

VARIANZAS GENÉTICAS Y HEREDABILIDAD DE CARACTERÍSTICAS VEGETATIVAS Y REPRODUCTIVAS DE LA SOYA (*Glycine max* (L.) Merr)*

Luis H. Camacho**

1. INTRODUCCION

La soya *Glycine max* (L.) Merr., es una leguminosa que exhibe gran variabilidad en características cuantitativas.

En los trabajos de investigación del Programa de Leguminosas del Instituto Colombiano Agropecuario, ICA, se ha estudiado el comportamiento agronómico de diversas variedades de soya y se ha encontrado que tanto la floración como el crecimiento vegetativo varían considerablemente de una variedad a otra. En el medio tropical en el cual el ICA adelanta estas investigaciones (tres grados latitud Norte y 24 grados centígrados de temperatura promedio), el crecimiento de la soya es afectado por el fotoperíodo que en esta zona es de 12 horas, durante todo el año. En estas condiciones, las variedades florecen temprano y por tanto el ciclo de crecimiento se acorta.

La acción de los genes que controlan las dos características cuantitativas que se analizan en este trabajo ha sido estudiada por otros investigadores, principalmente en los Estados Unidos. Brim y Cockerham (2) obtuvieron estimativos significativos de varianza aditiva y varianza de dominancia en altura de planta y período de frutificación. Anand y Torrie (1) estudiaron la heredabilidad y el avance genético en generaciones F₃ y F₄ de tres cruzamientos diferentes y hallaron una heredabilidad de 63 a 82 por ciento para período de frutificación y de 65 a 91 por ciento para altura de planta.

* Contribución del Programa de Leguminosas de Grano y Oleaginosas Anuales. Instituto Colombiano Agropecuario.

** Director Nacional de Leguminosas de Grano y Oleaginosas Anuales. Centro de Investigaciones Agropecuarias. Apartado Aéreo 233, Palmira.

Estos estimativos se obtuvieron con base en la varianza genotípica total. Herencia de altura de planta y de los componentes asociados con esta característica fue estudiada por Caviness y Prongsirivathana (3); la heredabilidad para altura de planta y número de nudos fue relativamente alta; las dos características mostraron un alto grado de dominancia genotípica y su herencia estaba condicionada por un gene principal y otros genes menores o modificadores.

El valor principal de la heredabilidad es cuantificar el progreso que se puede lograr por selección. De acuerdo con Hanson (6) la heredabilidad carece de significado cuando no se especifican las unidades de referencia usadas en la característica que se estudia.

Los estimativos de heredabilidad y avance genético que se presentan en este estudio se obtuvieron a partir de la varianza genética aditiva, la cual fue calculada con base en promedios de progenies F_3 y F_4 replicadas en un solo ambiente.

2. MATERIALES Y METODOS

Poblaciones segregantes en las generaciones F_2 , F_3 y F_4 del cruzamiento Hill x PI 274,454 fueron usadas para estudiar los parámetros genéticos de dos características del crecimiento de la soya designadas en este estudio como período reproductivo y altura de planta en floración.

La primera de estas características se midió contando el número de días transcurridos entre iniciación de floración y maduración; la segunda, midiendo la altura de planta, en centímetros, desde la base del tallo hasta la última yema, en la época de floración.

La variedad Hill es de hábito de crecimiento determinado y ciclo de crecimiento corto. La variedad PI 274,454 es de hábito indeterminado, tallos rastreros y ciclo de crecimiento prolongado.

Las generaciones F_1 y F_2 del cruzamiento Hill x PI 274,454 fueron obtenidas en un umbráculo o casa de malla en el segundo semestre de 1968. De la generación F_2 se tomaron al azar 104 plantas para las observaciones posteriores de este estudio. La semilla de cada planta F_2 se cosechó separadamente y de ella se tomaron al azar cinco semillas que fueron sembradas en el primer semestre de 1969 para producir semillas F_3 provenientes de cada una de las plantas F_2 .

Por cada planta F_2 se obtuvo una familia F_3 . La semilla de las familias así obtenida y la semilla remanente de las plantas F_2 se sembró en dos ensayos replicados que tenían cada uno 104 familias en F_3 (F_2 en F_3) y 104 familias en F_4 (F_2 en F_4). Este experimento se sembró en el segundo semestre de 1969. El diseño experimental fue el de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. En cada parcela se midieron cinco plantas y el promedio de ellas sirvió para el análisis estadístico de la variabilidad. Las familias F_3 y F_4 se analizaron separadamente en la forma indicada en la Tabla 1.

