento genético. Presentan bastante diversidad y la combinación de caracteres que están ausentes en niveles inferiores de ploidía (Bringhurst y Voth, 1984). Scott, desde 1951 puntualizó la posibilidad del mejoramiento genético en fresas decaploides. Aquí podrían aprovecharse los genomas de F. vesca mismos que portan genes determinantes de mejor calidad de fruto. A las mismas conclusiones han llegado recientemente

Ahmadi y Bringhurst (1992).

### Estudios Citogenéticos y Meiosis en Especies Octaploides.

El conteo de cromosomas en fresa se ha realizado para propósitos de clasificación botánica y filogenética. Con el último objetivo Ellis (1962); Fedorova (1946); Ichijima (1926) y Yarnell (1931) hicieron estudios para establecer la relación filogenética entre especies octaploides ( $2n=8x=56$ ) y diploides ( $2n=2x=14$ ). Fedorova (1946) propuso que la fórmula genómica de las especies octaploides era AABBBBCC.

Posteriormente, Senanayake y Bringhurst (1967) en base a análisis citogenético de híbridos interespecíficos penta y hexaploides, derivados de especies octaploides y diploides. De las octaploides F. chilensis y F. virginiana, y de un pentaploide intergenérico de F. chilensis x Potentilla glandulosa concluyeron que la fórmula genómica de Fedorova debería ser modificada a AAA'A'BBBB, en razón de que había cierta homología entre los genomios AA y CC propuesta por Fedorova.

En la actualidad, basándose en evidencia de estudios con isozimas, como la PGI que demostró la "diploidización" de las especies octaploides, Bringhurst (1990) afirmó que la fórmula genómica debía reconsiderarse y propuso que sea

AAA'A'BBB'B'.

Los estudios citogenéticos en cromosomas meióticos de especies octaploides, han revelado que el apareamiento de los cromosomas es normal, es decir forma bivalentes (Ibrahim et al., 1981; Powers, 1944) y no se han detectado multivalentes como lo indicaron Mok y Evans (1971). Por su parte, Ibrahim et al., (1981) observaron pseudomultivalentes, debido a la agregación de bivalentes, pero no a su apareamiento, en cuyo caso formarían anillos o cadenas.

Los descubrimientos anteriores apoyan la hipótesis que la fresa octaploide es un autoalopoliploide, y que aun cuando tiene sus genomios repetidos, estos solo se aparean con sus homólogos, por lo que su comportamiento en la meiosis es semejante a los diploides; de aquí el término "diploidización". (Arulsekhar y Bringhurst, 1983; Bringhurst, 1990; Bringhurst y Voth, 1984; Ibrahim et al., 1981; Powers, 1944).

#### Origen de la Fresa Cultivada

Los cultivares de fresa modernos, descienden de la hibridación entre las especies Fragaria chiloensis y Fragaria virginiana, efectuada accidentalmente en Europa en el siglo XVII. Poseen el mismo nivel cromosómico ( $2n = 8x = 56$ ) y no

existe incompatibilidad genética, por lo tanto, la descendencia es totalmente fértil (Darrow, 1966; Galleta et al., 1981; Galleta y Maas, 1990; Scott y Lawrence, 1975).

En opinión de Bringhurst y Voth (1982) en ese nivel de ploidía a evolucionado el grupo de genes que, organizado, concentrado y conservado de tal manera, hace posible que el mejoramiento genético para cultivares de fruto grande, sea relativamente rápido.

Ambas especies, en sus habitats naturales exhiben una alta diversidad genética (Bringhurst y Voth, 1984; Darrow, 1966; Cameron et al., 1991). Con todo eso, sólo una mínima parte de la extensa variación ha sido aprovechada en los programas de mejoramiento genético (Bringhurst y Voth, 1984).

Darrow (1966) y Maas (1984) documentaron la alta variabilidad genética encontrada en Fragaria chiloensis para resistencia a plagas (araña de dos puntos, áfidos, larvas de coleópteros) enfermedades (hongos, virus, nemátodos) y para estreses causados por factores abióticos (sequía, altas o bajas temperaturas, salinidad, etc).

Al usar como progenitor a cualquiera de las especies mencionadas, junto con los genes valiosos para los caracteres que se desean incorporar, también se acarrean genes

indeseables desde el punto de vista agronómico. Ello obliga a realizar de tres a cinco retrocruzas para recuperar genotipos con potencial para uso comercial (Bringhurst y Voth, 1984).

Según Ahmadi y Bringhurst (1991) las especies octaploides de fresa son trioicas. Lo que significa que el control del sexo es determinado por un locus, donde el alelo F (feminidad) es dominante al alelo H (hermafrodita) y al alelo M (masculinidad); y el alelo H dominante sobre M. De aquí se desprende que las hembras son heterogaméticas (F/H o F/M), las hermafroditas homo o heterogaméticas (H/H o H/M) y los machos homogaméticos (M/M).

Una vía poco explotada para enriquecer la variabilidad genética de las especies octaploides naturales, es recurriendo a las especies de fresa de niveles de ploidía inferiores a aquellas. Evans (1982a) creó una metodología para formar octaploides "sintéticos" utilizando especies con distintos números cromosómicos.

El clon Guelp S01 fue formado al cruzar F. moschata y F. nubicola. Al híbrido interespecífico se le duplicaron los cromosomas (Evans, 1982b). El clon Guelp S02 se sintetizó de dos especies diploides y una tetraploide, duplicando dos veces los cromosomas para alcanzar el nivel

octaploide (Evans, 1982c).

Las líneas sintéticas anteriores han servido para introgreder sus genes en los cultivares de fresa. Experiencias al respecto han confirmado la bondad del planteamiento. Sangiacomo y Sullivan (1994) recobraron clones de fresa con comportamiento semejante a los clones élites, en tres generaciones de cruzamientos.

Finalmente podemos resumir, que ciertamente en la fresa es más conocida la forma de propagación asexual por las ventajas obvias que ello representa al cultivarla. Pero que, en cambio, para mejoramiento genético se aprovecha la reproducción sexual para generar la variabilidad y sobre esa practicar la selección de los clones sobresalientes.

## Herencia Cuantitativa en Fresa

### Caracteres Relacionados con la Planta

#### Rendimiento

El rendimiento de fruto en un período determinado de tiempo (precoz, total) es el principal carácter económico. Es heredado cuantitativamente y de manera compleja. Es el resultado de la interacción de varios componentes del

rendimiento como son: número de frutos y tamaño de los mismos, duración del período de floración, vigor de la planta, resistencia a enfermedades, resistencia a heladas, etc., (Bringhurst y Voth, 1980; Scott y Lawrence, 1975).

La estimación de la heredabilidad del rendimiento en sentido estrecho ha sido mencionada por varios investigadores. La han calculado utilizando una gama bastante amplia de progenitores, sistemas de plantación, métodos estadísticos y regiones del mundo. Por eso no es sorprendente, que haya disparidad en los resultados encontrados. La información disponible de Hortynski, (1980); Morrow et al., (1958); Shaw et al., (1989); Spangelo et al., (1971a) y Watkins et al., (1970) reportaron que la heredabilidad para rendimiento total fue de 0.14, 0.15, 0.35, 0.18 y 0.12 respectivamente.

En Canadá, estudios conducidos por Bedard et al., (1971); Spangelo et al., (1971a) y Watkins et al., (1970) con 64 progenies derivadas de 32 progenitores, demostraron que al separar los componentes genéticos de varianza, alrededor del 50 por ciento fue varianza genética no aditiva y de ésta, una parte fue epistática. Sin embargo, debe considerarse que las progenies fueron evaluadas bajo el sistema de plantación de hileras imbricadas, donde hay alta competencia entre plantas.

A conclusiones en la misma dirección, llegó Hortynski (1980) quien afirmó, que el rendimiento de fruto es controlado tanto por genes aditivos como dominantes; y ambos tipos de herencia fueron de igual magnitud.

No obstante, Hansche et al. (1968) estimaron la heredabilidad para rendimiento precoz en 0.48. Enfatizaron que el rendimiento es controlado principalmente por genes aditivos. Pero su acción sólo se estima correctamente si las progenies se siembran con un espaciamento adecuado.

En caso contrario, al usar la plantación en hileras imbricadas para evaluar las progenies, se confunde la habilidad competitiva con el potencial de rendimiento. Lo que da lugar a conclusiones probablemente erróneas de que el rendimiento es controlado por acción génica no aditiva.

Información obtenida por Shaw et al. (1989) utilizando una población avanzada de 63 y 66 familias, generada de 18 progenitores, descendientes de la población ancestral evaluada por Hansche et al., (1968) confirmaron que el rendimiento total es controlado exclusivamente por genes aditivos.

Simpson y Sharp (1988) al estudiar familias de fresa descendientes de cruces entre cultivares de día corto y día

largo, demostraron que la Aptitud Combinatoria General fue importante para el rendimiento de fruto.

Dependiendo del tipo de acción génica presente en la población será el método de mejoramiento a usar (Shaw, 1991b; Spangelo et al., 1971b). Watkins y Spangelo (1971) propusieron la selección recurrente genotípica. Sugirieron hacer primeramente una prueba de progenies. Posteriormente sembrar una población grande de las progenies sobresalientes, seleccionando plantas individuales.

Por otro lado, Bringham y Voth (1984) al considerar que la población de progenitores de la Universidad de California mostró herencia aditiva para rendimiento, recomendaron utilizar la selección masal (selección recurrente fenotípica).

#### Número de Frutos

Es uno de los principales componentes del rendimiento. Por esta razón, en los programas de mejoramiento genético es utilizado como un criterio de selección indirecto para altos rendimientos. Sobre todo, por la facilidad de implementarlo, en etapas iniciales de selección, cuando se manejan poblaciones de 10,000 o más híbridos y solamente entre el 2 y 5 por ciento serán los

genotipos que se conservarán para la siguiente generación.

Existe poca información sobre la naturaleza de la herencia de dicho carácter. Investigadores como Hortynski (1980); Morrow et al., (1958); Spangelo et al., (1971a) y Watkins et al., (1970) estimaron su heredabilidad en sentido estrecho en 0.09, 0.19, 0.11 a 0.29 y 0.15 por ciento, respectivamente.

Spangelo et al., (1971a) y Watkins et al., (1970) al descomponer la varianza genética estimada para número de frutos detectaron, que el 50 por ciento fue varianza no aditiva. La cual fue principalmente epistática, aunque no mencionaron su magnitud.

En un estudio realizado en la India, con cultivares de Estados Unidos, India y Sudáfrica, Lal y Seth (1981) determinaron que la varianza debida a la ACG fue cinco veces superior a la ACE en las progenies  $F_1$  y siete veces mayor en las familias  $F_2$ .

### Caracteres Morfológicos

El mejoramiento genético para rendimiento y calidad es sumamente laborioso, debido a la dificultad de incorporar características de herencia poligénica, que a su vez obligan

a sembrar grandes poblaciones de individuos segregantes.

Lo anterior explica los resultados a largo plazo y por tanto, la importancia de un apoyo financiero significativo y constante. En un intento por acortar el ciclo de selección y/o reducir el costo de mantener las progenies en las selecciones preliminares, algunos fitomejoradores, han intentado diseñar metodologías de selección en base a ciertos caracteres morfológicos de las plantas.

En fresa, algunos autores han buscado asociación entre caracteres morfológicos con rendimiento y calidad (Bedard et al., 1971; Hortynski, 1979; Hortynski y Hulewics, 1976; Lacey, 1973; Shaw, 1993).

Bedard et al., (1971) señalaron que una área foliar extensa y diámetro grande de pecíolo puede servir para seleccionar hacia altos rendimientos de fruto y fruto grande. La "coheredabilidad" de área foliar con rendimiento total y fruto grande fue 0.18 y 0.27 respectivamente. Entre diámetro de pecíolo y las mismas variables mencionadas fue 0.10 y 0.17 a su vez.

En una clara demostración de aplicación práctica de los caracteres morfológicos, Shaw (1993) comparó en California, E.U., el crecimiento vegetativo de 20 familias y

nueve progenitores en dos ambientes contrastantes: Mediterráneo y Continental (Watsonville vs Winters).

Informó que el rendimiento total de fresa en Watsonville, tuvo correlación genotípica positiva con el incremento del diámetro de planta en otoño, primavera y principios de verano. Mientras que en Winters, sólo hubo correlación con el diámetro de planta de primavera-verano. La estimación de heredabilidad combinada, para ese carácter fue 0.24.

Concluyó que, el diámetro de planta, es un indicador seguro de su crecimiento, el que podría ser usado como un índice para seleccionar cultivares con niveles deseados de vigor y patrones específicos de arquitectura de planta.

### Caracteres Relacionados con Calidad del Fruto

#### Tamaño

El tamaño grande de fruto, es una característica de suma importancia, especialmente cuando se pretende obtener cultivares para producción de fruto en fresco. Por su trascendencia económica, la herencia de dicho carácter ha sido intensamente estudiado.

Los primeros intentos para determinar el modo de herencia del tamaño de fruto grande en fresa, emplearon métodos estadísticos simples como, analizar la segregación de las progenies en base a tablas de frecuencias (Scott, 1959). De este modo, el citado autor postuló, que el tamaño de fruto es de herencia cuantitativa; manifestándose además dominancia parcial de los genes de fruto pequeño sobre grande.

Otros estudios emplearon metodologías más refinadas para el análisis del carácter. En California Hansche et al., (1968) usando Progenie-Progenitor reportaron que la  $h^2$  fue de 0.20. En el mismo estado, pero usando una población más avanzada y en base a componentes de varianza, Shaw et al., (1989) determinaron que la  $h^2$  fue de 0.21. En Polonia, Hortynski (1980) estimó que la  $h^2$  del fruto extra grande (no indicó el peso) fue de 0.14.

Los análisis para particionar la variación genética asociada al tamaño del fruto han revelado la existencia de los tres tipos de varianza genética: aditiva, dominante y epistática (Hansche et al., 1968; Hortynski, 1980; Lal y Seth, 1982; Shaw et al., 1989; Sherman et al., 1966). Scott y Lawrence (1975) informaron que las progenies de progenitores con tamaño de fresa grande exhibieron mucha varianza de naturaleza epistática.

En un estudio detallado de la herencia del tamaño del fruto, Sherman et al., (1966) observaron que las más altas estimaciones de ACG fueron obtenidas cuando se incluyeron las progenies de los progenitores que heredaron fruto pequeño. Al omitir esas familias y realizarse el análisis sólo con los progenitores de fruto grande, la ACE fue la de mayor importancia. Concluyeron que la varianza no aditiva, es de suma importancia en la herencia del carácter. Del trabajo anterior, los autores sugirieron la hipótesis de que el tamaño de fruto es controlado por ocho pares de genes con efectos duplicativos, acumulativos y multiplicativos.

Investigaciones conducidas por Bringhurst y Voth (1980; 1984) y por Scott (1959), revelaron que los genes para tamaño grande de fruto, actualmente disponibles en los cultivares octaploides de fresa, probablemente fueron derivados de la especie F. chiloensis. Selecciones puras de esa especie, con fruto grande, ya eran cultivadas por los aborígenes de Chile antes de la conquista española (Bringhurst y Voth, 1984).

Firmeza

El mejoramiento genético para aumentar la firmeza del fruto es un objetivo prioritario, porque agrega mayor calidad a la fresa. Facilita al productor, la comercialización en el

mercado fresco, donde es posible alcanzar sobreprecios por esa cualidad. También la industria procesadora, la aprecia, porque el fruto retiene mejor su textura cuando es congelado.

La firmeza del fruto, es una característica que depende tanto de la firmeza de la epidermis del fruto como de la misma pulpa. Ambos están fuertemente influenciados por la temperatura y la humedad imperante, durante el período de formación y fructificación (Scott y Lawrence, 1975).

Ambientes cálidos con alta humedad relativa, ocasionan frutos blandos, mientras que, temperaturas frescas y baja humedad sirven para obtenerlos firmes (Scott y Lawrence, (1975).

Por lo tanto, la firmeza del fruto de un cultivar mostrará variación a través del ciclo de producción. Pero, generalmente, los cultivares de fruto firme conservarán dicha cualidad, independientemente de la época del año (Darrow, 1966).

La firmeza del fruto, ha sido evaluada de manera objetiva y subjetiva. Para el primer caso, se han implementado aparatos que miden la resistencia a la penetración del fruto, como el Instrom para medir firmeza de epidermis y pulpa en laboratorio (Ourecky y Bourne, 1968).

artefactos más versátiles de uso directo en campo como los penetrómetros Chatillon, U.C. Mc Cormick, Effegi (Barrit, 1979; Hansche et al., 1968; Shaw et al., 1987).

De manera subjetiva, se ha medido a través de escalas numéricas asignadas a los distintos grados de firmeza del fruto (Scott, 1959; Spangelo et al., 1971a).

Un grupo de investigadores (Barrit, 1979; Hansche et al., 1968; y Shaw et al., 1987) han coincidido que la firmeza del fruto es controlada por genes aditivos, estimando su  $h^2$  en 0.49 a 0.67, 0.48 y 0.38 respectivamente. Información adicional proporcionada por Shaw et al., (1987), no reportó varianza de dominancia para firmeza.

Sin embargo, los resultados de Spangelo et al., (1971a), difirieron, ya que calcularon la  $h^2$  en 0.26, sugiriendo que la herencia de ese carácter es debida mayormente a genes no aditivos.

Las estimaciones de las correlaciones genotípicas entre firmeza y rendimiento, así como firmeza y tamaño de fruto han sido cercanas al cero. Esto significa que la firmeza no tiene relación genética con el rendimiento y tamaño de fruto (Hansche et al., 1968).

De lo anterior se concluye que no hay una barrera genética que impida la obtención de cultivares con alto rendimiento y fruto grande en conexión con una buena firmeza.

### Estudios de Herencia Materna

En fresa, pocos esfuerzos se han realizado para estudiar el papel de la herencia citoplásmica de algunos caracteres de importancia económica.

