

ANÁLISIS GENÉTICOS EN DÍAS A FLORACIÓN Y OTROS CARACTERES EN CEBADA DE DOS HILERAS*

GENETIC ANALYSIS OF DAYS TO FLOWERING AND OTHER CHARACTERISTICS OF TWO-ROWED BARLEY

Jesús Héctor Esparza Martínez¹

A. Earl Foster²

RESUMEN

Se realizaron análisis genéticos de días a floración, número de tallos, altura de la planta, rendimiento, peso, llenado y chupado del grano en tres cruces de cebada (*Hordeum vulgare* L.) de dos hileras, participando cuatro variedades. Las poblaciones P₁, P₂, F₁, F₂, BC₁ y BC₂, de cada cruce se sembraron y evaluaron en las localidades de Fargo y Prosper, Dakota del Norte. El comportamiento de medias dentro de las cruces generalmente fue diferente excepto para el número de tallos. La comparación de éstas en las generaciones sugiere que: floración tardía fue dominante sobre temprana, alto peso del grano fue dominante comparado con bajo, el llenado del grano fue influenciado por la acción de genes aditivos, la relación entre rendimiento y días a floración no fue consistente entre las cruces, los valores r positivo fueron bajos. Los resultados indican que es posible seleccionar madurez temprana en segregantes de alto rendimiento con buen llenado del grano. El mayor vigor híbrido con respecto al promedio de los progenitores fue similar entre las cruces para días a floración, pero no se detectaron diferencias con el progenitor más tardío. La depresión endogámica fue menos consistente para rendimiento y días a floración. La falta de uniformidad para las estimaciones de la depresión endogámica es probable que esté relacionada a la variación del medio ambiente y su influencia en el tipo de acción génica. La proporción de las varianzas aditivas y dominantes fue inconsistente entre las cruces para días a floración y rendimiento. Estos datos sugieren que la selección para esos caracteres deberá retrasarse a generación posterior a la F₂. Los valores de heredabilidad para rendimiento fueron más consistentes entre las estimaciones en el sentido amplio que en el estricto. Las

* Artículo enviado al Comité Editorial, Área Agrícola, el 10 de noviembre de 1998.

¹ Ph. D. Investigador del Programa de Tecnología de Semillas en el Campo Experimental La Laguna, CIR-Norte Centro, INIFAP. celala@halcon.laguna.uaq.mx

² Ph. D. Professor Emeritus NDSU. Department of plant sciences. Loftsgard Hall, Fargo ND 58105 USA.

evaluaciones de avance genético resultaron bajas debido a la falta de varianza aditiva, las correspondientes a los efectos genéticos indican que los de los aditivos son más importantes para días a floración, rendimiento, peso, llenado y chupado del grano. No se tuvo consistencia sobre las cruces en las estimaciones de los efectos genéticos para número de tallos, éstos indican que altura de planta responde al medio ambiente. Las generaciones fueron influenciadas por epistasia, a menudo en gran medida, tanto para los efectos aditivos como para dominante. Evaluaciones de aditividad y dominancia en la presencia de epistasia es problema.

Palabras clave: *Hordeum vulgare* L., análisis genéticos, floración.

SUMMARY

Genetic analysis of heading date, tiller number, plant height, grain yield, kernel weight, and plump and thin kernels were made in three two-rowed barley (*Hordeum vulgare* L.) crosses involving four cultivars. Six populations, P₁, P₂, F₁, F₂, BC₁ and BC₂, from each cross were grown and evaluated at two locations, Fargo and Prosper, North Dakota. Parental means within crosses generally were different except for tiller number. Comparison of generation means suggested that late heading was dominant to early, high kernel weight was dominant to low, and kernel plumpness was influenced by additive gene action. The relationship between yield and heading date was not consistent among crosses and positive r values were quite low. It should be possible to select early maturing, high yielding segregates with plump kernels. Heterosis over the mid-parent was quite similar among crosses for heading date, but there was no Heterosis over the late parent. Inbreeding depression was less consistent for yield and heading date. The lack of uniformity for estimates of inbreeding depression can be related to environmental variation and to its influence on type of gene action. The ratio of additive to dominance variance was inconsistent among crosses for heading date and yield. These data suggest selection for these characters should be delayed past the F₂ generation. Values of heritabilities obtained for grain yield were more consistent among broad sense than narrow sense estimates. Genetic advance estimates were low due to lack of additive variance. Estimates of genetic effects indicate additive effects are most important for heading date, grain yield, kernel weight, and plump and thin kernels. There was no consistency over crosses in estimates of genetic effects for tiller number. Genetic effects indicate plant height is responsive to environment. Generations were influenced by epistasia, often to as great an extent as by additive or dominance effects. Measurement of additivity and dominance in the presence of epistasia posed a problem.