TABLA 1. Cuadrados medios esperados en el análisis de varianza de las progenies estudiadas.

Fuente de variación	Cuadrado medio	Cuadrado medio esperado
F ₂ en F ₃	M ₁	V _e + r V ₂₃
Rep. x F ₂ en F ₃	M ₂	V _e
F ₂ en F ₄	M ₃	V _e + r V ₂₄
Rep. x F ₂ en F ₄	M ₄	V _e

En la Tabla 1, las expresiones V₂₃ y V₂₄ representan la varianza genotípica de las progenies F₂ en F₃ y F₂ en F₄ respectivamente. La expresión V_e representa la varianza ambiental.

Las varianzas genotípicas fueron calculadas de los cuadrados medios del análisis de varianza de la siguiente forma:

$$V_{23} = \frac{M_1 - M_2}{r}$$

$$V_{24} = \frac{M_3 - M_4}{r}$$

Si se asume ausencia de epistasis, las varianzas genotípicas pueden descomponerse, según el modelo Horner *et al.* (7) en varianza aditiva y varianza debida a dominancia como se indica en las ecuaciones siguientes:

$$V_{23} = V_a + 1/4 V_d$$

$$V_{24} = V_a + 1/16 V_d$$

En las ecuaciones anteriores, V_a es la varianza aditiva y V_d es la varianza debido a dominancia.

La heredabilidad (H), se calculó tomando como base el estimativo de varianza aditiva (V_a) para el numerador y la varianza genotípica promedio de las familias F₃ (F₂ en F₃) para el denominador de H. En esta forma la heredabilidad se calculó por medio de la fórmula:

$$H = \frac{r V_a}{M_1} = \frac{4 V_a}{M_1}$$

El avance genético esperado (Gs) fue calculado de la fórmula:

$$G_s = K H \sqrt{\frac{M_1}{4}}$$

en el cual K es el diferencial de selección en unidades de desviación estándar; H es la heredabilidad y $\sqrt{\frac{M_1}{4}}$ es la desviación estándar fenotípica con base en cuatro repeticiones.

3. RESULTADOS Y DISCUSION

Los valores promedios de las dos características en los padres, F₂ y generaciones siguientes se presentan en la Tabla 2.

TABLA 2. Valores promedios de los padres y de las generaciones segregantes.

Característica	Hill	P ₁ 274,454	Promedio parental	F ₂	F ₃	F ₄
Período reproductivo (días)	47	60	54	53	48	50
Altura de planta (cm)	45	120	83	—	81	70

El promedio de período reproductivo en la F₂ fue igual al promedio parental pero superior, al de las generaciones F₃ y F₄.

La circunstancia de que tanto la población F₂ como la variedad Hill hayan crecido en un ambiente diferente al de las demás poblaciones pudo haber influido en la magnitud de los promedios que se comparan. El valor promedio de altura de planta muestra una tendencia decreciente en las generaciones avanzadas en comparación con el promedio parental.

Altura de planta, es un factor que en soya varía considerablemente con la densidad de la siembra; en siembras densas, las variedades tienden a desarrollar mayor altura en tanto que en condiciones de poca competencia hay mayor tendencia al desarrollo de ramificaciones laterales. Esta circunstancia hace que los efectos genotípicos sean afectados por el medio y sugiere la conveniencia de adoptar una escala de transformación de los datos originalmente registrados.

Los resultados del análisis de varianza se muestran en la Tabla 3. Las dos características mostraron diferencias significativas en las dos poblaciones estudiadas lo cual indica que los estimativos de variabilidad genética son mayores que cero. Las pruebas de significación se hicieron teniendo en cuenta los cuadrados medios esperados de la Tabla 1.

TABLA 3. Cuadrados medios del análisis de varianza de las poblaciones F₂ en F₃ y F₂ en F₄.