En un trabajo realizado en Polonia, Hortynski (1980) mencionó la posibilidad de efectos maternos en fresa. Lal y Seth (1981; 1982) evaluaron la ACG, ACE, efectos maternos y efectos recíprocos en progenies  $F_1$  y  $F_2$  descendientes de 10 progenitores, bajo un diseño dialélico de Griffing con el método 1 modelo 1.

Demostraron que todos los caracteres analizados en el fruto como longitud, diámetro, peso, contenido de ácido ascórbico, sólidos solubles totales, rendimiento, número de inflorescencias, número de flores, número de frutos y días a madurez, estuvieron controlados por genes citoplásmicos, tanto en las familias  $F_1$  como  $F_2$ .

## Estimación de Heredabilidad. Métodos Estadísticos.

En genética cuantitativa, la herencia de los caracteres se expresa fenotípicamente, como una variación gradual y continua. Así, en una población suficientemente grande, de individuos segregantes para un carácter como rendimiento, clasificados por su productividad de menor a mayor, observaremos una curva normal de distribución.

En herencia cuantitativa, un concepto ampliamente utilizado es la heredabilidad, que es una propiedad de los caracteres métricos en estudio y depende de la población bajo las circunstancias ambientales en que es medida. Sirve para expresar la parte de la variación total que es atribuible a los efectos medios de los genes (Becker, 1986; Falconer, 1983; Namkoong, 1979).

No obstante, la función más importante de la heredabilidad ( $h^2$ ) en el estudio de caracteres cuantitativos, es su papel predictivo. Puesto que señala la confiabilidad del valor fenotípico de los individuos, como un indicativo de su valor reproductivo. En última instancia, solamente pueden medirse los valores fenotípicos, pero el valor reproductivo es lo que determina su influencia en la siguiente generación.

En otras palabras, al escoger algunos individuos como progenitores, por sus valores fenotípicos, el éxito en cambiar las características de la población, puede predecirse unicamente a partir del grado de correspondencia entre los valores fenotípicos y los reproductivos (Becker, 1986; Falconer, 1983; Namkoong, 1979).

La heredabilidad (representada convencionalmente por  $h^2$ ) es definida como el cociente de la varianza genética aditiva sobre la varianza fenotípica:

$$h^2 = V_a/V_p$$

Otra definición equivalente de la heredabilidad es la regresión del valor reproductivo sobre el valor fenotípico (Falconer, 1983).

$$h^2 = b_{Ap}$$

Ambas definiciones, corresponden a la heredabilidad denominada en sentido estrecho por los tratados de genética estadística. La heredabilidad en sentido amplio se define com el cociente de la varianza genética total sobre la varianza fenotípica. Convencionalmente se representa como  $H^2$  (Becker, 1986; Falconer, 1983; Namkoong, 1979).

La última definición incluye toda la varianza genética, esto es; aditiva, dominancia y epistática en caso de que ésta, exista en la población de referencia.

La heredabilidad no es un parámetro que permanezca constante, ya que depende de la magnitud de los componentes de varianza. Un cambio en cualquiera de estas le afectará. Así, tenemos que las componentes genéticas, están influenciadas por las frecuencias génicas, las cuales pueden diferir de una población a otra. En poblaciones pequeñas, con una cantidad apreciable de fijación en los alelos, habrá menor heredabilidad que en poblaciones grandes (Falconer, 1983).

Por otra parte, la varianza ambiental depende de las condiciones de cultivo, manejo, etc, condiciones más variables reducen la heredabilidad, mientras que, uniformes la aumentan (Falconer, 1983).

Por consiguiente, siempre que se haga referencia a un valor de heredabilidad, debe quedar claro que sólo es aplicable a esa población particular, desarrollada en ese ambiente específico (Falconer, 1983).

Existen diferentes técnicas estadísticas para estimar la heredabilidad en las poblaciones. A continuación se hace

una breve reseña de las más comunes.

### Progenie-Progenitor

La heredabilidad estimada a partir de la regresión progenie-progenitor, es de los métodos más utilizados en el estudio de caracteres cuantitativos tanto en animales como en plantas (Falconer, 1983). En vegetales es aplicable ya sea en plantas alógamas como autógamias (Fernández y Miller, 1985).

El procedimiento para la obtención de datos es sencillo. Se realizan mediciones del carácter en estudio en un progenitor y en los hijos. La covarianza es calculada de la manera acostumbrada a partir de los productos cruzados de los pares de valores. De haber diferente cantidad de hijos por familia, los valores medios de las progenes pueden ser ponderados (Falconer, 1983).

La técnica es especialmente útil en alógamas ya que se evalúa un progenitor y sus familias de medios hermanos (Fernández y Miller, 1985).

El coeficiente de regresión mide la proporción de la covarianza entre el progenitor y la progenie (covarianza P-O) en relación a la varianza fenotípica del progenitor P. De aquí tenemos:

$$b = 1/2 h^2$$

Por lo tanto la covarianza entre progenie-progenitor es igual a 1/2 de la varianza aditiva.

El método anterior es de los más confiables para estimar la heredabilidad, en cuanto a que está menos influenciado por fuentes ambientales de covarianza (Falconer, 1983). Pero Fernández y Miller (1985) y Shaw (1989a) señalaron algunas causas de sesgo tales como los efectos de escala, debidos a la interacción genotipo-ambiente.

Existen algunas precauciones que deben considerarse al usarlo. Es preferible la regresión progenie-padre, cuando se sospeche la existencia de efectos maternos. En caso contrario, la estimación podrá estar sesgada (Falconer, 1983).

Adicionalmente, la covarianza progenie-progenitor estima la varianza aditiva, solamente, si la varianza de dominancia y la epistática no son importantes. Si esa asunción es violada, la heredabilidad es sobreestimada; y el valor calculado estaría entre el rango de la heredabilidad en sentido estrecho y en sentido amplio (Fernández y Miller, 1985).

## Progenie-Progenitor Medio

El método requiere de la formación de progenies derivadas de la polinización controlada de pares de progenitores. El carácter cuya heredabilidad se desea estimar, es medido en la progenie y en los progenitores, con la salvedad que de estos, es calculado un valor medio (Hallauer y Miranda, 1981). Un ejemplo que ilustra esta técnica, es la obtención del valor del progenitor medio y el valor de su familia de hermanos completos (Fernández y Miller, 1985).

El coeficiente de regresión estimado por el método progenie-progenitor medio es  $b = h^2$ , mientras que la covarianza es igual a  $1/2$  de la varianza aditiva (Falconer, 1983)

Es igualmente aplicable a plantas alógamas como autógamias, requiriéndose evaluar  $2n$  progenitores, contra  $n$  progenitores en la regresión progenie-progenitor (Hallauer y Miranda, 1981).

En cualquiera de ambos esquemas, deben cumplirse los requisitos, de que los progenitores hayan sido tomados de una población de referencia de apareamiento aleatorio y no endogámica. De existir esto último en poblaciones autógamias,

hay que considerar un factor de corrección para el valor del coeficiente de regresión (Hallauer y Miranda, 1981).

### Componentes de Varianza

La estimación de heredabilidad a través de componentes de varianza, impone la necesidad de usar el análisis fraternal por medio de familias de medios hermanos. Es una metodología más compleja que las anteriores, pero la secuencia es la siguiente (Falconer, 1983):

- a. Generar familias de medios hermanos. Aparear cada uno de un cierto número de machos con varias hembras. La progenie obtenida es medida para los parámetros en estudio.
- b. Las progenes derivadas están agrupadas por relación de parentesco, en familias de medios hermanos (un padre en común); y a su vez en familias de hermanos completos (ambos padres son los mismos).
- c. Se realiza un análisis de varianza. La varianza fenotípica es dividida en componentes observables atribuibles a:

\* Diferencias entre las progenies de hembras distintas (componente entre machos).

\* Diferencias entre progenies de hembras apareadas con el mismo macho (componente entre hembras dentro de machos).

\* Diferencias entre individuos de la misma hembra (componente dentro de progenies).

d. Con la composición de las esperanzas de los cuadrados medios, realizamos las operaciones algebraicas correspondientes, a fin de obtener el cuadrado medio de cada fuente de variación.

e. El siguiente paso es deducir las conexiones existentes entre los componentes observables, que se estimaron mediante el ANVA y los componentes causales de la variación, especialmente los atribuibles a la varianza genética aditiva.

f. Finalmente, dependiendo del tipo de diseño genético utilizado para aparear los progenitores, tendremos diferentes componentes observables, que al trasladarlos a causales de variación genética, nos permitirán estimar la varianza aditiva; y en su caso la varianza de dominancia y epistática. Las relaciones genéticas fraternales, se miden a través

de las covarianzas:

Cov. entre medios hermanos =  $1/4$  var. aditiva =  $t = 1/4 h^2$

Cov. entre hermanos completos =  $1/2$  var. aditiva +  $1/4$  var. de dominancia + var. epistática =  $t = > 1/2 h^2$ . Donde  $t$  es el coeficiente de correlación intraclase.

g. La heredabilidad se calcula mediante la relación:

$h^2 = 4(\text{var. aditiva})/\text{varianza fenotípica}$ .

Causas que Afectan la Heredabilidad.

### Interacción Genotipo-Ambiente

Las conclusiones de los estudios de herencia cuantitativa son realizados a partir del análisis estadístico, de mediciones realizadas en el fenotipo de una población. El fenotipo refleja tanto la influencia genética como efectos ambientales.

Es conocido, que los efectos del ambiente y el genotipo no son independientes, por lo que en un cierto ambiente, la respuesta fenotípica, no será igual para todos

los genotipos. En otras palabras, la variación exhibida por el genotipo dependerá del ambiente donde se evalúe. Esta interrelación de efectos genéticos con factores no genéticos es conocida como interacción genotipo-ambiente (Comstock y Moll, 1963).

Un objetivo importante en genética cuantitativa, es determinar la importancia de la  $V_A$ ,  $V_D$  y  $V_E$  a fin de estimar componentes causales de varianza y, en consecuencia, la heredabilidad. Todo ello encaminado a implementar los métodos de mejoramiento genético más idóneos (Comstock y Moll, 1963).

Por consiguiente, un esfuerzo importante es requerido para obtener estimaciones exactas de esos parámetros, que además estén libres de la interacción genotipo-ambiente. Es recomendable derivarlas de estudios genéticos realizados en varias localidades y años. En caso contrario, estimaciones de una sola localidad y año pueden ocasionar la sobreestimación de los parámetros genéticos (Comstock y Moll, 1963)

### Sistema de Plantación

El programa de mejoramiento en fresa de la Universidad de California, usa poblaciones segregantes para la primera generación de selección, a partir de plántulas obtenidas de semilla (seedling), sin propagarlas

vegetativamente en vivero. Posteriormente los genotipos seleccionados son reproducidos por estolón, para subsiguientes generaciones de evaluación (Shaw, 1989a).

La fresa cultivada, es una especie con alto grado de respuesta al manejo. Las diferencias en tratamiento en relación al método de propagación, sitio de ubicación del vivero, horas-frío recibidas, fecha de trasplante, etc, determinan el rendimiento.

Esos factores contribuyen en parte a la interacción genotipo-ambiente. Trabajos realizados en las estaciones experimentales de Watsonville y Wolfskill (Shaw, 1989a; Shaw, 1991b) en la zona central de California, E.U., demostraron que diferencias en el sistema de plantación de las progenies (planta de semilla) y en las selecciones avanzadas (planta de estolón), ocasionaron sesgos importantes en la estimación de la heredabilidad.

Hortynski y Hulewics (1976) en una investigación diseñada para estudiar las correlaciones fenotípicas en fresa, de un conjunto de caracteres vegetativos y reproductivos, en plántulas de semilla y sus clones observaron que, las primeras son más productivas que las segundas ( 900 g vs 200-350 g) y que la correlación fenotípica entre ambos métodos de reproducción fue baja.

Recomendaron que la selección para rendimiento de fruto debe hacerse en la primera generación clonal.

Particularmente cuando el manejo pre-plantación, ocasionó un exceso de vigor de las plántulas; abatió el rendimiento. La interacción sistema de plantación-ambiente fue tan grande, que en ciertas fechas de trasplante, la heredabilidad fue baja o negativa. Se tornó más crítico el problema, ya que el método progenie-progenitor, se empleó para estimar la heredabilidad. Como seguramente se presentaron covarianzas ambientales progenie-progenitor, esos cambios supuestamente fueron de rango, ya que así lo sugieren las estimaciones negativas de heredabilidad (Shaw, 1989a).

### Selección Indirecta

La selección indirecta es aquella situación, donde la selección es aplicada a un carácter distinto del que se desea mejorar (Falconer, 1983). Dicha alternativa es posible cuando un carácter "secundario" está correlacionado positivamente con otro, que es económicamente importante, pero diversas circunstancias hacen poco operativa la selección directa sobre el último.

En las siguientes situaciones se justifica la selección indirecta (Shaw, 1989b):

a. Cuando el carácter "secundario", tiene alta heredabilidad y es menos afectado por el ambiente, hay una mayor precisión en la selección.

b. Es más económico seleccionar para el carácter secundario.

c. La selección sobre el carácter secundario, puede realizarse antes, con lo cual se acorta el intervalo entre generaciones.

Una modalidad de la selección indirecta, es seleccionar para rendimiento u otros parámetros, en base a períodos parciales de evaluación. Es decir, sin utilizar el total acumulado del ciclo. Tal aproximación es deseable, en cultivos de cosechas múltiples y un largo período de fructificación.

La posibilidad anterior fue explorada en California por Shaw (1989b), cuyas investigaciones demostraron que para caracteres como rendimiento total y tamaño de fruto en fresa, fue posible reducir el período de cosecha total de 15 a 8 ó 9 semanas. Pero, quizás lo más relevante fue, que la heredabilidad estimada para ese período no difirió sustancialmente de la obtenida para el total de las 15 semanas.

Una ventaja derivada del trabajo anterior, sería que podría duplicarse el tamaño de la población en las progenies segregantes, e igualmente incrementar la intensidad de selección, con lo que se tendría mayor avance genético, que en la selección directa.

### Unidad de Selección

Al estimar la heredabilidad, debemos definir cuál es la unidad de selección y en base a ella reportar el valor. La anterior es definida como el tamaño de la población sobre la que se seleccionan los genotipos superiores (Hanson, 1963).

Por consiguiente la unidad de selección puede ser una planta (selección masal), la media de una entrada (familias de medios hermanos o hermanos completos) o una combinación de ambos (Nguyen y Sleper, 1983).

Las aclaraciones señaladas son importantes, dado que la heredabilidad, servirá para predecir ganancias genéticas (Nguyen y Sleper, 1983) y sería inadecuado hacer inferencias a partir de unidades de selección distintas (Hanson, 1963).

## Diseños Genéticos

El estudio de la herencia de caracteres cuantitativos implica desarrollar progenies, obtenidas de acuerdo a un patrón de apareamiento, lo que es conocido como diseños genéticos (Dudley y Moll, 1969; Hallauer y Miranda, 1981). Hay un grupo amplio, los que varían en su complejidad estadística, en el grado de facilidad para formar las progenies y en la flexibilidad para aplicarlos en diversos cultivos. Las progenies desarrolladas guardan relación de parentesco y tienen componentes genéticos de varianzas conocidos (Hallauer y Miranda, 1981).

Para Cockerham (1963) los diseños genéticos pueden agruparse en diseños de uno, dos, tres o cuatro factores, dependiendo del número de ancestros por progenie, sobre los que se tuvo control. Así, una familia de medios hermanos o una progenie de policruzas, es un diseño de un factor ya que hubo control sobre un progenitor.

La selección del diseño genético dependerá de los objetivos de la investigación. Deberá elegirse el más sencillo, pero que nos proporcione la información requerida. Por ejemplo, si deseamos cuantificar nada más variación genética, un diseño de un factor es suficiente. Si quisiéramos estimar en cambio, la varianza aditiva y la

varianza de dominancia, sólo podremos hacerlo con un diseño de dos factores. Si además tratáramos de estimar la varianza epistática, ocuparemos un diseño de tres factores o aun más complejo (Dudley y Moll, 1969).

### Progenies Biparentales

Es de los diseños genéticos más sencillos. Sirve para estimar la varianza genética, pero no proporciona información de la magnitud de la varianza aditiva. El apareamiento se hace, al tomar pares de plantas al azar en la población de referencia y cruzarlas entre sí. Es opcional hacer la crusa recíproca. Si hubo ambas, la semilla se mezcla y se forma un solo lote (Hallauer y Miranda, 1981).

Es necesario hacer el mayor número de cruzas posibles. Si apareamos  $n$  plantas, habrá  $n/2$  cruzas (Hallauer y Miranda, 1981).

### Policruzas

Es un diseño sencillo y fácil de aplicar en especies de polinización cruzada. El procedimiento consiste en tomar una muestra al azar de progenitores de una población de referencia (Nguyen y Sleper, 1983).

Los progenitores son sembrados en un lote aislado, bajo un diseño experimental para favorecer la misma oportunidad de entrecruzamiento entre todos los progenitores. Con la semilla producida se obtienen las progenies, que son utilizadas para estudios genéticos.

Frecuentemente se prefiere, porque puede manejarse una mayor cantidad de progenitores, por la poca mano de obra requerida para desarrollar las familias de medios hermanos y por su sencillez. El diseño proporciona una estimación de la varianza aditiva solamente (Nguyen y Sleper, 1983).

#### Diseños Dialélicos de Griffing

Los dialélicos son probablemente los más utilizados y como su nombre lo sugiere, el esquema de cruzamientos es hecho en pares para  $p$  número de progenitores (Hallauer y Miranda, 1981).