Key words: *Hordeum vulgare* L., genetic analysis, heading date.

INTRODUCCION

La cebada (*Hordeum vulgare* L.) es un cultivo con un alto potencial en diversas regiones del mundo. En México es un cultivo importante, especialmente en áreas como la Mesa Central (estados de Hidalgo, Puebla, Tlaxcala y México), donde se cultiva en una superficie aproximada de 200,000 hectáreas (Esparza, 1978). La preferencia que los agricultores tienen por la cebada se debe a las condiciones climáticas particulares de esta región, tales como la lluvia escasa y mal distribuida, presencia de heladas tempranas y tardías, de tal forma que el agricultor dispone de aproximadamente "90 días" para cultivar este cereal con mayor seguridad. El rendimiento promedio es de 1200 kg/ha, pero varía de 500 a 4000 kg/ha, debido principalmente a que resulta afectado por los problemas mencionados. Las variedades comerciales que se recomiendan para esta región bajo condiciones de temporal, se cosechan 110 a 125 días después de la siembra. Este estudio se realizó con el objetivo de conocer la herencia de días de floración y su asociación con otros caracteres en cebada de dos hileras, y así facilitar la obtención de nuevas variedades que aseguren una buena cosecha en condiciones tan limitantes.

El estudio de la herencia de la precocidad ofrece dos aspectos interesantes (Goldberg, 1975): 1). Su utilización en los programas de mejoramiento; 2). Considerando que es la etapa final de una serie compleja de eventos, ofrece la posibilidad de analizarla mediante su variación continua, empleando métodos que auxilien en la identificación, localización y estudio de efectos individuales de algunos de los genes responsables de esta variación continua.

Johnson *et al.* (1966) estudiaron los mecanismos de herencia de siete caracteres en planta y semilla en la F_2 , retrocruzas y generaciones segregantes de trigo (*Triticum aestivum* L.), encontraron que la madurez temprana (precocidad) era controlada por un simple par de genes con acción génica dominante. La heredabilidad para días a la madurez fue suficientemente alta para indicar que la

selección en la F_2 para ese carácter debería ser efectiva. En el análisis para altura de planta de esa población, la información en varianzas y medias sugirió que más de un tipo de acción génica estaba operando. La porción predominante de la varianza total entre generaciones indicaba que podrían ser atribuibles a los efectos acumulativos aditivos. Sin embargo, éstos también determinaron la existencia de efectos de dominancia y epistasis, presentes aunque en menor proporción.

Derera *et al.* (1968) encontraron que la precocidad explicaba del 40 al 90% de la variación para resistencia a sequía en variedades de trigo (*Triticum aestivum* L.) en dos años, respectivamente. Lewin y Sparrow (1975) encontraron que el tamaño de grano, en contraste con el rendimiento, estaba correlacionado negativamente con días a madurez, por lo que las variedades de trigo precoz exhibieron el grano más grande después de pasar por la condición de sequía. El tamaño fue el menos afectado por sequía en las variedades precoces.

Common y Klinck (1981) señalaron que el número de tallos por planta es altamente influenciado por factores ambientales, pero concluyeron que el mejoramiento para ciertos patrones de amacollamiento era factible. La planta ideal podría tener número limitado de tallos por planta individual. Lauer y Simmons (1988) determinaron que el número de tallos por planta y especialmente los no sobrevivientes, contribuyeron en cantidades apreciables de asimilados (energía fotosintética) que se le restaba al tallo principal y secundarios sobrevivientes durante el crecimiento primario, dicho factor debería considerarse en la evaluación final del valor agronómico de los tallos en cebada.

Borthakur y Pohlman (1970) estudiaron la heredabilidad y el avance genético para peso del grano en cebada, reportaron como se esperaba, que métodos diferentes de cálculo darían distintos resultados de heredabilidad.

Rasyad y Sanford (1992) observaron una correlación genética significativa ($GG = 0.99$, $P < 0.01$) entre el peso del grano a los 20 días después

de la floración y el crecimiento del grano. Las heredabilidades tuvieron un rango de 0.16 a 0.80 para el período efectivo de llenado y días a floración en las líneas progenitoras. Concluyen que es posible realizar una selección indirecta utilizando determinaciones de peso de grano 20 días después de la floración, para detectar materiales con mayor peso de grano en el desarrollo de materiales precoces.

Hockett (1993) establece que el valor más grande para heterosis ocurrió entre cebadas de dos hileras con progenitores no relacionados, pero los F_1 con la mejor calidad maltera se ubicaron en cruza provenientes de progenitores consanguíneos o cercanos con alta calidad maltera.

Mather (1949) propone un modelo genético que permite la partición de variación heredable en aditividad, dominancia y componentes epistáticos.