Fuente de variación	G.L.	Período Reproductivo	Altura de planta
F ₂ en F ₃	103	83.45 **	1.959.58 **
Rep. x F ₂ en F ₃	309	3.34	72.00
F ₂ en F ₄	103	58.00 **	1.144.40 **
Rep. x F ₂ en F ₄	309	6.63	75.13

** Significativo al nivel de 1 por ciento de probabilidad.

La variabilidad genotípica entre progenies fue menor en la F₄ que en la F₃ para las dos características estudiadas. Parece que la varianza de altura de planta está asociada con la magnitud del promedio de esta característica ya que a una varianza de la F₄ corresponde un menor promedio en esta generación. Aunque una transformación logarítmica de los datos sería deseable en este caso, los autores de este artículo optaron por usar la escala original de medida.

Los estimativos de las varianzas genotípicas con su error estándar respectivo y los valores de los coeficientes de variabilidad genética se muestran en la Tabla 4. El error estándar para estos y otros componentes de varianza que se presentan más adelante fue calculado por el método de Comstock y Robinson (4).

TABLA 4. Estimativos de la varianza genotípica y coeficientes de variabilidad genética (C.V.G.) para cada una de las características estudiadas en las poblaciones F₂ en F₃ y F₂ en F₄.

Parámetro estimado	Período reproductivo	Altura de planta
V ₂₃	20.03 ± 2.90	471.89 ± 68.13
V ₂₄	12.84 ± 2.02	267.32 ± 39.97
C.V.G.*	F ₂ en F ₃ = 9.3 F ₂ en F ₄ = 7.1	F ₂ en F ₃ = 26.8 F ₂ en F ₄ = 23.3

* C.V.G. = $\frac{100 \sqrt{V_{23}}}{\bar{X}}$ y $\frac{100 \sqrt{V_{24}}}{\bar{X}}$ para F₂ en F₃ y F₂ en F₄ respectivamente.

Un examen de los valores de los coeficientes de variabilidad genética (C.V.G.), muestra que, para una misma característica la magnitud de la variación genética de la F_3 es ligeramente mayor pero muy similar a la de la F_4 ; esto indica que el genotipo de las plantas F_2 estaba igualmente representado en las familias de las poblaciones F_3 y F_4 y que la diferencia en la magnitud de los promedios no fue causa de variaciones extremas entre las dos generaciones. Teniendo en cuenta el valor de este coeficiente, la variabilidad genética fue mayor para altura de planta que para período reproductivo.

Los estimativos de varianza aditiva, varianza debida a dominancia, heredabilidad y avance genético se presentan en la Tabla 5.

TABLA 5. Estimativos de los componentes de la varianza genética, heredabilidad y avance genético en las dos características estudiadas.

Característica	V_a	V_d	H	G_s^* esperado	G_s observado
Período reproductivo (días)	10.45 \pm 2.86	38.34 \pm 11.47	50.1	4	4
Altura de planta (cm)	199.13 \pm 57.95	1091.04 \pm 231.80	40.6	16	12

* Con base en una proporción de selección del 10 por ciento. ($K = 1.76$).

La magnitud de los componentes de la varianza genotípica indica un alto grado de dominancia para las dos características. El error estándar asociado con los componentes indica que estos parámetros son significativamente mayores que cero en todos los casos; además, los estimativos de los componentes excedieron al doble de magnitud de su respectivo error estándar.

El hecho de que el componente de dominancia haya sido alto en las dos características podría indicar un progreso lento de la selección cuando ésta se practica en las generaciones F_3 y F_4 . Sin embargo, los resultados que se anotan más adelante muestran un avance satisfactorio.

La heredabilidad tiene un valor de 50.1 por ciento para período reproductivo y 40.6 por ciento para altura de planta; estos estimativos parecen bajos en comparación con los obtenidos por Anand y Torrie (1) cuyos resultados fluctuaron entre 73 y 82 por ciento para altura de planta y entre 65 y 91 por ciento para período de fructificación. Los cálculos de estos autores se basaron en varianza genotípica total la cual incluye dominancia y puede, por lo tanto, producir estimativos superiores a los esperados con base en la varianza aditiva, como en el caso de este estudio. El estimativo de la heredabilidad hallado por Caviness y Prongsirivathana (3)

por el método de regresión de familias F_3 en plantas F_2 fue de 52 por ciento que es más próximo al valor que se reporta en este trabajo.