Griffing (1956) de una manera sistematizada abordó los conceptos y teoría estadística relacionada con los diseños dialélicos. De acuerdo a si participan o no las autofecundaciones y las cruzas recíprocas de la  $F_1$ , el autor los clasificó en cuatro métodos:

07396

BANCO DE TESIS

Método 1. Participan todas las cruzas posibles. Comprende las autofecundaciones, cruzas directas  $F_1$  y cruzas recíprocas de las  $F_1$ . Habrá  $p^2$  número de familias.

Método 2. Incluye sólo las autofecundaciones y las cruzas directas  $F_1$ . Esto es, tendremos  $p(p+1)/2$  número de familias.

Método 3. Comprende cruzas directas  $F_1$  y recíprocas  $F_1$ . Tendríamos  $p(p-1)$  número de familias.

Método 4. Intervienen sólo las cruzas directas  $F_1$ . Habrá  $p(p-1)/2$  número de familias.

Los dialélicos pueden utilizarse en muchas especies de plantas. Su implementación depende en gran parte de la facilidad o dificultad para realizar los cruzamientos, así como de la cantidad de semilla producida (Hallauer y Miranda, 1981).

Su principal desventaja, es que son imprácticos de usar, cuando hay más de 10 a 15 progenitores. En esta situación, las familias derivadas serían de 100 y 225 respectivamente en un dialélico completo. Para salvar ese inconveniente, se crearon otras técnicas de apareamiento como veremos adelante (Hallauer y Miranda, 1981).

Son idóneos para estimar la varianza aditiva y la varianza de dominancia, asumiendo que la varianza epistática en la población de referencia no es de importancia. Cuando intervienen las cruzas recíprocas en los métodos 1 y 3, puede verificarse la presencia de efectos maternos (Martínez, 1983).

La varianza aditiva según la nomenclatura usada por Griffing (1956) es mencionada con el término de Aptitud Combinatoria General (ACG). La varianza de dominancia es descrita como Aptitud Combinatoria Específica (ACE).

A partir de las estimaciones de varianza aditiva y de dominancia, es posible tener las estimaciones de heredabilidad en sentido estrecho ( $h^2$ ) y amplio ( $H^2$ ).

Finalmente, la forma de análisis estadístico es distinto para los diversos métodos. Griffing (1956) y Martínez (1983), presentan la metodología detallada en cada caso con ejemplos numéricos.

### Diseños Dialélicos Parciales

Bajo este concepto, se engloban varias técnicas de apareamiento cuya finalidad es "muestrear" un grupo de cruzas, del conjunto total de cruzamientos posibles, entre

cierto número de progenitores.

La finalidad al desarrollar esas metodologías, fue evitar las limitantes prácticas, de los dialélicos de Griffing por un lado; y por otro, la menor precisión que ellos tienen en la estimación de ACG, al existir menos grados de libertad (p-1) (Martínez, 1983).

Ese autor, da una descripción detallada de dialélicos parciales con y sin efectos maternos, con ejemplos de los diseños circulantes de Kempthorne y Curnow, Fyfe y Gilbert, Curnow y de los diseños de Rojas.

Un aspecto importante a mencionar, para los dialélicos de Griffing, como los dialélicos parciales, es la condición de simetría, es necesario, que cada progenitor intervenga en el mismo número de cruas. Si esa condición no se cumple, tendremos un diseño desbalanceado (Martínez, 1983).

### Diseños de Carolina del Norte

Esta clase de diseños fueron elaborados por Comstock y Robinson en Carolina del Norte. Según la técnica de apareamiento entre los progenitores, se reconocen tres métodos, cuyas características se describen a continuación:

Diseño I. Es también denominado diseño anidado o jerárquico. Bajo este esquema, cada macho es apareado con un grupo de hembras con la restricción de que cada hembra participa en una sola cruce. El grupo de progenies de medios hermanos descendientes del mismo macho, se denominará grupo macho (Martínez, 1988). Permite estimar la varianza aditiva y también la de dominancia, aunque de la última su estimación es indirecta (Hallauer y Miranda, 1981).

Diseño II. Es mencionado, como diseño factorial o cruzado. Esta técnica de apareamiento consiste en cruzar un grupo de progenitores machos con un conjunto de hembras, en todas las combinaciones posibles. La única restricción, es que unos progenitores actúan como machos y otros sólo como hembras. Habrá de notarse que operativamente, ésta es la única diferencia con los diseños dialélicos, donde los mismos progenitores pueden usarse como hembras y machos a la vez (Hallauer y Miranda, 1981).

La ventaja del diseño II respecto a los dialélicos, radica en la menor cantidad de cruces a manejar. En un dialélico de Griffing con 10 y 20 progenitores, con el método 1 generaríamos 100 y 400 familias respectivamente. Con el método 4, 45 y 190 a su vez; contra 25 y 100 del diseño II respectivamente (Hallauer y Miranda, 1981).

Desde el punto de vista genético, la información obtenida es similar a la proporcionada por el diseño I. Algunas ventajas adicionales del diseño II sobre los dialélicos son (Hallauer y Miranda, 1981):

- a. Dos estimaciones independientes de la varianza aditiva.
- b. Una estimación directa de la varianza de dominancia.

Diseño III. Fue desarrollado con el propósito de estimar el grado de dominancia de los genes que controlan los caracteres en estudio. El apareamiento consiste en retrocruzar plantas  $F_2$ , tomadas al azar de la población, las cuales servirán como machos para polinizar los dos progenitores endógamicos, de las que desciende la  $F_2$ . Habrá dos pares de progenies retrocruzadas, por cada macho  $F_2$  utilizado (Hallauer y Miranda, 1981; Martínez, 1988).

Sirve para estimar la varianza aditiva y la de dominancia, aunque dichos valores, deben considerarse con reservas, dado que por ser poblaciones  $F_2$ , puede haber efecto de ligamiento, que causa sesgos en la estimación de ambos tipos de acción génica (Hallauer y Miranda, 1981).

## Diseños de Cruzas Triples y Dobles

Las cruzas triples y dobles, son diseños que involucran la obtención de progenies a partir de tres y cuatro progenitores, respectivamente. Para formar las familias son requeridas dos generaciones de apareamientos (Hallauer y Miranda, 1981).

Son idóneos para estimar varianza epistática y por supuesto varianza aditiva y de dominancia. Las cruzas triples tienen nueve covarianzas genéticas, en comparación con los dialélicos o de Carolina, donde hay dos (Hallauer y Miranda, 1981).

Las cruzas triples y dobles han sido poco utilizadas en la genética cuantitativa debido a la complejidad del análisis estadístico, a la gran cantidad de cruzas para muestrear adecuadamente una población y por el largo período para formar las progenies (Hallauer y Miranda, 1981).

### Estimación de Correlaciones Genotípicas y Fenotípicas.

En la mayoría de los programas de mejoramiento genético, cuyo objetivo es aumentar rendimiento y calidad, es común trabajar simultáneamente para varios caracteres.

Durante las primeras etapas, hay desconocimiento de la eficiencia de la selección, como de la posible respuesta correlacionada entre los caracteres.

Para averiguarlo, el fitomejorador suele auxiliarse de técnicas estadísticas, referidas como correlaciones genotípicas y fenotípicas. Especifican, si hay o no, una asociación sea ésta positiva o negativa entre dos caracteres, en una población de individuos (Falconer, 1983).

La correlación fenotípica puede ser de origen genético y/o ambiental. Proporcionan información de la asociación entre dos pares de caracteres observados directamente. Por lo general son de poca utilidad para la selección (Bedard et al., 1971).

La correlación genotípica como su nombre lo indica, es debida al efecto de los genes. Tiene su origen en la pleiotropía más frecuentemente, pero también en el ligamiento; cuando son cruzadas poblaciones genéticamente divergentes. En esta circunstancia la correlación genotípica es transitoria (Falconer, 1983).

Sin demeritar la información teórica que proporciona a la genética cuantitativa, la aplicación práctica de las correlaciones genotípicas es sumamente valiosa. Sirven para

construir índices de selección, para predecir la respuesta correlacionada a la selección direccional y para identificar caracteres secundarios que son indicadores de otros más importantes (Bedard et al., 1971).

Como ejemplo de aplicación práctica de las correlaciones genotípicas en fresa, Bedard et al., (1971) indicaron que el rendimiento total está correlacionado positivamente con tamaño de fruto, área foliar y diámetro de pecíolo. La altura de planta está relacionada con rendimiento precoz. El número de pecíolos fue el mejor indicador de sólidos solubles y facilidad para el despate. En general, concluyeron que no encontraron barrera genética para combinar alto rendimiento con buena calidad.

## Progenitores

El estudio de parámetros genéticos se realizó usando un total de 31 progenitores, entre los que se tuvieron 10 cultivares y siete selecciones de día corto. Además tres cultivares de día neutro. Todos esos genotipos son de la especie Fragaria x ananassa. El otro grupo correspondió a 11 clones silvestres de Fragaria chiloensis seleccionados por su resistencia a Fusarium oxysporum f. sp. fragariae (Dávalos, 1990). La lista con el nombre de los genotipos aparece en el Cuadro A.1. del apéndice.

## Hibridación y Formación de Progenies

Los cruzamientos fueron hechos en Irapuato, Gto., de junio a julio de 1993 y en Saltillo, Coah., de marzo a junio de 1994. En la primera localidad, se realizaron en plantaciones comerciales de fresa. En la segunda, las hibridaciones se hicieron en el invernadero de la UAAAN. La técnica de cruzamiento es la descrita por Darrow (1966).

Solamente las flores de los cultivares se emascularon, pero no las flores de los clones silvestres dada su naturaleza unisexual. Las flores emasculadas se protegieron con papel cebolla, con el objeto de evitar su polinización por insectos. Esto se hizo con los cruzamientos en campo. En invernadero no fue necesario cubrirlas.

La semilla cosechada de las hibridaciones resultantes, se extrajo de los frutos, se desinfectó y acondicionó para someterla a un tratamiento de estratificación por dos meses a 4° C antes de utilizarla.

Después se sembró en macetas, a mediados de agosto de 1994, sobre un sustrato desinfectado con bromuro de metilo 98 por ciento. Las plántulas estuvieron allí hasta noviembre del mismo año, en que comenzaron a ser trasplantadas individualmente a vasos de 250 cc de capacidad para estimular el desarrollo del sistema radical y acondicionarlas para el segundo trasplante; éste ya al vivero. El suelo usado para el primer trasplante también se desinfectó. En total se trasplantaron alrededor de 10,000 plántulas.

## Vivero y Manejo de Progenies

Las progenies se sometieron a tres diferentes formas de propagación. Para ello, la población total fue dividida en tres lotes iguales, con la condición de que en cada uno estuvieran representadas toda las familias de hermanos completos excepto en el 3. Los lotes denominados uno y dos, se propagaron por el método convencional, utilizado comercialmente. El lote uno, se propagó vegetativamente en vivero local en Irapuato, Gto. Las progenies del lote dos, se sembraron en un vivero foráneo en Acatic, Jal.

Los viveros mencionados, fueron establecidos entre fines de enero y la primera quincena de febrero de 1995, trasplantando las progenies obtenidas de semilla, por primera vez al campo. Se utilizaron surcos de un metro de ancho y separación de 30 centímetros entre plantas a hilera sencilla.

El período de propagación en campo, comprendió de enero o febrero hasta septiembre de 1995. En ese lapso el manejo del vivero fue el de rutina (Dávalos, 1984): deshierbes cada dos a tres semanas, riegos cada tres a cuatro días, hasta el establecimiento del temporal, eliminación de racimos florales en los primeros dos meses del trasplante, tres aplicaciones de ácido giberélico a concentraciones de 100 ppm y fertilización con la fórmula 80-40-40 de N, P y K

por hectárea respectivamente.

El lote tres, se formó con una población de progenies, que permanecieron sembradas en contenedores de 400 cc, el mismo período de tiempo que las plantas del vivero. Dichas familias fueron conservadas en Irapuato, Gto., a fin de brindarles las atenciones especiales requeridas:

- a. Riegos diarios, excepto los días de lluvia.
- b. Eliminación periódica de estolones y racimos florales.
- c. Aplicación de insecticidas para reducir poblaciones de áfidos.

Es conveniente recordar que el manejo dado al lote tres se basó en la metodología utilizada en el programa de mejoramiento genético, de la Universidad de California, para evaluar las progenies en su primer ciclo de selección.

Bajo las condiciones de Irapuato, Gto., pudiera facilitar la transmisión de virus, cuya amplia incidencia es documentada por Trejo (1987), y el daño por Fusarium oxysporum f. sp. fragariae, a pesar de usar suelo desinfectado en el contenedor. La alta incidencia de ese parásito fue reportada por Castro y Dávalos (1990).

## Trasplante de Progenies y Manejo hasta Producción

El propósito de comparar plantas con diferente forma de propagación, fue para determinar, si el manejo en vivero o el uso de plántulas obtenidas directamente de semilla, influyen en los componentes de varianza genética o en la magnitud de las estimaciones de heredabilidad de diversos caracteres.

Esa información es fundamental para planear el método de propagación más adecuado y económico. La propagación vegetativa en vivero foráneo tiene el mayor costo. Aproximadamente \$1.5 por cada planta madre propagada. En cambio, no propagar vegetativamente las progenies el más barato; tan sólo \$0.3 por planta.

Los tres lotes de progenies, se trasplantaron en Irapuato, entre la última quincena de agosto y la primera de septiembre de 1995, en un suelo vertisol representativo de la región. Sus características físico-químicas son descritas en el Cuadro A.2. del apéndice.

En los lotes uno y dos, se cosechó del vivero una planta hija de cada madre. Este material fue trasplantado a la huerta. Las familias del lote tres, se sacaron de los contenedores, eliminando todo el follaje y se sembraron

inmediatamente.

Todos los lotes fueron establecidos en surcos de un metro de ancho, plantas a 30 cm de distancia y a doble hilera. Ese arreglo topológico equivalió a 70,000 plantas/ha. Se empleó una densidad inferior a la comercial, para minimizar la competencia entre plantas y favorecer la expresión de la varianza genética de los caracteres en estudio (Hansche et al., 1968).

Los experimentos se condujeron con el paquete tecnológico recomendado para el cultivo de fresa por Dávalos et al., (1992) que se describe a continuación:

a. Control oportuno de plagas: chinche ligus, araña de dos puntos, trips y larvas de lepidópteros. Se hicieron tres aplicaciones de pesticidas a partir de noviembre contra chinche ligus. Las aplicaciones contra araña fueron cada dos semanas. Comenzaron a mediados de diciembre de 1995 hasta la primera quincena de abril de 1996. El control de trips, fue de abril a mayo de 1996.

b. Se fertilizó con la fórmula 280-80-80 de N, P y K por hectárea. Todo el fósforo y potasio más una tercera parte del nitrógeno fue aplicado en banda

a principios de octubre de 1995. El resto del nitrógeno se aplicó en banda en noviembre y diciembre.

c. Los deshierbes se dieron cada tres semanas, desde el trasplante hasta junio de 1996.

d. Se regó cada siete días en invierno y cada cuatro el resto de la temporada.

#### Diseño Genético y Diseño Experimental

De 31 progenitores usados, se formó una población de 98 familias de hermanos completos (FHC). Los apareamientos no se ajustaron a ninguna metodología de los diseños genéticos convencionales. Tienen una estructura parecida a un dialélico parcial; sólo que bajo las circunstancias propias del trabajo, sería un dialélico parcial desbalanceado, por no tener el mismo número de familias cada progenitor (Martínez, 1983).

Dada la gran cantidad de progenies, sus diferentes manejos en vivero y los propósitos de la investigación; los lotes se fraccionaron en sub-conjuntos de familias al establecer los experimentos para la estimación de los parámetros genéticos (Cuadro 3.1).

Los ensayos (E) 1, 4 y 7 fueron dialélicos parciales desbalanceados, que tuvieron exclusivamente la cruce directa e los híbridos intraespecíficos. Los E1 y E4 tuvieron las mismas FHC ; el E7 incluyó tres FHC no presentes en aquellos, aunque las demás fueron las mismas. Los tres experimentos se planearon con el objetivo de cuantificar la varianza aditiva la varianza de dominancia.

Los E2 y E5 también fueron híbridos intraespecíficos, con la modalidad de que aquí participaron los progenitores que tuvieron la cruce directa y recíproca. En ambos se valoraron las mismas familias. Fue un diseño genético con simetría para efectos maternos, pero desbalanceado para estimar varianza aditiva y de dominancia.

Los E3, E6 y E8 incluyeron las familias de híbridos interespecíficos. Por la naturaleza unisexual de los clones silvestres de F. chiloensis nada más se logró la cruce directa. El diseño genético fue desbalanceado para estimar varianza aditiva y de dominancia.

El número total de progenitores y los que intervinieron en cada experimento, están descritos en el cuadro A.1. del apéndice.

En todos los experimentos, se utilizó diseño experimental de bloques completos al azar, con dos repeticiones, parcela experimental de 10 plantas sembradas a doble hilera, con distancia de 30 cm entre plantas.

Cuadro 3.1 Nomenclatura y características de los experimentos, donde se evaluaron familias de hermanos completos (FHC) de híbridos intra e interespecíficos, para varios parámetros genéticos en Irapuato, Gto. 1995-1996.

No. exp.	Lote	Propagación vegetativa	Total FHC*
E1	1	Vivero local	21
E2	1	Vivero local	44
E3	1	Vivero local	33
E4	2	Vivero foráneo	21
E5	2	Vivero foráneo	44
E6	2	Vivero foráneo	33
E7	3	Sin propagar	21
E8	3	Sin propagar	33

\* En total se ensayaron 98 FHC para los lotes 1 y 2; y 54 para el lote 3.

#### Parámetros Genéticos Evaluados

Con los tres esquemas de propagación, se estudió la heredabilidad en sentido estrecho y amplio de una serie de caracteres, los cuales son descritos a continuación.