Como continuación de estos estudios, la presente investigación se llevó a cabo para determinar el comportamiento de medias en días a floración, número de tallos (amacollamiento), altura de planta, rendimiento, peso de grano y semillas chupadas *versus* bien desarrolladas (llenas). Se estimaron también coeficientes de correlación simple entre éstas, en tres cruzamientos de cebada de dos hileras. Para el logro de los objetivos se formaron seis generaciones (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , BC_1 y BC_2) por cada cruza, sembrándose en las localidades de Fargo y Prosper, Dakota del Norte. Heterosis, depresión endogámica, partición de componentes de varianza genética, heredabilidad y avance genético se evaluaron únicamente para días a floración y rendimiento.

MATERIALES Y METODOS

En Fargo, North Dakota se estableció un programa de hibridación para el análisis genético de cebadas de dos hileras como continuidad del programa mexicano; en este estudio se compararon cuatro genotipos de cebada de dos hileras, sus características se indican a continuación:

SP2: se introdujo de Argentina y su cosecha en México es 86 días después de la siembra durante el verano.

Chevalier: es una variedad proveniente de la colección mundial de cebada, con buen comportamiento agronómico y se cosecha en 112 días en el verano en México.

WI-2269: se obtuvo de la colección mundial de cebada y en México su cosecha se realiza 86 días después de la siembra durante el verano.

Mona: es de Suecia y se utiliza como fuente de precocidad en el programa de mejoramiento en la Universidad de Dakota del Norte (NDSU).

Procedimiento

Los progenitores (líneas puras) se sembraron en el invernadero de la localidad de Fargo, North Dakota, en el verano de 1981, donde se realizaron las cruza: Mona/Chevalier, WI-2269/Chevalier y SP2/Chevalier.

Los progenitores y las F_1 se sembraron en el invernadero y las siguientes cruza y retrocruza fueron:

Cruzas	Retrocruzas
Mona/Chevalier	Mona/Chevalier/Mona
WI-2269/Chevalier	Mona/Chevalier/ Chevalier
SP2/Chevalier	WI-2269/Chevalier/ WI-2269 WI-2269/Chevalier/ Chevalier
	SP2/Chevalier/SP2
	SP2/Chevalier/Chevalier

Las plantas F_1 que no se usaron en las retrocruzas se autofecundaron para obtener la semilla F_2 .

Los progenitores, F_1 , F_2 , y las dos retrocruzas, BC_1 y BC_2 , de cada cruce se establecieron bajo un diseño de bloques al azar en las localidades de Fargo y Prosper, North Dakota. Los tres experimentos consistieron de cuatro repeticiones y dentro de cada una de éstas se establecieron al azar 11 surcos, según se indica a continuación:

Población (generaciones) Número de surcos

P_1	1
P_2	1
$F_1 (P_1 \times P_2)$	1
$F_2 (F_1 \text{ autofecundada})$	4
BC_1 (retrocruzas de F_1 al P_1)	2
BC_2 (retrocruzas de F_1 al P_2)	2

Se sembraron en forma manual 30 semillas a una distancia de 10 cm entre éstas, en surcos de tres metros, con una separación de 30 cm

Los datos se obtuvieron sobre la base de plantas individuales para los caracteres siguientes:

Días a floración: número de días después del 31 de mayo cuando el 50 % de las espiguillas estaba por arriba de la hoja bandera.

Número de tallos: cantidad de tallos por planta.

Altura de planta: medida en centímetros desde el suelo hasta la base de la espiga.

Rendimiento de grano: peso en gramos del total de una planta.

Peso del grano: peso en gramos de 50 granos de cada planta.

Grano lleno y chupado: se determinó del peso total de cada planta, usando cribas.

Los granos llenos fueron los que se quedaron en la parte superior de la criba 2.38x19.05 y los chupados los que pasaron a través de la criba 1.98x19.05, los valores se expresaron en porcentaje. Las plantas se cosecharon individualmente en cada generación. Por cruce de cebada establecida en la localidad de Fargo y Prosper se cosecharon plantas en cada generación en la forma siguiente: 20 plantas en cada línea pura progenitora, 20 en la F_1 , 80 en F_2 y 40 en cada progenie de las retrocruzas.

Análisis de datos

Se efectuó una comparación de medias dentro de cada generación, a través de la prueba de rango múltiple de Duncan para cada carácter determinado. Se estimaron valores de correlación lineal simple entre rendimiento, días a floración, número de tallos, altura de planta, peso del grano, grano lleno y chupado.

La información siguiente se determinó sólo para las variables días a floración y rendimiento:

Estimación de heterosis y desviaciones de aditividad.

La heterosis se calculó como el porcentaje de incremento de la F_1 con relación al promedio de los progenitores y del mejor progenitor.

