

**ESTIMACIÓN DE PARAMETROS GENÉTICOS EN EL CONTENIDO DE
CAPSAICINA Y RENDIMIENTO EN UNA CRUZA DE PIMENTÓN CULTIVAR
SERRANO Y AJI CAYENNE (*Capsicum annuum*) POR MEDIO DEL
ANÁLISIS DE MEDIAS GENERACIONALES**

FERNANDO SILVA AGUILAR

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
COORDINACION GENERAL DE POSGRADOS
PALMIRA
2011**

**ESTIMACIÓN DE PARAMETROS GENÉTICOS EN EL CONTENIDO DE
CAPSAICINA Y RENDIMIENTO EN UNA CRUZA DE PIMENTÓN CULTIVAR
SERRANO Y AJI CAYENNE (*Capsicum annuum*) POR MEDIO DEL
ANÁLISIS DE MEDIAS GENERACIONALES**

FERNANDO SILVA AGUILAR

**Tesis de Tesis como requisito parcial para optar al título de
Máster en Ciencias Agrarias Línea de Investigación Fitomejoramiento**

DIRIGIDO POR:

MARIO AUGUSTO GARCIA DAVILA

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
COORDINACION GENERAL DE POSGRADOS
PALMIRA
2011**



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE PALMIRA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS

ACTA DE JURADO DE TESIS
MAESTRÍA EN CIENCIAS AGRARIAS
LINEA DE INVESTIGACIÓN FITOMEJORAMIENTO

En Palmira a los 31 días del mes de mayo de 2011, se reunió en esta Sede el Jurado Calificador de Tesis, integrado por los doctores JUAN JARAMILLO y ARIEL GUTIERREZ

Para calificar la Tesis de Grado de:

FERNANDO SILVA AGUILAR

Titulada:

"ANÁLISIS DE MEDIAS GENERACIONALES PARA ESTIMAR PARAMETROS GENETICOS EN EL CONTENIDO DE CAPSAICINA Y RENDIMIENTO EN UN CRUCE DE PIMENTON (*Capsicum annum*) Y CAYENNE (*Capsicum annum*)" bajo la dirección de Mario Augusto García Dávila, Ph.D.

Después de oír el informe del jurado evaluador compuesto por los doctores JUAN JARAMILLO y ARIEL GUTIERREZ, y de haber cumplido con el proceso de evaluación, la tesis fue calificada como:

APROBADA

REPROBADA

JUAN JARAMILLO

ARIEL GUTIERREZ

**“La facultad y los jurados de tesis,
no serán responsables de las ideas
emitidas por el autor de la misma”
(Artículo 24, Resolución 04 de 1974)**

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	11
1. HIPOTESIS	13
2. OBJETIVOS	14
3. REVISIÓN DE LITERATURA	15
3.1 Importancia del Género	15
3.2 Origen, Domesticación y Dispersión de <i>Capsicum</i>	17
3.3 Taxonomía del Género	21
3.4 Biología Floral	25
3.5 Genética del Género	27
3.6 Medias Generacionales	29
4. MATERIALES Y METODOS	32
4.1 Material Vegetal	32
4.2 Localización	32
4.3 Evaluación Experimental	33
4.4 Análisis de Varianza	34
4.5 Análisis de Medias Generacionales	36
4.6 Parámetros Genéticos de los Caracteres Estudiados	41
4.7 Análisis de Varianzas Generacionales	42
5. RESULTADOS	49
6. DISCUSIÓN	62
BIBLIOGRAFIA	69