El rendimiento fue cosechado dos veces por semana de noviembre a junio, registrando el peso y número de frutos. El rendimiento se agrupó y analizó en base a los siguientes períodos y categorías:

### Rendimiento

Rendimiento de fruto grande precoz (RFGP): rendimiento acumulado de noviembre a febrero, de fruto igual o mayor a 10 gramos.

Rendimiento precoz total (RPT): cosecha de fruto de todas las categorías. Acumulado de noviembre a febrero.

Rendimiento de fruto grande total (RFGT): producción acumulada de noviembre a junio, de fruto con peso de 10 gramos o más.

Rendimiento total del ciclo (RTC): producción acumulada de todas las categorías de noviembre a junio.

## Número de Frutos

Número de frutos grandes del período precoz (NFGP) cosechados de noviembre a febrero.

Número total de frutos del período precoz (NTFP): total de frutos acumulados de todas las categorías de noviembre a febrero.

Número total de frutos grandes total (NTFG) cosechados de noviembre a junio.

Número total de frutos del ciclo (NTFC) de todas las categorías, cosechados de noviembre a junio.

## Peso Medio

Peso medio del fruto grande precoz (PMFGP), cosechado de noviembre a febrero.

Peso medio del fruto precoz total (PMFPT) de todas las categorías, en el período de noviembre a febrero.

Peso medio del fruto grande total (PMFGT) de noviembre a junio.

Peso medio del fruto del rendimiento total (PMFRT): peso del fruto de todas las categorías, de noviembre a junio.

### Otras Variables

Firmeza del fruto (FF): fue medido exclusivamente en los experimentos 5 y 6, mediante un penetrómetro manual, marca Mc Cormick modelo FT 011, con rango de graduación de 0 a 5 kg/cm<sup>2</sup>.

Para determinar la firmeza, se escogieron frutos de tamaño y grado de madurez semejantes. Por lo que hubo la necesidad de revisar cada tercer día los ensayos de abril a mayo. Se muestrearon dos frutos por planta y en cada uno se tomó una lectura. Si hubo disparidad entre ambas, se realizó una tercera determinación.

La firmeza fue registrada introduciendo al fruto, una aguja metálica de 8 mm de diámetro por 8 mm de profundidad. Por no haber fruto o ser de tamaño inadecuado para la medición, no todas las plantas de los experimentos 5 y 6 fueron evaluadas. Para el ANVA se trabajó con el promedio de

plantas muestreadas por parcela.

Diámetro de planta (DP): se registró a fines de diciembre de 1995, una vez que las plantas alcanzaron el máximo crecimiento de otoño, antes de entrar a un período de reposo vegetativo. Fue evaluado en todos los experimentos. Se midió el diámetro en cm, considerando para la lectura la longitud de los pecíolos mas largos de la planta.

Volumen de planta (VP): esta variable fue generada en la computadora. A partir del parámetro anterior y de la altura de planta, se obtuvo el cálculo del volumen, utilizando la fórmula del cilindro:

$V = (3.1416)r^2h$ ; donde  $r$  es la mitad del diámetro y  $h$  la altura de planta.

### Análisis Estadísticos

Los ocho experimentos fueron analizados individualmente, usando el programa SAS para el análisis de varianza. Se consideró un modelo mixto, siendo los progenitores (Fragaria x ananassa) una muestra al azar de la población de genotipos cultivados en las zonas subtropicales de E.U. Los clones silvestres de F. chiloensis son una

muestra al azar de la población de clones de California, E.U. Las repeticiones fueron consideradas como efectos fijos.

Las siguientes son las condiciones que debe reunir la población bajo estudio, para tener estimaciones insesgadas de la heredabilidad (Dudley y Moll, 1969; Hallauer y Miranda, 1981):

a. Herencia diploide. La fresa cultivada es un poliploide, pero el análisis citogenético demostró que por ser un autoalopoliploide, su meiosis es regular e igual al de especies diploides (Bringhurst, 1990; Powers, 1944).

b. No hay herencia materna. Existen reportes de caracteres controlados por genes del citoplasma en fresa (Hortynski, 1980; Lal y Seth, 1981; 1982). Si fuera el caso, en las condiciones de esta investigación, será detectada por el dialélico, eliminando esa fuente de sesgo de la estimación de heredabilidad.

c. No correlación ambiental entre progenies. Es evitado por la aleatorización y por el diseño experimental.

d. Las progenies no son endogámicas. Las familias fueron derivadas por hibridación de progenitores de diverso origen.

e. Ligamiento en equilibrio. Es una condición que eventualmente no se cumple, cuando los progenitores son de poblaciones genéticamente diversas y la frecuencia de recombinación genética es baja. En los híbridos interespecíficos, pudiéramos tener este inconveniente, en cuyo caso, deberán tomarse con cautela las estimaciones de varianza aditiva y de dominancia.

f. Ausencia de epistasis. Estudios genéticos en fresa, han determinado que este tipo de varianza generalmente es insignificante. Pero, Spangelo et. al., (1971a) reportaron una contribución importante de este componente de varianza genética. Para propósitos de la investigación se asume que no es significativa. De haberla, causará un sesgo en uno u otro sentido de la estimación de heredabilidad.

#### Modelos Estadísticos

Para los dos experimentos diseñados para detectar la presencia de efectos maternos y recíprocos el modelo lineal

es el siguiente:

$$N_{ij}y_{ij} = N_{ij} (\mu + g_i + g_j + s_{ij} + m_i - m_j + r_{ij} + \epsilon_{ij}) + B$$

Donde:  $N_{ij} = N_{ij} = 1$  si la cruceza  $(i, j)$  es ensayada o bien  $N_{ij} = N_{ij} = 0$  si la cruceza  $(i, j)$  no se ensaya.

$N$  es la matriz  $p \times p$  elementos  $N_{ij}$ , es decir  $N = (n_{ij})$ :  $y_{ij}$  será la media aritmética de las características en estudio correspondiente a la cruceza  $(i, j)$ .

$\mu$  = efecto común.

$g_i$  = ACG progenitor  $i$ .

$g_j$  = ACG progenitor  $j$ .

$s_{ij}$  = ACE cruceza  $(i, j)$ .

$m_i - m_j$  = efectos maternos.

$r_{ij}$  = efecto recíproco cruceza  $(i, j)$ .

$\epsilon_{ij}$  = error experimental.

$B$  = efecto de bloques.

Para los seis experimentos que tuvieron sólo la cruceza directa el modelo es el siguiente:

$$N_{ij}y_{ij} = N_{ij} (\mu + g_i + g_j + s_{ij} + \epsilon_{ij}) + B.$$

Y los significados de las literales son los mencionados para el modelo anterior.

## Componentes de Varianza y Heredabilidad

Los componentes observables de variación obtenidos del análisis de varianza sirvieron para la estimación de los componentes causales de variación genotípica y ambiental. Asumiendo que los progenitores tienen un coeficiente de endogamia igual a cero, la conexión de la variación observada a sus componentes causales fue la siguiente (Hallauer y Miranda, 1981; Martínez, 1983):

$$\text{Var. ACG} = V_A = \text{Cov M.H.} = 4(\text{ACG}).$$

$$\text{Var. ACE} = V_D = \text{Cov H.C.} = 4(\text{ACE}).$$

$$\text{Var. M} = V_M = \text{efectos maternos} = 2(V_M).$$

$$\text{Var. R} = V_R = \text{efectos recíprocos} = V_R.$$

La  $h^2$  en base a la media de las progenies de medios hermanos (Hallauer y Miranda, 1981; Hanson, 1963) para una sola localidad y un año, se calculó de la siguiente manera:

a. Modelo con efectos maternos.

$$h^2 = [4(\text{Var. ACG})] / [4(\text{Var. ACG} + \text{Var. ACE}) + 2(V_{\text{e}}) + V_{\text{e}} + V_{\text{e}}].$$

b. Modelo sin efectos maternos.

$$h^2 = [4(\text{Var. ACG})] / [4(\text{Var ACG} + \text{Var ACE}) + V_e ] .$$

La  $H^2$  para las mismas circunstancias señaladas anteriormente fue:

c. Modelo con efectos maternos.

$$H^2 = [4(\text{Var. ACG} + \text{Var ACE})] / [4(\text{Var ACG} + \text{Var ACE}) + 2(V_M) + V_R + V_e ] .$$

d. Modelo sin efectos maternos.

$$H^2 = [4(\text{Var ACG} + \text{Var ACE})] / [4(\text{Var ACG} + \text{Var. ACE}) + V_e ] .$$

Debido a que las heredabilidades estimadas fueron de una localidad y un año, podrían estar sobreestimadas por la interacción genotipo-ambiente; por esa razón se incluyó dentro de la varianza fenotípica, la varianza genotípica estimada y no la observada, como lo sugieren Hallauer y Miranda (1981).

## RESULTADOS

Antes de comentar la información en torno a los parámetros genéticos en fresa, se dará una reseña global del efecto del manejo de las plántulas en vivero en su subsecuente fructificación.

Un resumen del comportamiento en producción y sus componentes del rendimiento son presentados para los ocho experimentos. Puede observarse que hubo diferencias substanciales en productividad, inducidas por el manejo de la plántula durante la fase de propagación (Cuadro 4.1)

Una inspección cuidadosa, demostró que, las plantas de los híbridos intraespecíficos propagadas en Irapuato, (E1 y E2) tuvieron menor rendimiento de fruto total que los híbridos interespecíficos (E3) propagados en el mismo vivero. También inferior al material vegetativo de vivero foráneo (E4 hasta E6) y de la plántula de fresa derivada directamente de semilla (E7 y E8) (Cuadros 4.1 y 4.2).

Respecto al peso promedio por categorías, los frutos de mayor peso fueron alcanzados, con la planta del vivero foráneo, intermedios y bajos con la planta del vivero local

Cuadro 4.1 Rendimiento medio de fruto por experimento, épocas de producción, categorías y peso medio. Irapuato, Gto. 1995-1996.

Exp.	No. Fam.*	RFGP. (g) **	RPT. (g)	RTFG. (g)	RTC. (g)	PMFGP. (g)	PMFPPT. (g)	PMFGT. (g)	PMFRT. (g)
E1	21	107	296	301	928	12.90	5.96	12.61	5.64
E2	44	124	390	330	1285	12.48	5.17	12.79	4.95
E3	33	23	145	396	1937	12.76	4.65	12.13	4.78
E4	21	153	368	583	1684	14.12	6.87	13.57	6.12
E5	44	254	552	782	2198	13.84	6.55	13.12	5.84
E6	33	29	108	479	2283	12.59	5.05	12.51	4.55
E7	21	168	530	503	2067	13.54	5.19	12.64	4.96
E8	33	32	126	416	2184	12.21	4.73	12.38	4.39

\*Total de familias de hermanos completos promediados.

\*\*La nomenclatura de las variables se describe en la sección de materiales y métodos.

Cuadro 4.2 Efecto del sistema de propagación de la plántula de fresa, sobre el rendimiento medio de fruto, épocas de producción, categorías y peso medio. Irapuato, Gto. 1995-1996.

VIVERO*	RFGP. (g)***	RPT. (g)	RFGT. (g)	RTC. (g)	PMFGP. (g)	PMFPPT. (g)	PMFGT. (g)	PMFRT. (g)
Local	85	277	342	1383	12.71	5.26	12.51	5.12
Foráneo	145	343	615	2055	13.52	6.16	13.07	5.50
SP**	100	328	460	2126	12.88	4.96	12.51	4.68

\* Localidad donde se propagó la planta "verde". Local en Irapuato, Gto. (promedio de los experimentos 1, 2 y 3). Foráneo en Acatic, Jal. (promedio de experimentos 4, 5 y 6).

\*\* SP fué la planta sin propagar en vivero (promedio de experimentos 7 y 8).

\*\*\* Las claves de las variables se describen en la sección de materiales y métodos.

y con la plántula sin propagar, respectivamente (Cuadros 4.1 y 4.2). Los híbridos interespecíficos (E3, E6, y E8) fueron menos precoces y tuvieron los menores pesos medios del rendimiento total (Cuadros 4.1 y 4.2).

## Rendimiento de Fruto Grande por Períodos

Los resultados de los análisis de varianza aparecen en los cuadros 4.3 a 4.10. Puede verse que sólo E3, E6, E7 y E8 obtuvieron significancia en una o ambas variables para ACG. Para ACE, hubo significancia en E4, E6 y E8. Ocasionalmente hubo efectos maternos y recíprocos, los cuales variaron en magnitud en E2 y E5.

Del Cuadro 4.11 se deduce, que los experimentos, con los híbridos interespecíficos, proporcionaron una mayor cantidad de variables significantes que los intraespecíficos.

La estimación de heredabilidad en ambos sentidos, para las dos variables en los ocho experimentos, vienen señaladas en el Cuadro 4.12. Al revisar los valores calculados, podrá apreciarse la fuerte disparidad, mostrada a través de los experimentos. Pero, la misma es más acentuada para la  $h^2$ , que para  $H^2$ . La amplia diferencia entre ellas, sería un indicio de la varianza de dominancia.

Puede notarse, que para el rendimiento de fruto grande, en ambos períodos de cosecha acumulados, el 50 por ciento de la varianza fenotípica, fue varianza genética. En algunas situaciones, la última alcanzó hasta un 67 por ciento (Cuadros A.3 hasta A.10 del apéndice).

La separación de la varianza genética en sus dos componentes estimables bajo estos experimentos, demostró que la varianza aditiva y de dominancia son importantes para el control de fruto grande. Los experimentos que involucraron a los híbridos intraespecíficos tuvieron generalmente mayor varianza de dominancia (Cuadros A.3, A.4, A.6, A.7) excepto el E7 (Cuadro A.9), que aditiva.

Se observó lo contrario en los híbridos interespecíficos, donde la magnitud de la varianza aditiva fue superior (Cuadros A.5 y A.8) excepto para el rendimiento total de fruto grande del E8 (Cuadro A.10).

Cuadro 4.3 Resultados de los análisis de varianza y resumen de cuadrados medios para el experimento 1. Irapuato, Gto. 1995-1996.

VARIABLES	ACG g.l.= 14	ACE g.l.= 6	Error <sup>1</sup> g.l.= 20
1. Rend. fruto grande precoz	5667.5	5168.3	2988.6
2. Rend. precoz total	32472.4	13065.4	13437.5
3. Rend. total fruto grande	70934.2	43851.9	18804.8
4. Rend. total del ciclo	466324.4	160389.7	115734.1
5. No. de frutos grandes precoz	31.6	20.5	12.4
6. No. total de f. precoz	1331.06	501.5	4376.2
7. No. total de f. grandes.	433.3	271.3*	98.7
8. No. total de f. del Ciclo	18807.3	5498	405.2
9. Peso medio fruto grande precoz	8.91	3.77	10.94
10. Peso medio f. precoz total	2.04	1.45	0.9
11. Peso medio f. grande total	1.71	0.88	2.38
12. Peso medio f. rend. total	2.05	0.90	0.43
14. Diámetro de planta	6.37	6.09	6.4
15. Volumen de planta	690372	692713.9	685835.8

\*Significancia estadística  $P = 0.05$ .

1 = error experimental.

Cuadro 4.4 Resultados de los análisis de varianza y resumen de cuadrados medios para el experimento 2. Irapuato, Gto. 1995-1996

Variabes	ACG g.l.= 16	ACE g.l.= 5	E.M. <sup>1</sup> g.l.= 15	E.R. <sup>2</sup> g.l.= 7	Error <sup>3</sup> g.l.= 43
1. Rend. fruto grande precoz	19334.5	10967.8	11579.5	5139.7	4967.55
2. Rend. precoz total	106533	88677.18**	40362.4	57604.66**	13523.62
3. Rend. total fruto grande	84283.9	50676.5	103446.4*	28087.3	32074
4. Rend. total del ciclo	1009157	593449.6**	684652	404381*	171746
5. No. de frutos grandes precoz	107.5	60.92	64.26	32.62	25.2
6. No. total de frutos precoz	3465.9	1954.75**	1195.55	1214.45**	25.3
7. No. total de frutos grandes.	414.5	335.45	538.81*	138.96	162.9
8. No. total de f. del ciclo	44599.7	16059.2**	25577.5	10223.5**	292.6
9. Peso medio f. grande precoz	5.89	24.77*	8.95	11.06	10.13
10. Peso medio f. precoz total	3.72	2.92	3.58	2.98	2.449
11. Peso medio f. grande total	5.28	5.39	3.55	3.88	3.269
12. Peso medio f. rend. total	2.71	4.41	5.01	2.15	2.449
14. Diámetro de planta	24.12	24.65**	19.56**	2.77	4.526
15. Volumen de planta.	2892312	2025699**	2255652**	181596	316429

\*\*\* Significancia estadística  $P = 0.05$  y  $0.01$  respectivamente.

1 = Efecto materno, 2 = Efecto recíproco, 3 = Error experimental.

Cuadro 4.5 Resultados de los análisis de varianza y resumen de cuadrados medios para el experimento 3. Irapuato, Gto. 1995-1996.

VARIABLES	ACG g.l.= 20	ACE g.l.= 12	Error <sup>1</sup> g.l.= 32
1. Rend. fruto grande precoz	2335.98*	616.21	429.79
2. Rend. precoz total	14686.7**	3663.4	3317.3
3. Rend. fruto grande total	82440*	32091	20220.8
4. Rend. total del ciclo	620900	315719	177127.8
5. No. de frutos grandes precoz	14.86**	3.56	2.86
6. No. total de f. precoz	476.9	206.99	131.8
7. No. total de f. grandes.	515.6*	178.3	118.9
8. No. total de f. del ciclo	33986.8	16411.7*	7557.9
9. Peso medio fruto grande precoz	63	84.4**	18.16
10. Peso medio f. precoz total	4.73	5.99**	1.91
11. Peso medio f. grande total	0.523	1.00	1.626
12. Peso medio f. rend. total	1.247**	0.192	0.151
14. Diámetro de planta	21.7**	4.17	2.24
15. Volumen de planta	3245462**	825567	526719

\* \*\*Significancia estadística P= 0.05 y 0.01 respectivamente.  
1 = Error experimental.