Aunque la heredabilidad obtenida fue moderadamente baja, el avance genético observado fue igual al esperado para período reproductivo y ligeramente inferior al esperado para altura de planta. El cálculo de avance genético permite comparar el promedio esperado con el promedio obtenido en la población seleccionada.

El promedio esperado en la F_4 , de las familias seleccionadas en la F_3 es igual al promedio general de la F_3 más el avance genético; es decir, $81 + 16 = 97$ centímetros para altura de planta, y $48 + 4 = 52$ días para período reproductivo. El promedio observado en el 10 por ciento de las familias seleccionadas fue de 93 centímetros para altura de planta y 52 días para período reproductivo. Estos resultados muestran una concordancia bastante estrecha entre lo postulado con base en consideraciones teóricas y lo alcanzado en la realidad y permiten concluir que la varianza aditiva de estas poblaciones es de suficiente magnitud para conseguir un progreso satisfactorio mediante la selección de progenies.

El número efectivo de genes segregantes que dió origen a la variabilidad fue calculada mediante la fórmula:

$$N = \frac{R^2}{8} \frac{V^a}{V} \quad \text{tomada de Falconer (5).}$$

En esta fórmula: N es número de genes, R la diferencia entre los valores genotípicos extremos y V_a la varianza aditiva. El resultado de este cómputo indica que hay tres genes que controlan el período reproductivo y tres que controlan la altura de la planta.

4. RESUMEN

Estimativos de los componentes de varianza genética, heredabilidad y avance genético de período reproductivo y altura de planta fueron obtenidos en poblaciones F_3 y F_4 del cruzamiento Hill x PI 274,454. Hill es una variedad de altura mediana y ciclo de crecimiento corto; PI 274,454 es de altura y ciclo de crecimiento prolongado. Los estimativos de varianza aditiva y varianza debida a dominancia fueron significativamente mayores que cero en las dos características pero la varianza de dominancia fue mayor que la aditiva en ambos casos. En los estimativos de heredabilidad se obtuvieron valores de 50.1 y 40.6 por ciento para período reproductivo y altura de planta, respectivamente. El avance genético observado fue igual al esperado en la primera de estas características pero inferior en la segunda. Aunque la heredabilidad fue relativamente baja, el avance genético observado indica que la magnitud de la varianza aditiva fue suficiente para conseguir un progreso satisfactorio mediante la selección de progenies.

5. SUMMARY

Estimates of components of genetic variance, heritability and genetic advance were obtained for two traits of soybeans in the F₃ and F₄ generations of the cross Hill x PI 274,454. The variety Hill is short and early. The variety PI 274,454 is tall and late. Estimates of additive and dominance variance were statistically significant, and dominance variance was of greater magnitude than additive variance for both traits. Heritability was 50.1 and 40.6 for reproductive period and plant height respectively. Expected genetic advance was equal to the observed genetic advance for reproductive period, but slightly lower for plant height. Although heritability was relatively low, the observed genetic advance indicated that the additive genetic variance was sufficient to obtain satisfactory progress in selection.

6. BIBLIOGRAFIA

1. ANAND, S.C. and TORRIE, J.H. 1963. Heritability and other traits and interrelationship among traits in F₃ and F₄ generations of three soybean crosses. *Crop. Science*, 3:508-511.
2. BRIM, C.A. and COCKERHAM, C.C. 1961. Inheritance of quantitative characters in soybeans. *Crop Science*, 1:187-190.
3. CAVINESS, C.E. and PRONGSIRIVATHANA, C. 1968. Inheritance and association of plant height and its components in soybean cross. *Crop. Science*, 8:221-224.
4. COMSTOCK, R.E. and ROBINSON, H.F. 1951. Consistency of estimates of variance components. *Biometrics*, 7:75-82.
5. FALCONER, D.S. 1960. Introduction to quantitative genetics. Ronald Press, New York. 365 p.
6. HANSON, W.D. 1963. Heritability. *In* Statistical Genetics and Plant Breeding. Publ. 982, National Academy of Science. pp. 125-140.
7. HORNER, T.W.; R.E. COMSTOCK and H.F. ROBINSON. 1955. Non-allelic gene interactions and the interpretation of quantitative genetic data. *North Carolina Exp. Tech*, (Bulletin 118).