LISTA DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Principales países productores de Capsicum a nivel mundial.....	15
Cuadro 2. Principales países importadores y su valor en dólares, de Capsicum a nivel mundial.	16
Cuadro 3. Principales países exportadores y su valor en dólares, de Capsicum a nivel mundial.	16
Cuadro 4. Principales departamentos productores en Colombia.	16
Cuadro 5. Especies de Capsicum y su posible centro de distribución natural. (Tong y Bosland, 2003, citados en Consensus Document on the Biology of the Capsicum annum Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006).	18
Cuadro 6. Distribución natural de las 5 especies domesticadas y sus ancestros en tiempos de la pre-conquista.....	20
Cuadro 7. Resumen del número de especies del género Capsicum, según varios autores.....	23
Cuadro 8. Clasificación del género Capsicum.	24
Cuadro 9. Esquema de un Análisis de Varianza bajo el diseño de bloques completos al Azar.....	35
Cuadro 10. Matriz de ponderación V, con el inverso de las varianzas en las diagonales.	39
Cuadro 11. Coeficientes de los parámetros σ^2_E , σ^2_{A1} , σ^2_{A2} y σ^2_S , para la matriz M.....	45
Cuadro 12. Distribución de frecuencias del peso de frutos por planta, en las generaciones P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , $RC_1(P_1)$ y $RC_2(P_2)$	50
Cuadro 13. Distribución de frecuencias del número de frutos por planta, para las generaciones P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , $RC_1(P_1)$ y $RC_2(P_2)$	50
Cuadro 14. Análisis de varianza para la acumulada de las generaciones P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_1 y RC_2 , en la variable Número de frutos por planta.....	51
Cuadro 15. Valores estadísticos de media general (μ), Varianza (σ^2) y desviación estándar (σ) para el contenido de capsaicina en las diferentes generaciones.....	52

Cuadro 16. Valores estadísticos de media general (μ), desviación estándar (σ) y Varianza (σ^2) para las 6 generaciones.....	54
Cuadro 17. Estimaciones de los efectos génicos con sus desviaciones estándar, X^2 y R^2 para las dos variables.....	55
Cuadro 18. Variabilidad representada por el coeficiente de determinación (R^2) al adherir secuencialmente un parámetro al modelo genético para número de frutos por planta, peso de frutos por planta y contenidos de capsaicina.....	56
Cuadro 19. Estimaciones de heredabilidad en sentido amplio (h^2_a), en sentido estricto (h^2_e), varianzas ambiental (E), Aditiva (D), Dominante (H), grado medio de dominancia (gmd), número de genes y Heterosis.	57
Cuadro 20. Prueba de chi cuadrado para determinar el número de genes y el tipo de interacción epistática presente en el contenido de capsaicina en la generación F_2	58
Cuadro 21. Análisis de varianzas generacionales de las generaciones P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , $RC_1 (P_1)$ y $RC_2 (P_2)$, para número de frutos por planta, peso de frutos por planta y contenidos de capsaicina.	59
Cuadro 22. Valores de varianzas estimadas ($\sigma^2_{estimada}$) y desviaciones estándar estables (σ) al quinto pasó de iteración en el número de frutos por planta y peso de frutos.....	60
Cuadro 23. Prueba para establecer el ajuste del modelo de aditividad en las dos variables.	61
Cuadro 24. Tipos de interacción epistática en referencia con los signos de los efectos aditivos [d], dominantes [h], aditivo x aditivo [i], aditivo x dominante [j] y dominante x dominante [l].	64

RESUMEN

La capsaicina, uno de los compuestos que determinan la característica única del género *Capsicum*, de causar pungencia, y el rendimiento, son características complejas y controladas por múltiples genes donde el ambiente interfiere en la manifestación fenotípica. Se realizó un análisis de medias generacionales con los materiales P_1 (958), P_2 (Serrano), F_1 , F_2 , RC_1 ($F_1 \times P_1$) y RC_2 ($F_1 \times P_2$) para estimar los parámetros genéticos del contenido de Capsaicina y el rendimiento, determinado por el número de frutos por planta y el peso de frutos por planta. El análisis reveló que los componentes genéticos de aditividad, dominancia y las interacciones epistáticas digénicas fueron significantes en la manifestación fenotípica de las variables analizadas, mostrando la necesidad de utilizar un modelo con 4 parámetros genéticos, donde los efectos aditividad x aditividad [i], aditividad x dominancia [ij] y dominancia x dominancia [I], revelaron ser significantes para el peso de frutos por planta, número de frutos por planta y contenido de capsaicina, respectivamente. En el contenido de capsaicina, se encontró un tipo de interacción epistática doble dominante, mientras en las variables de rendimiento podemos observar la presencia de epistasis recesiva ó doble recesiva y doble dominante, dominante ó de supresión recesiva, para peso de frutos por planta y número de frutos por planta respectivamente. Así, para aumentar el rendimiento promedio de una población de ají Cayene y Pimentón, *Capsicum annum* L., al tiempo de aumentar considerablemente los contenidos de capsaicina, se puede proceder con un método de mejoramiento como el de selección recurrente, ya que las interacciones epistáticas pueden ser efectivamente explotadas a través de la hibridación entre líneas promisoras. Los estimativos de heredabilidad en sentido estricto fueron más bajos que los estimativos en sentido amplio, para peso de frutos e iguales para número de frutos, indicando la acción de genes no alélicos en las variables de rendimiento. De acuerdo con el grado de dominancia, en las variables analizadas, estaríamos frente a un caso de ausencia de dominancia, donde ambos alelos contribuyen en la expresión del carácter. De acuerdo al análisis de varianzas generacionales en el estudio realizado, un modelo incorporando componentes aditivos, dominantes y ambientales fue generalmente conveniente para explicar