Cuadro 4.6 Resultados de los análisis de varianza y resumen de cuadrados medios para el experimento 4. Irapuato, Gto. 1995-1996.

VARIABLES	ACG g.l.= 14	ACE g.l.= 6	Error <sup>1</sup> g.l.= 20
1. Rend. fruto grande precoz	9104.5	14507.1**	4033.4
2. Rend. precoz total	53726.7*	11751.6	13342.7
3. Rend. fruto grande total	240471	100210.5	50514.6
4. Rend. total del ciclo	1831359**	287689.7	236716.9
5. No. de frutos grandes precoz	38.4	75.3	16.9
6. No. total de f. precoz	1449.79**	54.41	319.8
7. No. total de f. grandes	1257.5	561.7	223.98
8. No. total de f. del ciclo	66387.7**	4399.7	6979.4
9. Peso medio fruto grande precoz	3.67	1.04	3.12
10. Peso medio f. precoz total	1.86	1.57	0.714
11. Peso medio f. grande total	1.27	1.62	0.785
12. Peso medio f. rend. total	1.51	0.395	0.73
14. Diámetro de planta	15.8	8.0	3.92
15. Volumen de planta	1238272	573193.5	328537

\* \*\*Significancia estadística P= 0.05 y 0.01 respectivamente.  
1 = Error experimental.

Cuadro 4.7 Resultados de los análisis de varianza y resumen de cuadrados medios para el experimento 5. Irapuato, Gto. 1995-1996.

Variables	ACG g.l.= 16	ACE g.l.= 5	E.M. <sup>1</sup> g.l.= 15	E.R. <sup>2</sup> g.l.= 7	E. <sup>3</sup> g.l.= 43
1. Rend. fruto grande precoz	36036	28502	17274	33993*	12583
2. Rend. precoz total	109272	52861	56463	149569**	34098
3. Rend. fruto grande total	275487	179578	237479	106441	112811
4. Rend. total del ciclo	1789780	950159*	1003630	772800	369841
5. No. de frutos grande precoz	177	126	76	173*	59.916
6. No. total de frutos precoz	2863	915	1331	3172*	1039
7. No. total de frutos grandes.	1515	1106	1348	478	596
8. No. total de frutos del ciclo	67539	23442	17966	31387*	11954
9. Peso medio f. grande precoz	1855	442	1463	1981**	532.42
10. Peso medio f. precoz total	490	284	336	519**	135.7
11. Peso medio f. grande total	1097	653	943	1725**	484.86
12. Peso medio f. rend. total	264	210	229	228*	96.68
13. Firmeza de fruto	5.768	1.682	3.159	5.892**	1.366
14. Diámetro de planta	4918	6975**	2258	3013*	1219.12
15. Volumen de planta	329653071	306989901**	105380921	116330446	70166535

\* \*\*Significancia estadística P= 0.05 y 0.01 respectivamente.  
 1 = Efectos maternos, 2 = Efectos recíprocos, 3 = Error experimental.

Cuadro 4.8 Resultados de los análisis de varianza y resumen de cuadrados medios para el experimento 6. Irapuato, Gto. 1995-1996.

VARIABLES	ACG g.l.= 20	ACE g.l.= 12	Error <sup>1</sup> g.l.= 32
1. Rend. fruto grande precoz	10741*	3329**	860.59
2. Rend. precoz total	67880**	13761**	3061.8
3. Rend. fruto grande total	148181*	52050	47586.47
4. Rend. total del ciclo	952055	83669	468333
5. No. de frutos grandes precoz	63.83*	20.69**	5.16
6. No. total de f. precoz	1700**	320**	123.34
7. No. total de f. grandes	890*	332.3	301.8
8. No. total de f. del ciclo	42246	31216	16166.5
9. Peso medio fruto grande precoz	705.2**	93	118.02
10. Peso medio f. precoz total	1793.2	1333**	384.44
11. Peso medio f. grande total	204	121*	49.4
12. Peso medio f. rend. total	3489	3074**	1036.77
13. Firmeza de fruto	1.468472	1.3415171**	0.3308628
14. Diámetro de planta	3.14x10 <sup>9</sup>	1.76x10 <sup>9</sup> *	792202297
15. Volumen de planta	1.47	1.34**	0.33

\* \*\*Significancia estadística P= 0.05 y 0.01 respectivamente.  
1 = Error experimental.

Cuadro 4.9 Resultados de los análisis de varianza y resumen de cuadrados medios para el experimento 7. Irapuato, Gto. 1995-1996.

VARIABLES	ACG g.l.= 13	ACE g.l.= 7	Error <sup>1</sup> g.l.= 20
1. Rend. fruto grande precoz	47073	15300	8389.1
2. Rend. precoz total	100232	58463	38795.7
3. Rend. fruto grande total	477446*	89507	38135.2
4. Rend. total del ciclo	1966232*	554779	274014.4
5. No. de frutos grandes precoz	220.9	73.3	37.4
6. No. total de f. precoz	2202	1117	1239.2
7. No. total de f. grandes	2720*	499	246.96
8. No. total de f. del ciclo	50112	16685	8892
9. Peso medio fruto grande precoz	2222*	460	702.6
10. Peso medio f. precoz. Total	449*	123	85
11. Peso medio f. grande total	1469	1066*	409.2
12. Peso medio f. rend. total	259*	42.4	40.5
14. Diámetro de planta	4346	2310	1645.3
15. Volumen de planta	312209359*	70727262	79437646

\* Significancia estadística P= 0.05. 1 = Error experimental.

Cuadro 4.10 Resultados de los análisis de varianza y resumen de cuadrados medios para el experimento 8. Irapuato, Gto. 1995-1996.

VARIABLES	ACG g.l.= 19	ACE g.l.= 13	Error' g.l.= 32
1. Rend. fruto grande precoz	14153**	1891**	665.08
2. Rend. precoz total	80410**	6139*	2686.5
3. Rend. fruto grande total	168344	99085*	45445.5
4. Rend. total del ciclo	782167	381020	213480.9
5. No. de frutos grandes precoz	92*	13**	3.53
6. No. total de f. precoz	2183**	166	117.6
7. No. total de f. grandes	1075	626*	263.69
8. No. total de f. del ciclo	46769*	16582	11846.8
9. Peso medio fruto grande precoz	53	33	44.02
10. Peso medio f. precoz total	3.8*	1.175	1.79
11. Peso medio f. grande total	1.67**	0.389	0.688
12. Peso medio f. rend. total	1.575**	0.323	0.297
14. Diámetro de planta	25.63**	4.528*	1.88
15. Volumen de planta	11156394**	2028656	1249404

\* \*\*Significancia estadística P= 0.05 y 0.01 respectivamente.  
1 = Error experimental.

Cuadro 4.11 Componentes de varianza genética con significancia estadística por experimento. Irapuato, Gto. 1995-1996.

No. exp.	ACG	ACE	E.M.	E.R.	Total
E1	0	1	n.e.	n.e.	1
E2	0	7	4	4	15
E3	8	3	n.e.	n.e.	11
E4	4	2	n.e.	n.e.	6
E5	0	3	0	10	13
E6	7	10	n.e.	n.e.	17
E7	7	1	n.e.	n.e.	8
E8	10	6	n.e.	n.e.	16

n.e.= no evaluada.

Cuadro 4.12 Heredabilidad registrada en sentido estrecho y amplio, en ocho experimentos, para el rendimiento de fruto por categorías y épocas de producción. Irapuato, Gto. 1995-1996.

E x p	Rend. de fruto grande				Rend. de fruto total			
	Precoz		Total		Precoz		Ciclo	
	$h^2$	$H^2$	$h^2$	$H^2$	$h^2$	$H^2$	$h^2$	$H^2$
E1	0.05	0.61	0.24	0.79	0.53	0.53	0.54	0.74
E2	0.23	0.61	0.18	0.42	0.07	0.77	0.20	0.68
E3	0.60	0.79	0.45	0.73	0.66	0.72	0.32	0.74
E4	0	0.84	0.43	0.81	0.71	0.71	0.78	0.85
E5	0.09	0.52	0.17	0.44	0.23	0.40	0.25	0.65
E6	0.47	0.92	0.54	0.62	0.61	0.95	0.06	0.64
E7	0.52	0.81	0.67	0.91	0.28	0.65	0.56	0.85
E8	0.72	0.94	0.23	0.77	0.83	0.95	0.32	0.74

Cuadro 4.13 Heredabilidad registrada en sentido estrecho y amplio, en ocho experimentos, para el número de frutos por categorías y épocas de producción. Irapuato, Gto. 1995-1996.

E x p	Núm. de frutos grandes				Núm. de frutos totales			
	Precoz		Total		Precoz		Ciclo	
	$h^2$	$H^2$	$h^2$	$H^2$	$h^2$	$H^2$	$h^2$	$H^2$
E1	0.24	0.67	0.22	0.83	0.52	0.68	0.62	0.75
E2	0.22	0.63	0.08	0.47	0.22	0.89	0.36	0.84
E3	0.65	0.77	0.50	0.75	0.40	0.72	0.33	0.80
E4	0	0.87	0.38	0.85	0.78	0.78	0.88	0.88
E5	0.12	0.50	0.12	0.48	0.34	0.34	0.40	0.64
E6	0.45	0.92	0.52	0.60	0.65	0.92	0.14	0.70
E7	0.50	0.83	0.69	0.90	0.39	0.39	0.50	0.82
E8	0.69	0.95	0.23	0.79	0.86	0.92	0.48	0.71

Cuadro 4.14 Heredabilidad registrada en sentido estrecho y amplio, en ocho experimentos, para el peso medio del fruto por categorías y épocas de producción. Irapuato, Gto. 1995-1996.

Exp.	Peso medio fruto grande				Peso medio fruto total			
	Precoz		Total		Precoz		Ciclo	
	$h^2$	$H^2$	$h^2$	$H^2$	$h^2$	$H^2$	$h^2$	$H^2$
E1	0.27	0.27	0.22	0.22	0.19	0.63	0.40	0.81
E2	0	0.59	0	0.38	0.10	0.23	0	0.80
E3	n.e.	n.e.	0	0	0	0.81	0.76	0.82
E4	0.40	0.40	0	0.68	0.09	0.73	0.55	0.55
E5	0.40	0.40	0.16	0.31	0.19	0.50	0.09	0.51
E6	n.e.	n.e.	0.12	0.85	0.78	0.78	0.23	0.80
E7	0.65	0.65	0.15	0.80	0.60	0.79	0.78	0.80
E8	n.e.	n.e.	0.55	0.55	0.49	0.49	0.70	0.74

n.e. no estimada.

Cuadro 4.15 Heredabilidad registrada en sentido estrecho y amplio para firmeza de fruto y caracteres morfológicos. Irapuato, Gto. 1995-1996.

Exp.	Firmeza de fruto		Diámetro de planta		Volumen de planta	
	$h^2$	$H^2$	$h^2$	$H^2$	$h^2$	$H^2$
E1			0.04	0.04	0	0.15
E2			0	0.73	0.13	0.76
E3			0.66	0.87	0.60	0.81
E4			0.34	0.79	0.39	0.76
E5	0.38	0.45	0	0.78	0.03	0.75
E6	0.04	0.86	0.05	0.80	0.13	0.39
E7			0.43	0.53	0.69	0.69
E8			0.65	0.91	0.68	0.86

## Rendimiento de Fruto por Períodos

Fue el rendimiento de fruto global de todas las categorías y se dividió en rendimiento precoz (RTP) y rendimiento total del ciclo (RTC).

Los análisis de varianza para esos parámetros, presentaron efectos significativos de ACG, en el E3, E4, E6, E7 y E8. En cambio para ACE, se detectó en el E2, E5, E6 y E8 (Cuadros 4.3 hasta 4.10). Igualmente hubo significancia de los efectos recíprocos en el E2 y E5 (Cuadros 4.4 y 4.7).

La respuesta estadística de los híbridos intra e interespecíficos fue semejante. Los primeros, tuvieron tres variables significantes para ACG y también tres para ACE. Los segundos, tres y dos para ACG y ACE, respectivamente (Cuadros 4.3 al 4.10)

La estimaciones de  $h^2$  y  $H^2$  para RTP, salvo tres excepciones tuvieron valores semejantes, lo que podría indicar que la varianza aditiva juega un papel más importante que la de dominancia (Cuadro 4.12).

En cambio, para la variable RTC, las heredabilidades calculadas en cada experimento, demostraron un valor relativamente alto para la  $H^2$  y lo más relevante una gran

diferencia sobre la  $h^2$ . De aquí se desprende la importancia de la varianza de dominancia sobre el citado parámetro (Cuadro 4.12).

Para esos parámetros la varianza genética se situó arriba del 50 por ciento del total de la varianza fenotípica, observándose además que la magnitud de la varianza aditiva, generalmente preponderó sobre la varianza de dominancia con sus excepciones en ciertos casos (Cuadros A.3 hasta A.10).

#### Número de Frutos Grandes por Períodos

Sólo en el E3, E6, E7 y E8 hubo significancia de ACG. Respecto a ACE, se detectó en el E1, E4, E6 y E8. Adicionalmente, se encontraron efectos maternos en el E2; y recíprocos en el E5 (Cuadros 4.3 al 4.10).

Los híbridos interespecíficos tuvieron 5 y 3 parámetros significativos para ACG y ACE respectivamente; versus 1 y 2 los intraespecíficos (Cuadros 4.3. al 4.10).

Las estimaciones de heredabilidad de los dos parámetros son reportados en el Cuadro 4.13. De acuerdo con los resultados, se tienen consistentemente valores más altos para  $H^2$ . Esto nos indica que, ambas variables son determinadas por varianza aditiva y de dominancia.

Los componentes de varianza genética contribuyeron con un rango del 50 al 95 por ciento de la varianza fenotípica exhibida por la variable NFGP; y con 47 al 90 por ciento de la varianza de NTFG (Cuadros A.3 hasta A.10).

#### Número Total de Frutos por Períodos

La ACG fue significativa en los E4, E6 y E8; y la ACE en los E2, E3 y E6. Igualmente, los efectos recíprocos tuvieron un aporte importante en el control de los caracteres (Cuadros 4.3 al 4.10).

Las estimaciones de heredabilidad para sendas variables vienen en el Cuadro 4.13. Para el parámetro número de frutos de la producción precoz, casi no hubo diferencias entre los dos valores de heredabilidad.

En relación al número total de frutos del ciclo, hubo mayor disparidad entre los valores de heredabilidad en ambos sentidos, situación atribuible a presencia de varianza aditiva y de dominancia.

La varianza genética para el parámetro NTFP alcanzó un rango del 34 al 92 por ciento del total de la varianza fenotípica, notándose un aporte mayor de la varianza aditiva sobre la de dominancia (Cuadros A.3 hasta A.10).

La varianza fenotípica del parámetro NTFC, estuvo influenciada por una fuerte contribución genética, con un rango del 64 al 88 por ciento dependiendo del experimento. Al mismo tiempo, es palpable, que tanto la varianza aditiva como la dominante son importantes en la expresión de esos caracteres (Cuadros A.3 hasta A.10).

### Peso Medio del Fruto Grande por Períodos

El peso medio del fruto grande del período precoz (PMFGP) se analizó solamente en los híbridos intraespecíficos. Hubo significancia para ACG en el E7 y ACE en el E2. Efectos recíprocos, se detectaron en el E5 (Cuadros 4.3 hasta 4.10).

El peso medio del fruto grande de la producción total, tuvo significancia para ACG y ACE en los E6, E7 y E8. Se registró efecto recíproco en el E5 (Cuadros 4.3 hasta 4.10).

Es notable, que las estimaciones de heredabilidad para el peso medio del fruto grande precoz, aunque variaron poco entre experimentos, fueron sensiblemente constantes dentro de ellos. Una sólo estimación de los cinco experimentos, fue diferente (Cuadro 4.14).

No pasó lo mismo con el parámetro PMFGT, donde las heredabilidades en sendos sentidos, en la mayoría de los casos fueron dispares. Más lo último dentro de los ensayos, que entre ellos (Cuadro 4.14).

Los componentes de varianza genética son mostrados en los Cuadros A.3 hasta A.10

#### Peso Medio del Fruto por Períodos

La ACG para ambas variables fue significativa en los E7 y E8; y en el E3 sólo para el peso medio total del ciclo (Cuadros 4.3 al 4.10). La herencia citoplásmica influyó estadísticamente, con el componente recíproco en el E5 (Cuadros 4.4 y 4.7).

Las heredabilidades para los dos parámetros, fueron inconsistentes entre los experimentos. Las diferencias entre los dos tipos de heredabilidad dentro del mismo ensayo, pudieran ser debidas a la existencia de varianza aditiva y de dominancia (Cuadro 4.14).

Los componentes de varianza genética para los dos parámetros referidos aparecen en los Cuadros A.3 hasta A.10.

## Firmeza de Fruto

El análisis de varianza del E5 reveló significancia para efectos recíprocos exclusivamente. Por otra parte, en los híbridos interespecíficos del E6, hubo significancia de la ACE. (Cuadros 4.7 y 4.8). Las diferencias entre ambos tipos de heredabilidad reflejan los distintos componentes genéticos de varianza actuando en los mencionados experimentos (Cuadro 4.15).

## Caracteres Morfológicos

Aquí se consideraron el diámetro y volumen de planta, puesto que la primera ha sido mencionada como una posible alternativa de selección indirecta (Shaw y Hansen, 1993).