La heterosis arriba de la media de los progenitores = $[F_1 - 1/2(P_1 + P_2)] / 1/2(P_1 + P_2) \times 100$, y la heterosis sobre el progenitor más alto = $[(F_1 - HP) / HP] \times 100$

Depresión endogámica se expresó como el porcentaje de reducción del promedio de la F_2 abajo de la F_1 y se calculó como = $(F_1 - F_2) / F_1 \times 100$

Estimación de componentes de la varianza genética.

Varianzas aditivas (A) y dominancia (D) se estimaron por el método de partición de Mather (1949), utilizando las varianzas de los progenitores, F_1 , F_2 y las retrocruzas recíprocas.

Los componentes de la varianza fenotípica en la generación F_2 son:

$$VF_2 = 1/2A + 1/4D + VE, \text{ y } (VBC_1 + VBC_2) = 1/2A + 1/2D + VE$$

La porción heredable de la varianza se obtiene por la substracción de la varianza del ambiente, VE, la cual se estima por: $VE = (VP_1 + VP_2 + VF_1)/3$, donde VP_1 , VP_2 , VF_1 , VF_2 , VBC_1 y VBC_2 = varianzas de los progenitores, F_1 , F_2 y retrocruzas respectivas.

- A = Sumatoria de la varianza aditiva
D = Sumatoria de la varianza dominante

La estimación de la varianza, D es

$(VBC_1 + VBC_2) - VF_2 = (1/2A + 1/2D) - (1/2A + 1/4D) = 1/4 D$, y D se obtiene multiplicando $1/4D$ dentro de la fórmula de VF_2 , la varianza aditiva, A, es obtenida.

Estimación de heredabilidad y avance genético.

Heredabilidad se estimó usando dos métodos. Primero la heredabilidad en el sentido amplio H_2b se obtuvo como se indica a continuación:

$$H_2b = (VF_2 - VE)/VF_2$$

donde $VE = (VP_1 + VP_2 + VF_1)/3$

Segundo, la heredabilidad en el sentido estricto H_2n se estimó a través de los componentes de las varianzas de Mather: $H_2n = 1/2 A/VF_2$ donde la varianza aditiva se obtuvo como se mostró anteriormente.

Avance genético, Gs, se estimó por la fórmula siguiente: $Gs = H \times Gp \times K$, donde:

H = Heredabilidad en el sentido estricto

- Gp = Desviación estándar fenotípica
K = Diferencial de selección, 1.755 al 10% de intensidad de selección.

RESULTADOS Y DISCUSION

Las F_1 en cuatro de los seis casos fueron intermedias con relación a los progenitores y significativamente más precoces que el progenitor tardío (Cuadro 1). Las medias en la F_2 no siguieron un comportamiento con relación a las F_1 . En la localidad de Prosper fueron más precoces que las F_1 , la cruza WI-2269/Chevalier en la localidad de Fargo fue más tardía que la F_1 y las medias de la F_2 no fueron diferentes de sus respectivas F_1 . Las medias de las retrocruzas dentro de las cruzas fueron significativas y diferentes entre ellas. Con esta información no es posible definir un comportamiento de la acción de los genes para este caso. Las cruzas fueron consistentemente altas en número de tallos, no obstante la escasa diversidad entre los progenitores para este carácter, se observa en los resultados de la progenie. Las F_1 no fueron significativamente diferentes en los progenitores altos excepto para la cruza WI-2269-Chevalier, donde la F_1 fue cercana a la media de los progenitores. Las medias de las F_2 tendieron a ser iguales a las de la F_1 . Estos datos sugieren que plantas altas son dominantes sobre plantas bajas. Las medias de los progenitores para el carácter rendimiento fueron significativamente diferentes, excepto para la cruza Mona/Chevalier. La media de rendimiento no difirió significativamente de sus F_1 . El progenitor común Chevalier tuvo un mayor peso de grano que Mona o SP₂ en ambas localidades y que WI-2269 en Prosper. El peso de grano en la F_1 fue de comportamiento errático, pero tendió a estar cercano al del progenitor de grano más pesado. En la F_2 el peso de grano presentó la misma tendencia al superar las F_1 de las retrocruzas, y el mismo comportamiento de sus progenitores respectivos. Chevalier tuvo mejor llenado del grano que Mona y WI-2269 en la localidad de Prosper. Las F_1 tendieron a ser intermedias entre los progenitores de la F_1 . Esta información sugiere acción aditiva de los genes para llenado del grano. Chevalier fue diferente de Mona únicamente en Prosper, pero no de WI-2269 ó SP₂. Tampoco lo fue de las F_1 ó F_2 excepto de la F_2 en la localidad de Prosper.

Cuadro 1. Comportamiento de medias por generaciones en cruzas de cebada de dos hileras, para días a floración, número de tallos, altura de planta, rendimiento, peso del grano, llenado y chupado del grano. Fargo y Prosper y Dakota del Norte E.U.A. 1982.