la variación en las cruzas estudiadas. Tanto el análisis de medias generacionales como el análisis de varianzas generacionales indicaron la presencia de varianza aditiva y dominante para las variables de rendimiento y capsaicina.

Palabras clave: Capsaicina, Rendimiento, aditividad, dominancia, epistasis, heredabilidad, medias generacionales.

SUMMARY

The capsaicin, one of the determining compounds of the genus *Capsicum*, which cause pungency, and the yield, are complex and polygenic traits, where the environment interferes on the phenotypic manifestation. A generation means analysis with P_1 (958), P_2 (Serrano), F_1 , F_2 , RC_1 ($F_1 \times P_1$) y RC_2 ($F_1 \times P_2$) generations to estimate the genetic parameters of capsaicin and yield, where fruits per plant and weight per fruits per plant compose the yield. The analysis revealed that the genetic components of additive, dominance and digenic epistatic interactions were significant to the phenotypic manifestation over all the traits, showing the necessity to work with a four genetic parameter model, where the additive by additive [i], additive by dominant [j] and dominant by dominant [l] interactions, were significant for weight per fruit, number of fruits per plant and capsaicin content, respectively. In the capsaicin content, we found the double dominant epistasis, while for the yield traits we found recessive or double recessive and dominant, double dominant or recessive suppression epistasis for weight per fruits and number of fruits per plant, respectively. In addition, to increase the average yield of a Cayene and Pimentón, pepper population of *Capsicum annuum* L., at the same time to increase the levels of capsaicin, we can proceed with a breeding method like recurrent selection, because the epistatic interactions can be effectively exploited through the hybridization between promising lines. The heritability in narrow sense were lower than broad sense heritability in fruit weight and equal for number of fruits, revealing the action of non allelic genes over the yield traits. According to the dominance level, all the traits where under a case of absence of dominance, where both alleles contribute to the expression. According to the generation variance analysis, a model with the additive, dominant and environmental components were convenient to explain the variation over the crosses. Both the generation means and the generation variance indicated the presence of additive and dominant variance for all the traits.

Key words: Capsaicin, Yield, additive, dominant, epistasis, heritability, Generation means.

INTRODUCCIÓN

El género *Capsicum* comprende los ajíes y pimentones, que corresponden a aquellas especies picantes y no picantes respectivamente. Este género posee un gran número de especies originadas, domesticadas y distribuidas a lo largo de la zona tropical del continente Americano, principalmente en las regiones de Centro América, Zona Andina y la Amazonía. Cabe anotar que los frutos del ají (*Capsicum* spp.) están entre los vegetales más consumidos en el mundo debido a la característica única del género, que causa pungencia y la cual es debida a la presencia de compuestos alcaloides del grupo capsaicinoides, presentes en la placenta de los frutos maduros. La respuesta de dolor o picante, de estos compuestos, es debido a la activación de los receptores TRPV1 (VR1) en mamíferos, la cual es aliviada con la producción de endorfinas por parte del cerebro, enmascarando la sensación de dolor y causan al mismo tiempo una sensación de placer similar a la generada al consumir chocolate. (Caterina et al., 1997, 2000; Jordt y Julius, 2002). Siendo por esto un fruto muy usado en diferentes formas yendo desde el consumo en fresco, hasta la transformación para la alimentación humana y animal, incluyendo la utilización en la farmacéutica, la producción de colorantes y en la seguridad personal.