La ACG alcanzó significancia en los dos parámetros, en los E3 y E8; para volumen de planta sólo en el E3. La ACE, en el E2, E5 y E6 en sendas variables; y diámetro de planta en el E8 (Cuadros 4.3 al 4.10). De igual manera, los efectos maternos fueron significativos en el E2, en los dos parámetros (Cuadro 4.4). El efecto recíproco para diámetro de planta en el E5 (Cuadro 4.7)

La heredabilidad estimada se presenta en el Cuadro 4.15. Salvo una excepción para cada variable, las diferencias

entre los dos tipos de heredabilidad fueron constantes y generalmente amplias. Lo que indicaría la importancia de la varianza aditiva y de dominancia. Los componentes de varianza genética, reflejan la contribución relativa de cada una. Los mismos vienen en los Cuadros A.3 hasta A.10

## DISCUSION

Las progenies intraespecíficas propagadas localmente, fueron menos productivas debido al mayor período de exposición a las enfermedades endémicas de la fresa en Irapuato, particularmente F. oxysporum f. sp. fragariae (Castro y Dávalos, 1990; Dávalos et al., 1992b; y virus (Trejo, 1987).

Las primeras poblaciones de pulgones alados, infestaron a las plántulas en las macetas, aproximadamente a los 100 días de germinadas. Es posible seleccionar para tolerancia al complejo de virus bajo condiciones de invernadero, infestando las plántulas de fresa de 80 a 101 días de edad, con pulgones infectados con virus (Robbins y Sjulín, 1988).

En promedio, los E1 y E2 rindieron 43 por ciento menos que los E4 y E5, sembrados con planta de vivero foráneo. La reducción observada, corresponde al rango de pérdidas calculadas experimentalmente, al utilizar planta con mala sanidad de los cultivares comerciales en Irapuato, (Dávalos, 1984).

Ese problema fue menos severo en las progenies interespecíficas del vivero local porque los progenitores silvestres son resistentes a F. oxysporum (Dávalos, 1990).

Por lo tanto, para estudios genéticos del rendimiento es inconveniente usar planta propagada clonalmente en vivero local, puesto que se confunden los efectos genéticos con el problema de enfermedades. Esto sería adecuado para propósitos de fitomejoramiento, donde es deseable exponer las progenies a los parásitos, a fin de seleccionar clones resistentes.

La propagación asexual de los clones en vivero foráneo, resultó la alternativa más cara, pero evitó los problemas severos con las enfermedades endémicas del cultivo. Consecuentemente, los experimentos sembrados con dicho material, proporcionaran mayor cantidad de variables significantes en el ANVA, que la propagación asexual local.

No obstante, podrían exponerse las progenies a parásitos que no hay en las zonas de producción de fruto. Si analizamos a fondo ambas cuestiones desde el enfoque de fitomejoramiento, en teoría estaremos seleccionando genotipos de mayor estabilidad, que serán resistentes a los parásitos prevalecientes en vivero y en la huerta.

En estudios genéticos venideros, deberán compararse solamente plantas propagadas asexualmente de vivero foráneo, versus plantas obtenidas directamente de semilla.

Las plántulas sin propagar vegetativamente, se mantuvieron también en Irapuato, en contenedores con suelo desinfectado. Aparentemente, su rendimiento no disminuyó, tanto para los híbridos intraespecíficos como interespecíficos. Esos resultados no coinciden con los de Hortynski y Hulewicz (1976), quienes afirmaron que las plantas de semilla superaron en 200 por ciento a las plantas de estolón.

Lo que daría la pauta para suponer que Fusarium tiene efectos más drásticos que los virus sobre la productividad. Al menos, bajo la duración actual de 10 meses del cultivo. Sjulín et al., (1986) señalaron que la selección para tolerancia a virus en Washington, debe practicarse en las progenies hasta el tercer año de crecimiento en campo.

No pudo comprobarse estadísticamente como afectó el sistema de propagación a las estimaciones de heredabilidad, en virtud de que faltó hacer un análisis de varianza combinado para compararlos aquellos. Con las reservas del caso, por las cuestiones explicadas, al comparar los análisis individuales de los experimentos, aparentemente la planta sin

propagar tuvo más variables que registraron significancia para ACG y menos para ACE que los otros ensayos donde generalmente ocurrió lo opuesto.

El usar plántulas descendientes de semilla y no propagarlas asexualmente, es un método de manejo no convencional usado en algunos programas de mejoramiento genético especialmente en la Universidad de California, USA, donde se realiza la selección preliminar sobre ese tipo de progenies. Los estudios genéticos también han empleado ese sistema (Hansche et al., 1968; Shaw, et al., 1987; 1989), que difiere substancialmente del método comercial, por estolones.

Lo importante es saber si el comportamiento de los genotipos es semejante en ambos métodos, y si el grupo de genes y componentes de varianza genética (aditiva, dominante), que controlan la herencia del carácter en cuestión, son los mismos en los dos casos.

En Polonia, Hortynski y Hulewicz (1976) demostraron que hay poca correlación fenotípica entre el rendimiento de fruto de las plantas derivadas de semilla y las propagadas por estolón. Igualmente, Shaw (1989a) informó que al utilizar en estudios genéticos, plántulas con diferente forma de propagación, hay un sesgo en la estimación de la heredabilidad. En el mejoramiento genético de papa, Tai

e. Se reduce la cantidad de recursos económicos para hacer el mejoramiento genético.

Por las cuestiones argumentadas, conviene continuar explorando la utilidad de ese método de reproducción. Sería ideal que funcionara para rendimiento, pero si no fuese así pudiera prestarse a otros propósitos. Por ejemplo, emplearlo para seleccionar caracteres menos afectados por el ambiente, pero de suma importancia económica como pudieran ser cuestiones de calidad: firmeza de fruto, color externo e interno. O caracteres "secundarios", fáciles de evaluar, y poco afectados por el ambiente, correlacionados genotípicamente y positivamente con caracteres importantes.

Las estimaciones de heredabilidad para caracteres como rendimiento y número de frutos, fueron inconsistentes de un experimento a otro. Pudiera atribuirse en parte, a que la varianza del error, generalmente fue alta. Aunque otros factores con posible efecto diferencial sobre las progenies pudieran incidir. Por ejemplo: deficiencias de hierro, susceptibilidad a virus y a Fusarium, susceptibilidad a suelos alcalinos. Cuya presencia no se eliminó totalmente con la aleatorización. A mayor variabilidad de factores no controlables, se reduce la heredabilidad (Falconer, 1983).

En California, para minimizar el problema de Verticillium usan suelos bromurados en las siembras comerciales (Welch, 1989) y en los lotes experimentales de mejoramiento genético (Shaw, 1989a; 1989b).

Otra fuente de variación no controlada que pudo afectar las estimaciones de heredabilidad, fueron las heladas, que ocurrieron los días 26 al 28 de noviembre de 1995 y del 13 al 16 de enero de 1996, y coincidieron con la primera y segunda floración. Perjudicando más a las progenies precoces que a las tardías.

La información preliminar de los ocho experimentos, indica que la herencia de caracteres económicamente importantes en fresa, está controlada por efectos maternos y recíprocos, varianza aditiva y de dominancia. Eso es congruente con los resultados de Lal y Seth en la India (1981; 1982), con los de Hortynski (1980) en Polonia y parcialmente con los de Spangelo et al., (1971a) en Canadá.

La alta cantidad de varianza aditiva presente, pero no siempre significativa para rendimiento precoz, rendimiento total y peso medio del fruto, coincide con la información de California (Hansche et al., 1968; Shaw et al., 1989), Polonia (Hortynski, 1980), pero no con lo reportado por Spangelo et al., (1971a) y por Watkins y Spangelo (1968).

El desbalance en los diseños genéticos, sobre todo en aquellos usados para detectar efectos maternos, provocaron de manera indirecta, la poca sensibilidad para que la varianza aditiva alcanzara significancia estadística.

Frecuentemente los valores calculados de  $F$  fueron relativamente altos. Sin embargo al ser pocos los grados de libertad para ACE (5 a 6), el valor de tablas de  $F$  resultó demasiado alto, como para que fuese superado. Es decir, la varianza aditiva se manifestó pero el diseño fue inadecuado, para demostrar su significancia estadística.

En base a los resultados encontrados, los próximos estudios genéticos deben plantearse el tener un dialélico lo más balanceado posible, buscando que los grados de libertad para ACG y ACE, respectivamente tengan la menor disparidad, incluyendo más progenitores y usar tres repeticiones.

Jui y Lefkovich (1992) proponen una metodología para optimizar el uso de los diseños dialélicos de Griffing. Para ello, se apoyan en la información preliminar existente. Dependiendo de los componentes, su magnitud y proporción de varianza genética, determinan la cantidad de progenitores y número de repeticiones capaces de detectar significancia en componentes de varianza aditiva y dominante.

La gran cantidad de varianza de dominancia asociada al rendimiento de fruto grande, número de frutos grandes y caracteres morfológicos es sorprendente. Aunque, Hansche et al., (1968); Hortynski (1980); Shaw (1991b); Spangelo et al., (1971a) y Watkins y Spangelo (1971) informaron de una contribución significativa de la varianza de dominancia sobre el tamaño de fruto.

Deberán realizarse estudios genéticos adicionales en más años y localidades, para tratar de confirmar los resultados preliminares. Según Shaw et al., (1989), cuando se analizan datos de un sólo año y localidad, la interacción G-E puede ocasionar que estadísticamente haya significancia con la varianza de dominancia, lo que no sucede al removerla en un análisis de varianza combinado.

Las variables utilizadas en esta investigación, se escogieron en función de las necesidades que implicaría, obtener los ideotipos para el ecosistema de "El Bajío". En subsiguientes trabajos podrían depurarse variables a través de técnicas especiales como el análisis de senderos, el multivariado, etc.

En relación con lo anterior, será útil obtener las correlaciones genotípicas y determinar la conexión entre variables para tener las bases genéticas que soporten el

planteamiento del mejoramiento en fresa. Esto es especialmente importante, ya que en dicho cultivo rendimiento y parámetros asociados a calidad, son igualmente importantes, y podrían existir barreras genéticas entre caracteres.

Como en la primer generación de selección se evalúan poblaciones segregantes superiores a 10,000 individuos y el período de fructificación se alarga hasta ocho meses, con dos cortes por semana, resulta evidente la necesidad de encontrar períodos parciales de cosecha, que den ganancias genéticas semejantes a la cosecha total. Intentos satisfactorios en ese sentido son mencionados por Shaw (1989b).

Las progenies de los híbridos interespecíficos, exhibieron una mayor variación genética que los híbridos intraespecíficos. No es extraño, dado que algunos progenitores fueron clones silvestres. Por esa razón, en los tres ensayos donde aquellos participaron, en proporción hubo más variables significantes.

Colateralmente, a pesar de haberse propagado la planta en Irapuato, Gto., las progenies interespecíficas, fueron capaces de revelar diferencias estadísticas para muchas variables. Pero, sin la sensibilidad de los mismos ensayos sembrados con las plántulas propagadas en vivero foráneo o sin propagar vegetativamente.

En los híbridos intraespecíficos, la firmeza del fruto fue controlada por varianza aditiva y efectos recíprocos, en cambio en los interespecíficos por dominancia. Los resultados de los híbridos intraespecíficos para ACG concuerdan con los trabajos de Barrit (1979); Hansche et al., (1968); y Shaw et al. (1987), pero difieren de Spangelo et al., (1971a) que señaló a los genes no aditivos como responsables de la herencia. No existe actualmente, ningun reporte de los componentes de varianza genética para firmeza de fruto en híbridos interespecíficos en fresa.

Probablemente por su resistencia a enfermedades, deficiencias de fierro y pH alcalino, los híbridos interespecíficos a nivel de familias de hermanos completos fueron tan productivos o más que sus correspondientes familias intraespecíficas, pero hubo clones con rendimiento total mayor a los cultivares comerciales.

Esto es aun más relevante si consideramos que apenas llevan una generación a partir de la cruza original. Lo que da una idea del amplio futuro que podría tener, continuar con esta vía de mejoramiento para enriquecer la base genética del cultivo y al mismo tiempo resolver los problemas limitantes en El Bajío.

Al respecto, Scott y Lawrence (1975) señalaron que se requieren un mínimo de tres generaciones de retrocruzamientos con cultivares, para recuperar genotipos con cualidades comerciales, cuando se usan clones silvestres como progenitores.

La infusión de genes de especies silvestres en la fresa cultivada, estuvo en desuso en la era moderna, excepto por los trabajos de Bringham y Voth (1984) para incorporar el carácter día neutro de F. virginiana y por las investigaciones efectuadas en Oregon para transferir resistencia a Phytophthora fragariae utilizando clones de Fragaria chiloensis (Scott y Lawrence, 1975).

No obstante, las políticas actuales para proteger el entorno ecológico, limitan el uso de pesticidas, por lo que se preve que en el futuro estará demasiado restringido ese método de control.

Lo cual nos conduce a revalorar el germoplasma silvestre como fuente de resistencia a factores bióticos y abióticos. La importancia de ello, quedó demostrado por las colectas de germoplasma de F. chiloensis en la región Andina de Chile y Argentina, por investigadores de Canadá y Estados Unidos (Cameron et al., 1991; Luby et al., 1991).

También es de esperarse un mayor interés del consumidor en la calidad nutricional de los productos. En este punto, las progenies interespecíficas exhibieron una amplia diversidad de sabores y aromas exóticos (variables no evaluadas) raramente localizados en los cultivares comerciales.

Algunos inconvenientes observados con las progenies interespecíficas, en relación a cuestiones de calidad del fruto, fueron su poca firmeza y el color blanco interno de la pulpa. Ambos son importantes para el consumidor. Por ello en trabajos futuros deberá estudiarse la heredabilidad también del color interno y externo. En California, Shaw (1991a) demostró la herencia cuantitativa del color del fruto.

Los híbridos interespecíficos presentaron deficiencias agronómicas como fueron: alta susceptibilidad a cenicilla del follaje y fruto, susceptibilidad del follaje a heladas, pedúnculos cortos y duros para el corte, floración tardía, y emisión continua de estolones, entre otros.

La heredabilidad aquí reportada fue estimada en base al promedio de las progenies. Más adelante será necesario estimarla a nivel de planta para predecir ganancias genéticas, ya que finalmente la unidad de selección en fresa, es el clon.

Ambos valores serán indispensables si en futuros estudios genéticos se confirma la importancia de la varianza aditiva y de dominancia; ya que se podrá implementar una selección familiar y dentro de estas mejores, practicar selección individual. Procedimiento sugerido por Watkins y Spangelo (1968); y Watkins et al., (1970) para optimizar la ganancia genética, cuando existe varianza de dominancia en la población.

Los caracteres morfológicos evaluados, sea diámetro o volumen de planta, arrojaron bastante inconsistencia en las estimaciones de heredabilidad y sus componentes de varianza genética. Probablemente por todas las causas discutidas anteriormente. Parece obvio, aunque es prematuro asegurarlo, que hay una alta correlación positiva entre ese par de variables.

Operativamente, es más fácil de medir diámetro de planta. En consecuencia, si posteriormente es demostrada, la similitud de ambos parámetros morfológicos como un método de selección indirecta, será preferible usar el primero.

Ciertamente la estimación de parámetros genéticos requiere de mucho tiempo y dinero para obtenerlos. Sin embargo, realmente es poco el esfuerzo, comparado con la utilidad que proporcionan. En México, existe la ventaja

comparativa de producir fresa en invierno y prácticamente todo el año. A precios sumamente bajos, en relación a la cotización del producto en el mercado internacional. Pero esta oportunidad ha sido y es desaprovechada por la falta de variedades adaptadas al clima tropical del país.

El presente trabajo es un intento preliminar, para sentar las bases de un programa de mejoramiento genético en fresa. Cuyo objetivo sea generar los genotipos idóneos al ecosistema de "El Bajío" y así contribuir al incremento sostenido de la productividad.

## CONCLUSIONES

El análisis de los componentes de varianza fenotípica de las progenies, demostró que para el grupo de caracteres de rendimiento y sus componentes, existió varianza aditiva y de dominancia.

No fue posible comprobarse si hay diferencias entre los híbridos interespecíficos e intraespecíficos en los componentes de varianza genéticos para rendimiento de fruto y parámetros asociados al mismo.

La firmeza del fruto, fue controlada por varianza aditiva en los híbridos intraespecíficos. En cambio, en los interespecíficos, fue por varianza de dominancia.

Los componentes de varianza genética de caracteres morfológicos, tuvieron bastante inconsistencia entre los experimentos. El diámetro y volumen de planta fueron controlados por varianza aditiva y dominancia.

Se detectaron efectos maternos y recíprocos para algunos caracteres de rendimiento y sus componentes, así como sobre las variables morfológicas.

Las estimaciones de  $h^2$  tuvieron un rango de 0 - 0.72, 0.17 - 0.67, 0.07 - 0.83, 0.06 - 0.78, 0 - 0.69, 0.08 - 0.69, 0.22 - 0.86, 0.14 - 0.88, 0 - 0.65, 0 - 0.55, 0 - 0.78, 0 - 0.78, 0.04 - 0.38, 0 - 0.66, y 0 - 0.69 para las variables RFGP, RFGT, RPT, RTC, NFGP, NTFG, NTFP, NTFC, PMFGP, PMFGT, PMFPT, PMFRT, FF, DP y VP, respectivamente.

Las estimaciones de  $H^2$  para el grupo anterior de variables en el mismo orden fueron las siguientes: 0.52 - 0.94, 0.42 - 0.91, 0.40 - 0.95, 0.64 - 0.85, 0.50 - 0.95, 0.47 - 0.90, 0.34 - 0.92, 0.64 - 0.88, 0.27 - 0.65, 0 - 0.85, 0.23 - 0.81, 0.51 - 0.82, 0.45 - 0.86, 0.04 - 0.87 y 0.15 - 0.86, respectivamente.

Las heredabilidades entre los híbridos inter e intraespecíficos aparentemente fueron semejantes.

Las heredabilidades de los experimentos que incluyeron sólo a la cruce directa, pueden estar sobreestimadas, para los parámetros genéticos donde hubo efectos citoplásmicos.

El manejo de la plántula en vivero, influyó sobre la respuesta de los parámetros genéticos evaluados y afectó su significancia estadística.