Generaciones	<u>Mona/Chavalier</u>		<u>WI-2269/Chevalier</u>		<u>SP2/Chevalier</u>	
	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper
	<u>Días a floración (Días después del 5/31)</u>					
P ₁	25.90a*	28.11ab	19.05d	21.16c	17.16d	18.28d
P ₂	22.08d	23.32c	22.22a	23.78ab	22.17a	23.69ab
F ₁	24.73b	28.10b	20.31c	22.10c	20.89b	22.42b
F ₂	24.49b	23.89c	21.03b	20.96c	21.01b	21.13c
BC ₁	25.17ab	29.52a	20.10c	23.28b	17.78c	23.25ab
BC ₂	23.54 c	23.24 c	21.92 a	24.60 a	22.24 a	24.23 a
	<u>Número de tallos</u>					
P ₁	13.35ab	10.05a	15.20a	12.95a	14.55a	11.90ab
P ₂	12.25ab	11.05a	14.20ab	11.70a	13.95ab	12.30ab
F ₁	14.25a	10.90a	14.90a	11.10a	14.60a	13.29a
F ₂	13.04ab	11.15a	15.22a	12.70a	13.28ab	11.25ab
BC ₁	11.70b	7.33b	14.00ab	12.15a	12.35b	7.79c
BC ₂	12.28ab	11.22a	12.40b	10.36a	11.85b	10.02bc
	<u>Altura de planta (cm)</u>					
P ₁	62.55b	55.95b	61.85d	48.85c	63.85d	54.55b
P ₂	71.15a	61.50a	72.80a	61.80a	70.60bc	62.75a
F ₁	72.45a	63.80a	66.85c	59.60ab	71.27b	61.00a
F ₂	71.38a	65.90a	69.28b	61.71a	73.04Ab	62.54a
BC ₁	65.54b	54.83b	63.06d	57.28b	68.71c	51.83b
BC ₂	73.56a	64.04 ^a	71.98a	59.67ab	73.80a	60.63a
	<u>Rendimiento (g)</u>					
P ₁	12.42bc	7.59b	10.17b	6.09b	8.29d	5.81dc
P ₂	11.62bc	8.91ab	12.55a	9.09a	13.31a	9.52a
F ₁	15.43a	9.18ab	11.67ab	7.98ab	11.93ab	9.35a
F ₂	13.39ab	10.14a	12.21a	8.72a	11.55ab	7.90ab
BC ₁	10.32c	5.35c	10.12b	8.72a	9.51dc	4.39d
BC ₂	12.86b	9.37b	11.05ab	7.91ab	10.92bc	6.78bc

Continúa Cuadro I ...

Cuadro 1. Continúa...

Generaciones	Mona/Chevalier		W1-2269/Chevalier		SP2/Chevalier	
	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper
<u>Peso del grano (g)</u>						
P ₁	2.35b	1.91c	2.47bc	1.93c	2.36c	2.21ab
P ₂	2.59a	2.29a	2.53ab	2.36a	2.47b	2.31a
F ₁	2.55a	2.12b	2.54ab	2.25ab	2.60a	2.12b
F ₂	2.56a	2.28a	2.54ab	2.32ab	2.56a	2.26ab
BC ₁	2.42b	1.94c	2.39c	2.17b	2.52ab	1.92c
BC ₂	2.61a	2.24ab	2.60a	2.21ab	2.61a	2.19ab
<u>Llenado del grano (%)</u>						
P ₁	85b	40c	92 ^a	52c	88b	73ab
P ₂	91a	70a	91 ^a	94a	87b	77a
F ₁	89ab	58b	89 ^{ab}	71b	91ab	67ab
F ₂	89ab	77a	91 ^a	79b	90ab	73ab
BC ₁	85b	51b	85b	64bc	91ab	56c
BC ₂	92a	70a	93 ^a	71b	93a	66b
<u>Grano chupado (%)</u>						
P ₁	1.0a	14.0a	0.4b	11.0a	0.7a	4.0b
P ₂	0.7a	7.0b	0.6b	7.0ab	1.0a	6.0ab
F ₁	0.9a	6.0bc	0.7b	7.0ab	0.4a	7.0ab
F ₂	0.8a	4.0c	0.8b	5.0b	0.8a	6.0ab
BC ₁	1.0a	9.0c	3.0a	6.0b	0.7a	9.0a
BC ₂	0.6a	6.0bc	0.4b	6.0b	0.6a	8.0ab

* Medias con la misma letra no son diferentes significativamente basado en la prueba de rango múltiple de Duncan (P= 0.05).