Sin embargo, estudios genéticos en el género son escasos y los mecanismos de herencia incluyendo los de pungencia, concluyen que este es debido a un simple gen dominante (Deshpande, 1953; Miller and Fineman, 1937; Odland, 1948, citados por Ribeiro y da Costa, 1990). No obstante, estas conclusiones han sido basadas en un pequeño número de plantas en F₂ y en evaluaciones por medio de procedimientos organolépticos subjetivos, lo cual nos indica la necesidad de plantear metodologías que faciliten la manipulación y el conocimiento de la pungencia. Según estudios sobre esta característica, se ha determinado que la presencia/ausencia del picante está controlada por un simple gen dominante (*Pun1*), ubicado en el cromosoma 2, sin embargo poco se conoce sobre el número y tipo de acción génica involucrada en la herencia de la pungencia. Por este motivo se ha iniciado un proyecto de investigación encaminado a estimar los mecanismos involucrados en la herencia de la

capsaicina, para hacer un uso más eficiente de las metodologías de mejoramiento que nos ayuden a generar germoplasma con mayores contenidos de capsaicina.

1. HIPOTESIS

Si se conocen los mecanismos involucrados en la herencia del contenido de capsaicina en *Capsicum annuum*, se puede hacer un uso más eficiente de las metodologías de mejoramiento con miras a generar germoplasma con mayor pungencia y rendimiento.

2. OBJETIVOS

2.1 Principal

Conocer los tipos de acción génica que controlan el contenido de Capsaicina y rendimiento, en el cruzamiento de 2 especies de *Capsicum annum*.

2.2 Específicos

1. Estimar los componentes de la variación genética que controlan el contenido de capsaicina.
2. Estimar los componentes de la variación genética que controlan el rendimiento.

3. REVISIÓN DE LITERATURA

3.1 Importancia del Género

Según la FAO (2009), la superficie cultivada de *Capsicum* en el mundo, es 1'879.078 hectáreas, con una producción de 28'483.822 toneladas. Los principales países productores China y Turquía ocupando el primer y segundo lugar de producción a nivel mundial. En el continente Americano es el país de Estados Unidos el primer productor dejando a Colombia en el puesto 23 a nivel mundial. Cuadro 1.

Cuadro 1. Principales países productores de Capsicum a nivel mundial.

Posición Mundial en Producción	País	Producción (ton)	Área Cosechada (ha)
1	China	14.524.178	662.296
2	Turquía	1.837.003	90.000
3	España	1.011.700	20.400
4	Estados Unidos	926.680	32.610
5	Egipto	800.000	45.000
6	Argelia	318.949	21.417
7	Túnez	290.000	22.000
8	Etiopía	249.276	118.897
9	Rumania	245.661	19.917
10	Italia	230.600	12.100
23	Colombia	50.000	4.200

Fuente: FAO, 2009

El mercado de ajíes a nivel mundial es significativamente importante, siendo Estados Unidos, Alemania y Reino Unido los principales importadores (FAO, 2009). Cuadro 2. Colombia con una producción de 50.000 toneladas anuales y una exportación de 84 toneladas (Cuadro 3), tiene la oportunidad de ocupar un puesto importante a nivel mundial con el incremento de áreas de producción, la mejora de la calidad en cuanto al contenido de capsaicina y nuevas presentaciones industriales, entre otras.

Cuadro 2. Principales países importadores y su valor en dólares, de Capsicum a nivel mundial.

País	Cantidad de Importación (ton)	Valor de la importación (Dólares)
Estad Unidos	616.525	812.878.000
Alemania	303.660	757.212.000
Reino Unido	150.139	396.970.000
Francia	135.080	254.348.000
Canadá	108.792	193.144.000

Fuente: FAO, 2009

Cuadro 3. Principales países exportadores y su valor en dólares, de Capsicum a nivel mundial.

Posición mundial en exportación	País	Cantidad Exportación (ton)	Valor Exportación (Dólares)
1	México	580.864	623.537.000
2	España	435.221	914.121.000
3	Países Bajos	407.664	1'163.790.000
4	Estados Unidos	106.902	183.481.000
5	Israel	80.911	170.985.000
6	China	74.506	21.165.000
72	Colombia	84	182.000

Fuente: FAO, 2009

Según la Apuesta Exportadora Agropecuaria del Ministerio de Agricultura, 2006 – 2020, el Ají, *Capsicum* sp., es una de las especies hortícolas priorizadas como promisorios de exportación en Colombia y en el 2009 los principales productores fueron los departamentos de Magdalena, Bolívar y Valle del Cauca. Cuadro 4.