La mejor estimación de parámetros genéticos, se logró con la plántula directa de semilla y la menos satisfactoria con la propagada vegetativamente en vivero local en Irapuato, Gto.

No se pudo verificar si el manejo de la plántula, tiene efecto diferencial sobre los componentes de varianza genética.

Los ensayos sembrados con los híbridos interespecíficos, mostraron más consistencia que los intraespecíficos en su respuesta estadística. Los parámetros genéticos, generalmente resultaron significativos en los análisis de varianza.

*La hibridación interespecífica presentó una opción de ampliar la base genética del cultivo para caracteres de rendimiento, resistencia a enfermedades; pero especialmente para mejorar el sabor y aroma del fruto.*

La existencia preliminar, de diversos tipos de acción génica, virtualmente exigiría el uso de distintos métodos de selección recurrente fenotípica y genotípica. Para aprovechar eficientemente, la variabilidad asociada a los caracteres que se desean mejorar.

## RESUMEN

El presente trabajo se desarrolló de 1994 a 1996, en condiciones de campo en Irapuato, Gto. El objetivo fue estudiar la heredabilidad en sentido estrecho y amplio de un grupo de caracteres de rendimiento de fruto y sus componentes, firmeza de fruto y dos variables morfológicas.

El material experimental fueron poblaciones de fresa de híbridos intraespecíficos e interespecíficos. Los primeros se originaron de progenitores de California, Florida y selecciones locales. Los segundos, descendieron de los progenitores de California y Florida cruzados con clones silvestres de F. chiloensis.

Ambos grupos de familias se sometieron a tres manejos distintos en vivero, para comparar su efecto sobre los componentes de varianza y estimaciones de heredabilidad.

Para el análisis de varianza, se consideró un modelo mixto, donde los progenitores fueron una muestra al azar y las repeticiones efectos fijos.

La significancia estadística para la ACG, ACE, efectos maternos y recíprocos de los parámetros genéticos estudiados varió entre los ocho experimentos. Tal inconsistencia, aparentemente fue provocada por el manejo de las progenies en el vivero. Los ensayos sembrados con la planta propagada asexualmente en vivero local, tuvieron el menor número de parámetros significantes. En contraste la planta obtenida directamente de semilla, sin propagar asexualmente, dio mayor cantidad de parámetros con significancia estadística.

Los híbridos interespecíficos arrojaron a su vez mayor cantidad de parámetros genéticos significantes, que los híbridos intraespecíficos. La estimación de componentes de varianza genética y las correspondientes heredabilidades en ambos sentidos, demostraron la importancia de la varianza aditiva y de dominancia sobre el rendimiento y sus componentes como número de frutos; y también sobre variables morfológicas.

La firmeza de fruto, fue determinada por varianza aditiva en los híbridos intraespecíficos y de dominancia en los interespecíficos. Los efectos maternos y recíprocos en ciertos parámetros, sugieren que las estimaciones de heredabilidad respectivas, en los ensayos donde sólo existió la cruce directa, pueden estar sobreestimadas.

LITERATURA CITADA

- Ahmadi, H. and R.S. Bringhurst. 1991. Genetics of sex expression in Fragaria species. Amer. J. Bot. 78(4):504-514. USA.
- 
- \_\_\_\_\_. 1992. Breeding strawberries at the decaploid level. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 117(5):856-862. USA.
- Arulsekhar, S. and R.S. Bringhurst. 1983. Strawberries in: Tanksley, S.D. and T.J. Orton (eds) Isozymes in Plant Genetics and Breeding. Part B. Holanda.
- 
- \_\_\_\_\_ and V. Voth. 1981. Inheritance of PGI and LAP isozymes in octoploid cultivated strawberries. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 106(5):679-683. USA.
- Barritt, B.H. 1979. Breeding strawberries for fruit firmness. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 104(5):663-665. USA.
- Becker, W.A. 1986. Manual de genética cuantitativa. Primera edición en español. Academic Enterprises. Pullman, WA. USA. 173 p.
- Bedard, P.R., C.S. Hsu, L.P.S. Spangelo, S.O. Fejer and G.L. Rousselle. 1971. Genetic, phenotypic and environmental correlations among 28 fruit and plant characters in the cultivated strawberry. Can. J. Genet. Cytol. 13:470-479. Canada.
- Bringhurst, R.S. 1990. Cytogenetics and evolution in American Fragaria. HortScience 25(8):879-881. USA.
- 
- \_\_\_\_\_ and T. Gill. 1970. Origin of Fragaria polyploids. II. Unreduced and double unreduced gamets. Amer. J. Bot. 57(8):969-976. USA.

\_\_\_\_\_ and D.A. Khan. 1967. Natural pentaploid Fragaria chiloensis-F. vesca hybrids in Coastal California and their significance in polyploid Fragaria evolution. Amer. J. Bot. 50(7):658-661. USA.

\_\_\_\_\_ and Y.D.A. Senanayake. 1966. The evolutionary significance of natural Fragaria chiloensis x F. vesca hybrids resulting of unreduced gametes. Amer. J. Bot. 53(10):1000-1006. USA.

\_\_\_\_\_ and V. Voth. 1980. Breeding for high productivity, large fruit size in: Childers, N.F. (ed) The Strawberry; cultivars to marketing. Horticultural Publications, Gainesville, Fl. USA. 514 p.

\_\_\_\_\_. 1982. Hybridization in strawberries. Calif. Agr. 36(8):25. USA.

\_\_\_\_\_. 1984. Breeding octoploid strawberries. Iowa State Journal of Research 58(4):371-381. USA.

Cameron, J.S., C.H. Shanks Jr., T.M. Sjulín and C.E. Muñoz. 1991. Collection of Fragaria chiloensis in Central and Southern Chile in: Dale, A. and J.J. Luby (eds) The Strawberry into the 21st Century. Timber Press. Portland, Oregon. USA. 288 p.

Castro F., J. y P.A. Dávalos G. 1990. Etiología de "la secadera" o pudrición de la raíz y corona de la fresa en Irapuato, Gto. Revista Mexicana de Fitopatología 8(1):80-86. México.

Cockerham, C. 1963. Estimation of genetic variances in: Hanson, W.D. and H.F. Robinson (eds) Statistical genetics and plant breeding. Publ. 982. Nat'l. Acad. Sci. - Nat'l. Res. Council. Washington, D.C., p. 53-93. USA.

- Comstock, R.E. and R.H. Moll. 1963. Genotype-environment interactions in: Hanson, W.D. and H.F. Robinson (eds) Statistical genetics and plant breeding. Publ. 982. Nat'l. Acad. Sci.- Nat'l. Res. Council. Washington, D.C., p.164-194. USA.
- Darrow, G.M. 1937. Interrelation of temperature and photoperiodism in the production of fruits-buds and runners in the strawberry. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 34:360-363. USA.
- \_\_\_\_\_. 1966. The strawberry. History, breeding and physiology. Holt, Rinehart and Winston. NY. USA. 445 p.
- Dávalos G., P.A. 1984. Guía para establecer viveros de fresa. Folleto para productores Núm. 11. SARH-INIA-CIAB-CAEB. Celaya, Gto., México. 16p.
- \_\_\_\_\_. 1990. Respuesta de la fresa a dos métodos de inoculación de Fusarium oxysporum f.sp. fragariae e identificación de fuentes de resistencia. Tesis de Maestro en Ciencias. UAAAN. Buenavista, Saltillo, Coah. 104 p. México.
- \_\_\_\_\_. 1992. Mejoramiento genético de la fresa en El Bajío. Informe anual de labores. CENGUA-CIFAP-GTO. México.
- \_\_\_\_\_. J. Castro F., E. Redondo J., H. Rodríguez G., G. Díaz C. y A. Arévalo V. 1992. Guía para cultivar fresa en Irapuato. Folleto para productores Núm. 1. SARH-INIFAP-CIFAP-GTO. Celaya, Gto., México. 43p.
- Dudley, J.W. and R.H. Moll. 1969. Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variances in plant breeding. Crop Science 9(3):257-262. USA.
- Ellis, J.R. 1962. Fragaria-Potentilla intergeneric hybridization and evolution in Fragaria. Proc. Linn. Soc. Lond. 173:99-106. Inglaterra.

- Evans, W.D. 1982a. The production of Multispecific octoploids from Fragaria species and the cultivated strawberry. *Euphytica* 31:901-907. Holanda.
- \_\_\_\_\_. 1982b. Guelph S01 synthetic octoploid strawberry breeding clone. *HortScience* 17(5):833-834. USA.
- \_\_\_\_\_. 1982c. Guelph S02 synthetic octoploid strawberry breeding clone. *HortScience* 17(5):834. USA.
- Falconer, D.S. 1983. Introducción a la genética cuantitativa. Décimo tercera edición. CECSA. México. 430 p.
- Fedorova, N.J. 1946. Crossability and phylogenetic relations in the main European species of Fragaria. C.R. (Dokl.) Acad. Sci. USSR, 52:545-547. URSS.
- Fernández, G., C.J. and J.C. Miller jr. 1985. Estimation of heritability by parente offspring regression. *Theor. Appl. Genet.* 70:650-654. USA.
- Galleta, G.J. and J.L. Mass. 1990. Strawberry genetics. *HortScience* 25(8):871-879. USA.
- \_\_\_\_\_. A.D. Draper and D.H. Scott. 1981. The U.S. Department of Agriculture Strawberry Breeding Program. *HortScience* 16(6):743-746. USA.
- Griffing, B. 1956. Concepts of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aus. J. Biol. Sci.* 9:463-493. Australia.
- Hallauer, A.R. and J.B. Miranda. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. First edition. Iowa State University Press. USA. 467 p.
- Hancock, J.F. 1990. Ecological genetics of natural strawberry species. *HortScience* 25(8):869-871. USA.

- \_\_\_\_\_. 1992. Plant Evolution and the Origin of Crop Species. Prentice Hall. New Jersey. USA. 305 p.
- Hansche, P.E., R.S. Bringham and V. Voth. 1968. Estimates of genetic and environmental parameters in the strawberry. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 92:338-345. USA.
- Hanson, W.D. 1963. Heritability. in Hanson, W.D. and H.F. Robinson (eds) Statistical genetics and plant breeding. Pub. 982. Nat'l. Acad. Sci.- Nat'l. Res. Council, Washington, D.C. p 125-139. USA.
- Hortynski, J.A. 1979. Correlation and path analysis in strawberry seedlings (Fragaria ananassa Duch.). Genetica Polonica 20:549-565. Polonia.
- \_\_\_\_\_. 1980. Variability and heritability of some quantitative characters in strawberry seedlings (Fragaria ananassa Duch.). Genetica Polonica 21(1):69-81. Polonia.
- \_\_\_\_\_ and T. Hulewics. 1976. Phenotypic correlations concerning generative and vegetative characters in the strawberry (Fragaria ananassa Duch.). Z. Pflanzenzüchtg 77:121-132. Alemania.
- Ibrahim, A.M.F., K. Sadanaga and E.L. Denisen. 1981. Chromosomal behavior in octoploid strawberry progenies and their parental clones during meiosis. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 106(4):522-526. USA.
- Ichijima, K. 1926. Cytological and genetic studies on Fragaria. Genetics 11:590-604. USA.
- Jui, P.Y. and L.P. Lefkovitch. 1992. Selecting the size of a diallel cross experiment. Theor. Appl. Genet. 85:21-25. Alemania.
- Lacey, C.N.D. 1973. Phenotypic correlations between vegetative characters and yield components in strawberry. Euphytica 22:546-554. Holanda.

- Lal, S.D. and J.N. Seth. 1981. Studies on combining ability in strawberry (Fragaria x ananassa, Duch) 1. Number of inflorescences, number of flowers, days to maturity and number of fruits. Can. J. Genet. Cytol. 23:373-378. Canada.
- 
- \_\_\_\_\_. 1982. Studies on combining ability in strawberry (Fragaria x ananassa, Duch) 11. Fruit length, fruit diameter, fruit weight, ascorbic acid, total soluble solids and fruit yield. Can. J. Genet. Cytol. 24: 479-483. Canada.
- Longley, A.E. 1926. Chromosomes and their significance in strawberry classification. Jour. Agr. Res. 32:559-568. USA.
- Luby, J.J., J.F. Hancock and J.S. Cameron. 1991. Expansion of the strawberry germplasm base in North America in: Dale, A. and J.J. Luby (eds) The Strawberry into the 21st Century. Timber Press. Portland, Oregon. USA. 288 p.
- Martínez G., A. 1983. Diseños y análisis de experimentos de cruas dialélicas. Segunda edición. Colegio de Postgraduados. México. 252 p.
- 
- \_\_\_\_\_. 1988. Diseños experimentales. Editorial Trillas. México. 756 p.
- Maas, J.L. 1984. Compendium of strawberries diseases. American Phytopathological Society. USA. 138 p.
- Mok, D.W.S. and W.D. Evans. 1971. Chromosome association at diakinesis in the cultivated strawberry. Can. J. Genet. Cytol. 13:231-236. Canada.
- Morrow, E.B., R.E. Comstock and T. Kelleher. 1958. Genetic variance in strawberries. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 72:170-185. USA.
- Namkoong, G. 1979. Introduction to quantitative genetics in forestry. USDA. Forest service. Technical Bulletin No. 1588. USA. 342 p.

- Nguyen, H.T. and D.A. Sleper. 1983. Theory and application of halfsib matings in forage grass breeding. *Theor. Appl. Genet.* 64:187-196. USA.
- Ourecky, D.K. and M.C. Bourne. 1968. Measurement of strawberry texture with an Instron machine. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 93:317-325. USA.
- Powers, L. 1944. Meiotic studies of crosses between Fragaria ovalis and F. ananassa. *J. Agr. Res.* 69(11):435-448. USA.
- Robbins, J.A. and T.M. Sjulín. 1988. Selection for virus tolerance in strawberry seedlings in relation to virus source and plant age. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 113(6):924-927. USA.
- Sangiaco, M.A. and J.A. Sullivan. 1994. Introgression of wild species into the cultivated strawberry using synthetic octoploids. *Theor. Appl. Genet.* 88:349-354. Alemania.
- Scott, D.H. 1951. Cytological studies on polyploids derived from tetraploid Fragaria vesca and cultivated strawberries. *Genetics* 36:311-331. USA.
- \_\_\_\_\_. 1959. Size, firmness and time of ripening of fruit of seedlings of Fragaria x ananassa Duch. crossed with cultivated strawberry varieties. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 74:388-393. USA.
- \_\_\_\_\_ and F.J. Lawrence. 1975. Strawberries in: Janick J. and J.N. Moore (eds) *Advances in Fruit Breeding*. Purdue University Press. West Lafayette, Indiana. USA. 623 p.
- Senanayake, Y.D.A. and R.S. Bringhurst. 1967. Origin of Fragaria poliploids I. Cytological analysis. *Amer. J. Bot.* 54(2): 221-228. USA.

- Shaw, D.V. 1989a. Variation among heritability estimates for strawberries obtained by offspring-parent regression with relatives raised in separate environments. *Euphytica* 44:157-162. Holanda.
- \_\_\_\_\_. 1989b. Genetic parameters and selection efficiency using part-records for production traits in strawberries. *Theor. Appl. Genet.* 78:560-566. Alemania.
- \_\_\_\_\_. 1991a. Genetic variation for objective and subjective measures of fresh fruit color in strawberries. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116(5):894-898. USA.
- \_\_\_\_\_. 1991b. Recent advances in the genetics of strawberry in: Dale, A. and J.J. Luby (eds) *The Strawberry into the 21st Century*. Timber Press. Portland, Oregon. USA. 288 p.
- \_\_\_\_\_. 1993. Genetic correlations between vegetative growth traits and productivity at different within-season intervals for strawberries (*Fragaria X ananassa*). *Theor. Appl. Genet.* 85:1001-1009. Alemania.
- \_\_\_\_\_ and J.J. Hansen. 1993. The inheritance of vegetative growth traits in strawberries (*Fragaria X ananassa*) grown at low temperatures and their relationship to field productivity. *Theor. Appl. Genet.* 87:170-176. Alemania
- \_\_\_\_\_, R.S. Bringhurst and V. Voth. 1987. Genetic variation for quality traits in an advanced-cycle breeding population of strawberries. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 112(4):699-702. USA.
- \_\_\_\_\_. 1989. Genetic parameters estimated for an advanced-cycle strawberry breeding population at two locations. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 114(5):823-827. USA.

- Sherman, W.B., J. Janick and H.T. Erickson. 1966. Inheritance of fruit size in the strawberry. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 89:309-317. USA.
- Simpson, D.W. and D.S. Sharp. 1988. The inheritance of fruit yield and stolon production in everbearing strawberries. Euphytica 38:65-74. Holanda.
- Sjulin, T.M., J.A. Robbins and B.H. Barritt. 1986. Selection for virus tolerance in strawberry. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111(3):458-464. USA.
- Spangelo, L.P.S., C.S. Hsu., S.O. Fejer, P.R. Bedard and G.L. Rousselle. 1971a. Heritability and genetic variance components for 20 fruit and plant characters in the cultivated strawberry. Can. J. Genet. Cytol. 13:443-456. Canadá.
- \_\_\_\_\_ and R. Watkins. 1971b. Inbreed line x tester analysis and the potential of inbreeding in strawberry breeding. Can. J. Genet. Cytol. 13:460-469. Canadá.
- Tai, G.C.C. 1974. A method for quantitative genetic analysis of early clonal generation seedlings of an asexual crop with special application to a breeding population of the potato (Solanum tuberosum L.). Theor. Appl. Genet. 45(4):150-156. Alemania.
- Trejo R., A. 1987. Enfermedades virosas de la fresa en México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 53 p.
- Watkins, R. and L.P.S. Spangelo. 1968. Components of genetic variance in the cultivated strawberry. Genetics 59:93-103. USA.
- \_\_\_\_\_. 1971. Genetics components from full, half and quarter diallels for the cultivated strawberry. Can. J. Genet. Cytol. 13:515-521. Canadá.