En el Cuadro 2 se presentan los coeficientes de correlación para siete caracteres y para cada una de las tres cruza en las dos localidades; a pesar de que la mayoría de los coeficientes de correlación son pequeños, estadísticamente son significativos. Valores de r abajo de 0.4 tienen significancia debido a que indican la relación entre los dos caracteres que explican una pequeña parte de la variación total. Altos coeficientes de correlación generalmente fueron óptimos entre los siguientes pares de caracteres, independientemente de la crusa o localidad: Número de tallos *versus* rendimiento (positivo), peso del grano *versus* llenado del grano (positivo). Una correlación positiva entre

rendimiento y altura de planta en cebada fue reportada por Robertson y Koonce (1936). La asociación entre número de tallos por planta *versus* altura de planta, y rendimientos *versus* peso del grano fue menos consistente. Esta información indica que el material segregante para alto rendimiento podría tener una planta de mayor altura y un elevado número de tallos. El material segregante para alto rendimiento, con alto peso del grano y buen llenado de éste, es posible seleccionarlo con valores r, donde siempre se comportan como positivos. La relación entre rendimiento y días a floración resultó inconsistente en las diversas cruza y los valores positivos de r fueron bajos.

Cuadro 2. Coeficientes* de correlaciones entre siete caracteres con gase en planta individuales en cruza de cebada de dos hileras. Fargo y Prosper Dakota del Norte E.U.A. 1982.

	Tallos	Altura	Rendimiento	P grano	Llenado	Chupado
Mona/Chevalier en Fargo						
Días a floración	-.16**	-.06	-.12*	-.02	-.05	-.10
Número de tallos		.28**	.82**	-.18**	-.12*	-.19**
Altura de planta			.46**	.41**	.29**	-.19**
Rendimiento				.08	.12*	-.02
Peso del grano					.82**	-.60**
Llenado del grano						-.75**
Mona/Chevalier en Prosper						
Días a floración	-.52**	-.24**	-.45**	-.51**	-.55**	.26**
Número de tallos		.61**	.88**	.47**	.43**	-.27**
Altura de planta			.74**	.53**	.50**	-.29**
Rendimiento				.58**	.53**	-.35**
Peso del grano					.86**	-.67**
Llenado del grano						-.68**
WI-2269/Chevalier en Fargo						
Días a floración	-.08	.53**	.10	.32**	.21**	-.15*
Número de tallos		.01	.83**	-.09	-.05	-.04
Altura de planta			.29**	.42**	.23**	-.12*
Rendimiento				.16**	.07	-.12*
Peso del grano					.73**	-.58**
Llenado del grano						-.74**
WI-2269/Chevalier en Prosper						
Días a floración	-.61**	-.56**	-.57**	-.59**	-.46**	.42**
Número de tallos		.48**	.86**	.45**	.20**	-.37**
Altura de planta			.61**	.70**	.47**	-.37**
Rendimiento				.58**	.28**	-.43**
Peso del grano					.66**	-.70**
Llenado del grano						-.52**

Continúa Cuadro 2 ...

Cuadro 2 Continúa ...

	Tallos	Altura	Rendimiento	P grano	Llenado	Chupado
SP2/Chevalier en Fargo						
Días a floración	-.04	.20**	.20**	.20**	0	-.01
Número de tallos		-.03	.70**	-.14*	-.19**	.13*
Altura de planta			.31**	.38**	.22**	-.07
Rendimiento				.23**	-.04	-.03
Peso del grano					.60**	-.51**
Llenado del grano						-.64**
SP2/Chevalier en Prosper						
Días a floración	-.59**	-.36**	-.51**	-.48**	-.48**	.39**
Número de tallos		.56**	.86**	.53**	.43**	-.41**
Altura de planta			.67**	.59**	.52**	-.31**
Rendimiento				.59**	.50**	-.42**
Peso del grano					.82**	-.71**
Llenado del grano						-.61**

* Significativo al 5%

** Significativo al 1%

- Para el total de los caracteres hubo una amplitud de 246 a 300.

La estimación de heterosis es específica para cada cruce en particular y ésta es afectada por el medio ambiente (Cuadros 3 y 4). Los genes en los cuales difieren dos líneas no serán los mismos para el total de los pares de líneas, de tal forma que pares de líneas distintas tendrán valores de heterosis diferentes. La falta de variabilidad entre los progenitores para días a floración contribuyó para los valores bajos y negativos, evaluados en heredabilidad sobre la media y el progenitor más tardío, respectivamente. Las estimaciones de heterosis para rendimiento de grano en las diferentes cruces fueron variables. La depresión endogámica, medida como $(F_1 - F_2)/F_1 \times 100\%$, fue poco consistente en estas cruces. La falta de uniformidad en las estimaciones de la depresión endogámica, probablemente se deba a la variación del medio ambiente y su influencia en las diferentes generaciones bajo estudio. Otro estimador de la depresión endogámica se obtiene de la partición de la varianza genética, ejemplo, $A + 0.5D$. Los dos estimadores de la depresión endogámica fueron consistentes únicamente en algunos casos. Para que ésta se presente depende de la depresión de dominancia. Loci sin dominancia (ejemplo un loci donde $d=0$) no causa depresión endogámica o heterosis, (Falconer, 1981).