Cuadro 4. Principales departamentos productores en Colombia.

Departamento	Hectáreas	Producción (ton)	Rendimiento (Ton/Ha)
Magdalena	986	7485	7.6
Bolívar	377	3145	8.3
Valle del Cauca	145	2415	16.7
Córdoba	211	2364	11.2
La Guajira	186	1393	7.5

En el 2009 en el Valle del Cauca se sembraron 145 hectáreas, con un rendimiento de 16.7 toneladas por hectárea superando en 9.1 toneladas por hectárea al departamento del Magdalena principal productor del país (Agronet). Esto es debido principalmente a prácticas de cultivo tecnificado que han sido desarrolladas e implementadas en el Valle del Cauca, donde se trabajo principalmente con las variedades picantes de Tabasco, Cayene, Habanero y Jalapeño, las cuales fueron procesadas como pastas para su exportación por la limitante admisibilidad del mercado de los Estados Unidos frente al ají fresco Colombiano.

Así, se debe apoyar el importante pero limitado desarrollo de la industria del ají en Colombia, particularmente en el Valle del Cauca, buscando nuevas variedades con base en la selección de poblaciones y genotipos especialmente picantes para exportación, que cumplan con las exigencias de nuevas presentaciones como salsas, polvo molido, antiinflamatorios, repelentes, ornamentales, nutracéuticos y que además sirvan para la producción de aceites, colorantes y de nuevas líneas como pastas de ají, que permitan suplir las necesidades de los principales países importadores.

3.2 Origen, Domesticación y Dispersión de *Capsicum*

Se considera como centro de origen y domesticación de las especies del género *Capsicum* el continente Americano. Para la especie domesticada *Capsicum annuum* está referenciado específicamente a México (Hernández-Verdugo *et al.*, citado en Consensus Document on the Biology of the *Capsicum annuum* Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006), mientras para *C. frutescens*, *C. chinense*, *C. baccatum* y *C. pubescens*, está ubicado en el continente Suramericano (Eshbaugh, 1980). *Capsicum chinense* y *Capsicum frutescens*, tienen su centro de domesticación y origen en la Amazonia en las zonas del norte y del oeste, respectivamente. Para las especies de *C. baccatum* y *C. pubescens*, Bolivia es considerado como centro de domesticación en las áreas subtropicales del este y de los Andes, respectivamente. (Eshbaugh *et al.*, 1983 citado en Consensus Document on

the Biology of the Capsicum annum Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006). Cuadro 5.

Cuadro 5. Especies de Capsicum y su posible centro de distribución natural. (Tong y Bosland, 2003, citados en Consensus Document on the Biology of the Capsicum annum Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006).

Especie	Probable Distribución Natural
<i>C. annum</i> L.	Desde el sur de los Estados Unidos hasta Colombia
<i>C. baccatum</i> L.	Perú, Bolivia, Paraguay, Argentina y Brasil
<i>C. buforum</i> Hunz.	Sur Brasil
<i>C. campylopodium</i> Sendtner	Sur Brasil
<i>C. cardenasii</i> Heiser	Noreste de Bolivia
<i>C. chacoense</i> Hunz.	Argentina, Paraguay y Bolivia
<i>C. chinense</i> Jacq.	Norte de la Amazonia
<i>C. coccineum</i> Hunz.	Bolivia y Perú
<i>C. cornutum</i> Hunz.	Sur de Brasil
<i>C. dimorphum</i> Kuntze	Colombia
<i>C. dusenii</i> Bitter	Sureste de Brasil
<i>C. eximium</i> Hunz.	Bolivia y norte de Argentina
<i>C. flexuosum</i> Sendtner	Argentina, Brasil y Paraguay
<i>C. frutescens</i> L.	Occidente de la Amazonía (desde Colombia hasta Perú)
<i>C. galapagoense</i> Hunz.	Ecuador (Isla Galápagos)
<i>C. geminifolium</i> Hunz.	Colombia y Ecuador
<i>C. hookerianum</i> Kuntze	Ecuador y el noroeste de Perú
<i>C. lanceolatum</i> Morton & Standley	Honduras, Guatemala y México
<i>C. leptopodium</i> Kuntze	Brasil
<i>C. minutiflorum</i> Hunz.	Argentina, Paraguay y Bolivia
<i>C. mirabile</i> Sendtner	Sur de Brasil
<i>C. parvifolium</i> Sendtner	Noreste de Brasil, Venezuela y Colombia
<i>C. praetermissum</i> Heiser & Smith	Sur de Brasil
<i>C. pubescens</i> Ruiz & Pavón	Desde Bolivia a Colombia [solo en cultivos]
<i>C. rhomboideum</i> Kuntze	Desde México a Perú
<i>C. schottianum</i> Sendtner	Sur de Brasil, Paraguay y Argentina
<i>C. scolnikianum</i> Hunz.	Noroeste de Perú
<i>C. tovarii</i> Smith & Nickrent	Centro-sur de Perú
<i>C. villosum</i> Sendtner	Sur de Brasil