- 
- \_\_\_\_\_ and A.T. Bolton. 1970.  
Genetic variance components in cultivated strawberry.  
Can. J. Genet. Cytol. 12:52-59. Canadá.
- Welch, N. 1989. Strawberry production in California.  
University of California, Cooperative extension  
leaflet no.2959. USA.
- Yarnell, S.H. 1931. Genetic and cytological studies on  
Fragaria. Genetics 16:422-454. USA.

# A P P E N D I C E

Cuadro A.1

Grupo de progenitores utilizados para generar las familias de medios hermanos y hermanos completos y claves asignadas para el análisis en el programa SAS. Irapuato, Gto. 1995-1996.

No. del banco de germoplasma y genotipo.*	Número de experimento y número asignado al genotipo dentro del experimento.							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1. Chandler	1	1	1	1	1	1	1	1
2. Dover	2	2	2	2	2	2	2	2
3. Douglas	3	3	3	3	3	3	3	3
4. Fern	4	4	4	4	4	4	4	4
5. Oso grande	5	5	5	5	5	5	5	
6. Pájaro	6	6	6	6	6	6	6	5
7. Parker	7	7	7	7	7	7	7	6
8. Seascape	8	8		8	8		8	
9. Selva	9	9	8	9	9	8	9	7
10. Sn	10	10	9	10	10	9	10	8
11. Solana		11	10		11	10		9
12. IDC-93.5	11	12		11	12		11	
13. IDC-93.11		13			13			
14. IDC-93.12		14			14			
15. IDC-93.13		15			15			
16. IDC-93.14		16			16			
17. IDC-93.21	12	17		12	17		12	
18. IDC-93.22	13			13			13	
19. Tioga	14			14			14	
20. Tufts	15			15			15	
21. Cal-6.11			11			11		10
22. Cal-14.2			12			12		11
23. Cal-15.3			13			13		12

Cuadro A.1 .....Continuación.

No. del banco de germoplasma y genotipo.*	Número de experimento y número asignado al genotipo dentro del experimento.							
	1	2	3	4	5	6	7	8
24. Cal-12.16			14			14		13
25. Cal13.7			15			15		14
26. Cal-13.26			16			16		15
27. Cal-13.44			17			17		16
28. Cal-14.4			18			18		17
29. Cal-15.10			19			19		18
30. Cal-15.11			20			20		19
31. Cal-15.14			21			21		20

\*Los genotipos del 1 al 11, además 19 y 20 son cultivares. Los del 12 al 18 son clones seleccionados en Irapuato, Gto. Los materiales 21 al 31 son clones silvestres de F. chiloensis.

Cuadro A.2 Características físico-químicas del suelo (0-30 cm) donde se ubicaron los experimentos de parámetros genéticos en fresa. Localidad "La presa". Irapuato, Gto. 1995-1996.

Características físicas	Contenido	Clasificación
Arena %	20.2	
Limo %	28.0	
Arcilla %	51.8	
Textura	arcilla	
Características químicas		
pH 1:2	6.9	Neutro
pH extracto de saturación	8.1	alcalino
C.E.x 10 <sup>3</sup>	1.21	
Materia orgánica %	1.13%	pobre
Fósforo asimilable ppm Bray-1	9.0	pobre
Potasio (intercambiable) ppm*	566	muy rico
Calcio (intercambiable) ppm	8149	muy rico
Magnesio (intercambiable) ppm	1049	muy rico
Sodio (intercambiable) ppm	480	rico
Carbonatos %	0.49	
Hierro (extractable DTPA) ppm	6.8	pobre
Manganeso (extractable DTPA) ppm	9.8	mediano
Zinc (extractable DTPA) ppm	2.6	mediano
Cobre (extractable DTPA) ppm	0.7	pobre

\*La relación óptima de K/Mg es 3.25. En este caso es menor de 1, por lo tanto es necesario aplicar potasio.

El análisis fue realizado en el Laboratorio de suelos plantas y aguas del Campo Experimental Bajío, en Celaya, Gto.

Cuadro A.3 Estimación de componentes de varianza.  
Experimento 1. Irapuato, Gto. 1995-1996.

Variables	$V_A$	$V_D$	$V_E$	$V_P$
1. RFGP	396.61 (5)	4359.51 (56)	2988.58 (39)	7744.7
2. RPT	15420.68 (53)	0 (0)	13437.51 (47)	28858.19
3. RFGT	21519.44 (24)	50094.19 (55)	18804.77 (21)	90418.4
4. RTC	243094.1 (54)	89311 (20)	115734.12 (26)	448139.22
5. NFGP	8.83 (24)	16.16 (43)	12.37 (33)	37.36
6. NTFP	659.16 (52)	192.66 (15)	405.18 (33)	1257
7. NTFG	128.72 (22)	345.24 (60)	98.72 (18)	572.68
8. NTFC	10574.46 (62)	2243.68 (13)	4376.17 (25)	17194.31
9. PMFGP	4.08 (27)	0 (0)	10.95 (73)	15.03
10. PMFPT	0.47 (19)	1.09 (44)	0.9 (37)	2.46
11. PMFGT	0.66 (22)	0 (0)	2.38 (78)	3.04
12. PMFRT	0.91 (40)	0.95 (41)	0.43 (19)	2.29
14. DP	0.23 (4)	0 (0)	6.31 (96)	6.54
15. VP	0 (0)	113756 (15)	635836 (85)	749592

( ) Valor porcentual en relación a la varianza fenotípica.  
 $V_A$  = varianza aditiva,  $V_D$  = varianza de dominancia,  $V_E$  =  
varianza del error,  $V_P$  = varianza fenotípica.

Cuadro A.4 Estimación de componentes de varianza.  
Experimento 2. Irapuato, Gto. 1995-1996.

Var.	$V_A$	$V_D$	$V_M$	$V_R$	$V_E$	$V_P$
1. RFGP	3531 (23)	6000 (39)	1098 (7)	43 (0.3)	4968 (31)	15640
2. RPT	7536 (7)	75154 (70)	0 (0)	11020 (10)	13524 (13)	107234
3. RFGT	14184 (18)	18603 (24)	12845 (17)	0 (0)	32074 (41)	77706
4. RTC	175454 (20)	421704 (48)	47774 (5)	58159 (7)	171746 (20)	874837
5. NFGP	19.68 (22)	35.72 (41)	5.39 (6)	1.86 (2)	25.2 (29)	87.85
6. NTFP	638 (22)	1929 (67)	0 (0)	297 (1)	23 (10)	2887
7. NTFG	33.35 (8)	172.54 (39)	68.16 (16)	0 (0)	162.9 (37)	436.95
8. NTFC	12046 (36)	15767 (47)	2617 (8)	2483 (7)	293 (2)	33206
9. PMFGC	0 (0)	15 (59)	0 (0)	0.2323 (1)	10.13 (40)	25.36
10. PMFPT	0.337 (10)	0.4726 (14)	0.1026 (3)	0.1331 (4)	2.4493 (69)	3.4946
11. PMFGT	0 (0)	2.122 (38)	0 (0)	0.1527 (3)	3.269 (59)	5.5437
12. PMFRT	0 (0)	1.9609 (40)	0.4873 (10)	0 (0)	2.449 (50)	4.8972
14. DP	0 (0)	20.124 (73)	2.8618 (10)	0 (0)	4.5257 (17)	27.5115
15. VP	365765 (13)	1709270 (62)	353532 (13)	0 (0)	316429 (12)	2744996

( ) Valor porcentual en relación a la varianza fenotípica.  
 $V_A$  = varianza aditiva,  $V_D$  = varianza de dominancia,  $V_M$  =  
varianza de efectos maternos,  $V_R$  = varianza de efectos  
recíprocos,  $V_E$  = varianza del error,  $V_P$  = varianza fenotípica.

Cuadro A.5                      Estimación de componentes de varianza.  
 Experimento 3. Irapuato, Gto. 1995-1996.

Variabales	V <sub>A</sub>	V <sub>D</sub>	V <sub>E</sub>	V <sub>P</sub>
1. RFGP	1204.93 (60)	372.85 (19)	429.79 (21)	2007.57
2. RPT	7723.44 (66)	692.21 (6)	3317.29 (28)	11732.94
3. RFGT	35271 (45)	23756.2 (30)	20220.85 (25)	79248.05
4. RTC	213821 (32)	277183 (42)	177127.8 (26)	668131.8
5. NFGP	7.92 (65)	1.4 (11)	2.86 (24)	12.18
6. NTFP	189.13 (40)	150.44 (32)	131.76 (28)	471.33
7. NTFG	236.34 (50)	118.84 (25)	118.84 (25)	473.58
8. NTFC	12313.75 (33)	17707.5 (47)	7557.94 (20)	37579.19
9. PMFGP	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
10. PMFPT	0 (0)	8.16 (81)	1.9 (19)	10.06
11. PMFGT	0 (0)	0 (0)	1.63 (100)	1.63
12. PMFRT	0.739 (76)	0.081 (8)	0.15132 (16)	0.97132
14. DP	12.29 (66)	3.866 (21)	2.4 (13)	18.556
15. VP	1695467 (60)	597696 (21)	526719 (9)	2819882

( ) Valor porcentual en relación a la varianza fenotípica.

n.e. = no estimada.

Los significados de los componentes de varianza aparecen en el Cuadro A.3.

Cuadro A.6

Estimación de componentes de varianza.  
Experimento 4. Irapuato, Gto. 1995-1996.

Variablen	V <sub>A</sub>	V <sub>D</sub>	V <sub>E</sub>	V <sub>P</sub>
1. RFGP	0 (0)	20947.35 (84)	4033.43 (16)	24980.78
2. RPT	33353.2 (71)	0 (0)	13342.68 (29)	46695.88
3. RFGT	111450.3 (843)	99391.72 (38)	50514.6 (19)	261356.62
4. RTC	1226591 (78)	101946 (7)	236716.87 (15)	1565253.9
5. NFGP	0 (0)	116.77 (87)	16.9 (13)	133.67
6. NTFP	1108.75 (78)	0 (0)	319.83 (22)	1428.58
7. NTFG	552.87 (38)	675.45 (47)	223.98 (15)	1452.3
8. NTFC	49255.3 (88)	0 (0)	6979.4 (12)	56234.7
9. PMFGP	2.09 (40)	0 (0)	3.13 (60)	5.22
10. PMFPT	0.23 (9)	1.711 (64)	0.714 (27)	2.655
11. PMFGT	0 (0)	1.66 (68)	0.785 (32)	2.445
12. PMFRT	0.882 (55)	0 (0)	0.73 (45)	1.612
14. DP	6.21 (34)	8.178 (45)	3.92 (21)	18.308
15. VP	528468 (39)	489313 (36)	328537 (25)	1346318

( ) Valor porcentual en relación a la varianza fenotípica.  
El significado de los componentes de varianza vienen en el Cuadro A.3.

Cuadro A.7

Estimación de componentes de varianza.  
Experimento 5. Irapuato, Gto. 1995-1996.

Var.	V <sub>A</sub>	V <sub>D</sub>	V <sub>M</sub>	V <sub>R</sub>	V <sub>E</sub>	V <sub>P</sub>
1. RFGP	3180 (9)	15920 (43)	0 (0)	5353 (14)	12583 (34)	37036
2. RPT	23809 (23)	18762 (18)	0 (0)	28868 (27)	34098 (32)	105537
3. RFGT	40479 (17)	66767 (28)	22336 (9)	0 (0)	112811 (46)	242393
4. RTC	354372 (25)	580316 (40)	39346 (3)	100740 (7)	369841 (25)	1444615
5. NFGP	21.9 (12)	65.7 (37)	0 (0)	28.4 (16)	59.92 (35)	175.92
6. NTFP	821.9 (34)	0 (0)	0 (0)	533.2 (22)	1039 (44)	2394.1
7. NTFG	172.9 (12)	509.2 (36)	148.2 (10)	0 (0)	596.3 (42)	1426.6
8. NTFC	18612 (40)	11488 (24)	0 (0)	4858 (10)	11954 (16)	46912
9. PMFGP	596 (40)	0 (0)	0 (0)	362 (24)	533 (36)	1491
10. PMFPT	87.2 (19)	148 (32)	0 (0)	95.8 (21)	135.7 (28)	466.7
11. PMFGT	187 (16)	168 (15)	0 (0)	310 (27)	485 (42)	1150
12. PMFRT	22.9 (9)	113 (43)	0.17 (1)	32.8 (12)	96.7 (35)	266.1
13. FF	1.72436 (38)	0.31596 (7)	0 (0)	1.13152 (25)	1.36619 (30)	4.538
14. DP	0 (0)	5756 (78)	0 (0)	448 (6)	1219 (16)	7423
15. VP	9565271 (0.03)	236823360 (72)	0 (0)	11540978 (.04)	70166535 (27)	328096144

( ) Valor porcentual en relación a la varianza fenotípica.  
Los significados de los componentes de varianza aparecen en el Cuadro A.4.

Cuadro A.8

Estimación de componentes de varianza.  
Experimento 6. Irapuato, Gto. 1995-1996.

VARIABLES	$V_A$	$V_D$	$V_E$	$V_P$
1. RFGP	5193.07 (47)	4937.17 (45)	860.59 (8)	10990.83
2. RPT	37918 (61)	21398 (34)	3061.81 (5)	62377.81
3. RFGT	67353 (54)	8926 (7)	47586.47 (39)	123865.47
4. RTC	80844.2 (6)	736672 (57)	468332.5 (37)	1285848.7
5. NFGP	30.23 (46)	31.07 (47)	5.16 (7)	66.46
6. NTFP	967.47 (65)	392.44 (26)	123.34 (9)	1483.25
7. NTFG	390.9 (52)	61.05 (8)	301.8 (40)	753.75
8. NTFC	7728 (14)	30099.7 (56)	16166.53 (30)	53994.23
9. PMFGP	n.e.	n.e.	n.e.	n.e.
10. PMFPT	428.96 (78)	0 (0)	118.02 (22)	546.98
11. PMFGT	322.8 (12)	1896.1 (73)	384.44 (15)	2603.34
12. PMFRT	57.846 (23)	143.22 (57)	49.4 (20)	250.466
13. FF	0.08896 (4)	2.02132 (83)	0.33086 (13)	2.44114
14. DP	290.74 (5)	4074.11 (75)	1036.77 (20)	5401.62
15. VP	965948456 (26)	1938334920 (52)	792202996 (21)	3695486372

( ) Valor porcentual en relación a la varianza fenotípica.

n.e. = no estimada.

Los significados de los componentes de varianza vienen en el Cuadro A.3.

Cuadro A.9 Estimación de componentes de varianza.  
Experimento 7. Irapuato, Gto. 1995-1996.

Variables	V <sub>A</sub>	V <sub>D</sub>	V <sub>E</sub>	V <sub>P</sub>
1. RFGP	23570.8 (51)	13822.2 (30)	8389.1 (19)	45782.1
2. RPT	30986.14 (28)	39333.76 (36)	38795.73 (36)	109115.63
3. RFGT	287791.6 (67)	102744.3 (24)	38135.2 (9)	428671.1
4. RTC	1047083.5 (56)	561528.2 (29)	274014.42 (15)	1882626.1
5. NFGP	109.52 (50)	71.81 (33)	37.76 (17)	218.69
6. NTFP	805.04 (39)	0 (0)	1239.18 (61)	2044.22
7. NTFG	1647.8 (69)	503.65 (21)	246.96 (10)	2398.41
8. NTFC	24797.49 (50)	15585.61 (32)	8892.02 (18)	49275.12
9. PMFGP	1307.63 (65)	0 (0)	702.65 (35)	2010.25
10. PMFPT	241.52 (60)	76.23 (19)	85 (21)	402.75
11. PMFGT	298.93 (15)	1312.78 (65)	409.18 (20)	2020.89
12. PMFRT	160.89 (78)	3.78 (2) (10)	40.49 (20)	205.16
14. DP	1510.55 (43)	332.37 (0)	1645.25 (47)	3488.17
15. VP	179142970 (69)	0 (0)	79437646 8 (31)	258580616

( ) Valor porcentual en relación a la varianza fenotípica.  
Los significados de los componentes de varianza aparecen en el Cuadro A.3.

Cuadro A.10 Estimación de componentes de varianza.  
Experimento 8. Irapuato, Gto. 1995-1996.

Variabes	V <sub>A</sub>	V <sub>D</sub>	V <sub>E</sub>	V <sub>P</sub>
1. RFGP	7917.16 (72)	2451.98 (22)	665.08 (6)	11034.22
2. RPT	47953 (83)	6905.65 (12)	2686.52 (5)	57545.47
3. RFGT	44717 (23)	107278 (54)	45445.53 (23)	197440.53
4. RTC	259001.5 (32)	335077.15 (41)	213480.94 (27)	807559.59
5. NFGP	51.05 (69)	18.99 (26)	3.53 (5)	73.57
6. NTFP	1302.59 (86)	96.66 (6)	117.59 (8)	1516.84
7. NTFG	289.54 (23)	724.81 (57)	263.69 (20)	1278.04
8. NTFC	19502.39 (48)	9470.69 (23)	11846.78 (29)	40819.86
9. PMFGP	n.e.	n.e.	n.e.	n.e
10. PMFPT	1.69328 (49)	0 (0)	1.79117 (51)	3.48445
11. PMFGT	0.82676 (55)	0 (0)	0.68829 (45)	1.51505
12. PMFRT	0.80828 (70)	0.05108 (4)	0.29721 (26)	1.15657
14. DP	13.627 (65)	5.295 (25)	1.88 (9)	20.845
15. VP	5893344 (68)	1558504 (18)	1249404 (14)	8701252

( ) Valor porcentual en relación a la varianza fenotípica.

n.e. = no estimada.

Los significados de los componentes de varianza vienen en el Cuadro A.3.