La heredabilidad en el sentido amplio estuvo en un rango de cero a 90 por ciento para floración como se observa en el Cuadro 3, y de cero a 47 por ciento para rendimiento como se muestra en el Cuadro 4. Los estimadores en el sentido estricto generalmente fueron más bajos que los correspondientes en el sentido amplio.

Las estimaciones en el avance genético (Gs), el cual evalúa la proporción de una ganancia esperada bajo una selección dirigida fue inconsistente entre cruces, y en algunos casos fue cero debido a la falta de varianza aditiva. Sin embargo, se esperaría algún progreso en la F_3 al seleccionar en la F_2 un 10 % de lo mejor.

Cuando la secuencia fue apropiada en el modelo genético, la variabilidad considerada por efectos aditivos estuvo en un rango de 24 a 94%. (Cuadro 5). Aditiva x epistasis aditiva se consideró en 24% de la variabilidad en la cruce Mona/Chevalier en la localidad Prosper, y dominancia x dominancia estimada en 25% de la variabilidad en Prosper para la cruce WI-2269/Chevalier. Con los resultados anteriores se concluye que los efectos de los genes involucrados en la herencia de días a floración son principalmente aditivos.

Cuadro 3. Heterosis, depresión endogámica, estimación de variaciones aditivas y dominantes, heredabilidad y ganancia genética para días a floración en tres cruces en cebada de dos hileras. Fargo y Prosper, Dakota del Norte. E.U.A. 1982.

Estimación de	Mona/Chevalier		WI-2269/Chevalier		SP2/Chevalier	
	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper
Heterosis (%)						
arriba de la media de los padres	2.28	8.85	-1.57	0.61	6.20	6.80
arriba del padre más alto	-4.51	-0.74	-8.59	-7.06	-5.77	-5.36
Depresión endogámica (%)	0.97	14.98	-3.54	5.11	-0.57	5.75
Partición de la varianza genética						
aditiva (A)	7.56	5.99	0.56	-30.82	2.58	-0.91
dominante (D)	6.13	-3.82	-1.76	-36.69	1.21	4.46
Heredabilidad (%)						
H_2^b	90	09	0	0	70	0
H_2n (1/2 A/VF ₂)	49	26	28	0	48	0
Ganancia genética						
Gg, (H×dsp×K)	3.35	2.17	0.68	0	1.95	0

Cuadro 4. Heterosis, depresión endogámica, estimación de variaciones aditivas y dominantes, heredabilidad y ganancia genética para días a rendimiento en tres cruces en cebada de dos hileras. Fargo y Prosper, Dakota del Norte. E.U.A. 1982.

Estimación de	Mona/Chevalier		WI-2269/Chevalier		SP2/Chevalier	
	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper
Heterosis (%)						
arriba de la media de los padres	28.37	11.34	2.72	5.14	10.46	22.06
arriba del padre más alto	24.23	3.14	-7.01	-12.21	-10.36	-1.68
Depresión endogámica (%)	13.21	-10.45	-4.62	-9.27	3.19	15.51
Partición de la varianza genética						
aditiva (A)	13.22	12.94	23.31	-12.55	13.41	-2.98
dominante (D)	-9.46	-11.18	-12.18	16.62	-14.19	-.44
Heredabilidad (%)						
H_2^b	16	07	47	22	0	0
H_2n (1/2 A/VF ₂)	59	55	98	0	91	0
Ganancia genética						
Gg, (H×dsp×K)	4.89	4.66	8.36	0	6.12	0

Cuadro 5. Variabilidad explicada por los efectos genéticos del modelo genético para días a floración , número de tallos, altura de planta, rendimiento, peso del grano, llenado y chupado del grano, expresado en porcentaje. 1982.

Modelo	Mona/Chevalier		WI-2269/Chevalier		SP2/Chevalier	
	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper
	Días a floración					
	94	54	92	23	84	49
-d	99	57	92	25	96	55
-d+aa	99	86	98	48	99	61
-d+aa+ad	99	98	98	48	99	74
-d+aa+ad+dd	100	100	100	100	100	100
	Número de tallos					
	0	45	39	38	2	2
-d	6	45	39	46	7	19
-d+aa	7	48	44	64	11	20
-d+aa+ad	23	75	66	74	11	39
-d+aa+ad+dd	100	100	100	100	100	100
	Altura de planta					
	76	45	90	50	54	55
-d	88	51	90	65	77	56
-d+aa	91	67	95	86	97	66
-d+aa+ad	98	81	99	97	99	79
-d+aa+ad+dd	100	100	100	100	100	100
	Rendimiento					
	14	39	27	14	63	53
-d	29	40	27	18	65	53
-d+aa	29	51	44	39	67	54
-d+aa+ad	56	72	52	99	70	59
-d+aa+ad+dd	100	100	100	100	100	100
	Peso de grano					
	85	67	56	44	24	25
-d	91	67	57	52	87	33
-d+aa	95	85	59	72	92	43
-d+aa+ad	99	88	95	91	94	59
-d+aa+ad+dd	100	100	100	100	100	100

Continúa Cuadro 5...