Las primeras evidencias arqueológicas del uso de las especies del género, datan del año 8.550 a.C. para *C. baccatum* y del 8.000 al 7500 a.C para *C. chinense* en las zonas centro-occidentales de los Andes en Perú (Smith, 1980, citado en Consensus Document on the Biology of the Capsicum annum Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006), mientras para

la especie *C. frutescens* datan en las áreas del noroeste entre Colombia y Perú cerca de los 2.400 a los 1.200 años antes de Cristo (Brack, 2003 citados en (Consensus Document on the Biology of the *Capsicum annum* Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006).

Para *C. annum* existen evidencias que datan desde el año 7000 a.C del uso y subsecuente domesticación en las regiones centro-orientales y centro sur de México entre los estados de Tamaulipas, Puebla y Oaxaca (Pickersgill, 1984; Bosland, 1996; cf. Smith, 2001, 2005, citados en Consensus Document on the Biology of the *Capsicum annum* Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006), lo cual es corroborado por los reportes arqueológicos de las excavaciones realizadas por McNeish en Tehuacán, Puebla y Tamaulipas (México y Centro América) y Huaca Prieta (Perú) donde se encontraron evidencias de los primeros niveles que datan del año 5000 a.C antecediendo incluso el desarrollo de la agricultura (Pickersgill, 1969) y ubicando al género *Capsicum* junto a las civilizaciones Maya y Azteca. En 1964 McNeish, citado por García (2006) identificó vestigios de *Capsicum* del año 7.000 a.C en sitios arqueológicos de América Central y del Sur, sugiriendo que este género venía siendo utilizado por el hombre.

En sur América, el chile o ají se ha encontrado en algunos sitios de la costa del Perú pero no en las zonas de inicio de la agricultura del mismo continente, por lo cual se dice que en estas regiones no se usaron formas silvestres sino algunas ya trabajadas y mejoradas que fueron introducidas de algún lado (Pickersgill, 1969), lo cual es corroborado por evidencias que datan del año 2000 a.C, en el área de Ancon en la costa central y en Huaca Prieta en la costa norte, que eran provenientes de plantas cultivadas y no silvestres. (Pickersgill, 1969)

Sin embargo existen varias hipótesis para explicar la evolución del género, dentro de las cuales se postulan:

1. Un origen monofilético de las especies domesticadas a partir de un ancestral común (*C. frutescens*) como progenitor único para todas las especies domesticadas (Davenport, 1970 citado por García, 2006).
2. Cuatro o cinco progenitores silvestres que dieron origen cada uno a una especie domesticada (Heiser 1979).

Según Pickersgill, (1969) el ancestro común más probable para las especies cultivadas de *C. annuum* es el silvestre conocido como ají de aves o Bird pepper *C. annuum* var. *mínimum*, el cual tiene una gran distribución diferente a las especies cultivadas de *C. annuum*, que se encuentran limitadas a la región central de América en los tiempos de la pre-conquista. La especie *C. baccatum* está limitada solo a las regiones de Suramérica, mientras las plantas silvestres de esta especie *C. baccatum* var. *baccatum* se encuentran solo en el sur de Perú y Bolivia. Por otro lado, los tipos cultivados de *C. chinense* estrechamente relacionados con la especie *C. frutescens* tiene una distribución complementaria a los de *C. baccatum*, alcanzando su máxima diversidad en las regiones del este de los Andes, en la cuenca del Amazonas, extendiéndose a las Antillas y compartiendo con este regiones de Ecuador, Perú y Bolivia. (Pickersgill, 1969) Cuadro 6

Cuadro 6. Distribución natural de las 5 especies domesticadas y sus ancestros en tiempos de la pre-conquista.