Cuadro 5. Continúa ...

Modelo	Mona/Chevalier		W1-2269/Chevalier		SP2/Chevalier	
	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper	Fargo	Prosper
Llenado del grano						
A	88	54	29	56	1	21
a+d	88	56	32	57	51	35
a+d+aa	89	93	33	65	52	42
a+d+aa+ad	99	93	83	80	64	55
a+d+aa+ad+dd	100	100	100	100	100	100
Grano chupado						
A	57	34	22	7	0	0
a+d	57	55	44	34	29	13
a+d+aa	58	93	44	78	38	19
a+d+aa+ad	87	93	66	90	66	28
a+d+aa+ad+dd	100	100	100	100	100	100

CONCLUSIONES

La comparación de medias en las generaciones sugiere que floración tardía resultó dominante sobre temprana. Con respecto a número de tallos, las cruza fueron constantemente altas. Planta alta fue dominante sobre plantas bajas. Las medias de rendimiento de los progenitores no difirieron significativamente de sus F_1 . La variedad Chevalier tuvo un peso de grano más alto que Mona o SP2.

Segregantes para alto rendimiento, con alto peso del grano y buen llenado de éste pueden seleccionarse con valores r , donde siempre se comporten como positivos. La relación entre rendimiento y días a floración no fue consistente en las diversas cruza, y los valores positivos de r fueron bajos.

La heredabilidad en el sentido amplio tuvo un rango de cero a 90 % para floración y de cero a 47 % para rendimiento. Las estimaciones en el avance genético fueron inconsistentes entre cruza y en algunos casos fue cero debido a la falta de varianza aditiva.

Evidentemente para una secuencia apropiada del modelo genético no se tuvo efectos genéticos importantes y consistentes entre el total de las cruza, pero cabe destacar que efectos dominantes contribuyen escasamente a la variación genética total.

LITERATURA CITADA

- Borthakur, D. N., and J. M. Poehlman. 1970. Heritability and genetic advance for kernel weight in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Crop Sci.* 10: 452-453.
- Common, C. J., and H. R. Klinck. 1981. Sequence and synchrony of culm development in barley. American Barley Research Workers Conference (Abstract). Minneapolis, Minn. 92 p.
- Derera, N. F., D. R. Marshali, and L. N. Balaam. 1968. Genetic variability in root development in relation to drought tolerance in spring wheats. *University of Sydney, Australia* 5: 327-337.
- Esparza M. J., H. 1978. Programa Nacional de Mejoramiento en Cebada del INIFAP. Reporte Anual de Cebada. Departamento de Cereales. México. 83 p.
- Falconer D. S. 1981. *Introduction to Quantitative Genetics.* (2nd ed.) Longman, London and N.Y. 340 p.
- Goldberg, J. B. 1975. Utilization of induced barley mutants to study the inheritance of earliness in barley. *In: H. Gaul. (ed.) Barley Genetics III. Proc. of the Third Int. Barley Genet. Symp.* 219 p.
- Hockett, E. A. 1993. Hybrid performance and combining ability for yield and malt quality in a dialled cross of barley. *Crop Sci.* 33: 1239-1244.
- Johnson, V. A., K. J. Biever, A. Haunold, and J. W. Schmidt. 1966. Inheritance of plant height, yield of grain, and other plant inheritance of plant and seed characteristics in a cross of hard red winter wheat, *T. aestivum* L. *Crop Sci.* 6: 336-338.
- Lauer, J. G. and S. R. Simmons. 1988. Photoassimilate partitioning by tillers and individual tiller leaves in field-grown spring barley. *Crop Sci.* 28: 279-286.
- Lewin, L. G., and D. H. Sparrow. 1975. The genetics and physiology of resistance to stress. *In: H. Gaud (ed.) Barley Genetics III. Proc. Of the Third Int. Barley Genet. Symp.* 486 p.
- Mather, K. 1949. *Biometrical Genetics.* Dover publications, Inc., New York. 106 p.
- Rasyad, A. and D. A. V. Sanford. 1992. Genetic and maternal variances and covariances of kernel growth traits in winter wheat. *Crop Sci.* 32: 1139-1143.
- Robertson, D.W., and D. Koonce. 1936. *Barley Production in Colorado.* Colorado Agricultural Experimental Station Bul. 431 p.