ESPECIES	USO	DISTRIBUCION EN LA PRE-CONQUISTA
<i>C. annuum</i> var. <i>mínimum</i>	Silvestre	Sur de los Estados Unidos, Antillas, México, América Central y Colombia.
<i>C. annuum</i> var. <i>annuum</i>	Cultivada	Sur de los Estados Unidos, México y América Central.
<i>C. baccatum</i> var. <i>baccatum</i>	Silvestre	Sur de Perú y Bolivia.
<i>C. baccatum</i> var. <i>pendulum</i>	Cultivada	Sur de Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Sur de Brasil, Norte de Chile y Argentina.
<i>C. chinense</i>	Cultivada	Antillas, tierras bajas de sur América hasta el sur de Bolivia y sur de Brasil.
<i>C. frutescens</i>	Silvestre y cultivada	México, América Central, tierras bajas de sur América hasta el sur de Bolivia y Brasil.
<i>C. pubescens</i>	Cultivadas	Tierras altas de Sur América

Fuente: Pickersgill, 1969

Pickersgill (1969 y 1969b, 1971,1983, 1984,1986b citados por García, 2006) comenta sobre algunos cambios ocurridos en especies de *Capsicum* en el proceso de domesticación, los cuales incluyen frutos de mayor tamaño, menor cantidad de frutos pendientes y persistentes y con diversidad de colores variando desde amarillo hasta naranja, pasando por violeta, rojo, marrón o verde.

Según Andrews (1991), todas las especies de *Capsicum* silvestres tienen algunas características comunes como poca pungencia, frutos rojos que pueden ser redondos, elongados o cónicos, unidos a las plantas en una posición erecta y fácilmente extraíbles del cáliz y con dispersión natural principalmente por aves. Las flores presentan el estigma por encima de las anteras favoreciendo la polinización por insectos, convirtiendo al ají en una planta alógama y por tanto con una diversidad genética muy grande (Andrews, 1991).

Sin embargo con el inicio del proceso de domesticación de *Capsicum*, se empezó con un proceso consciente o inconsciente de selección de frutos que mostraban mayor dificultad al removerlos del cáliz, que colgaban y que permanecían ocultos entre las hojas, favoreciendo su permanencia en la planta hasta que se realice la cosecha y por tanto siendo más difícil para las aves de arrancarlos de la planta (Andrews, 1991). Así mismo, el tamaño de los frutos fue incrementado y se fueron seleccionando frutos cada vez más largos y pesados, lo cual favoreció a que estos empezaran a colgar en la planta.

3.3 Taxonomía del Género

Las solanáceas subtribu *Solaninae* establecida por Von Wettstein en 1891, en Engler & prantl's, incluye once géneros de distribución en zonas templado-tropicales (Eshbaugh, 1980). Morton (1938) citado por Eshbaugh, (1980) sugiere que el género *Capsicum* debería estar limitado por plantas con frutos pequeños en forma de bayas esbeltas, con filamentos glabros y pungentes. Heiser y Smith (1958) citados por Eshbaugh, (1980), dicen “estamos

convencidos que esas plantas ahora reubicadas en Capsicum que tienen frutos suaves, pulpa llena y bayas sin pungencia, deberían ser excluidas del género”, teniendo en cuenta que la mejor característica que puede definir claramente el género sigue siendo el simple diagnóstico de la presencia de capsaicina. (Eshbaugh, 1980)

Von Wettstein (1891) citado por Eshbaugh, (1980) divide el género *Capsicum* de acuerdo a las consideraciones anteriores en dos secciones, *Eucapsicum* y el monotípico *Tubocapsicum*, mientras Hunziker (1956) citado por Eshbaugh, (1980) reconoce tres secciones, la monotípica *Tubocapsicum*, *Pseudoacnistus* y *Capsicum* el cual está conformado por 24 especies, sugiriendo que el género está compuesto de 22 especies silvestres, tres variedades y 5 especies domesticadas.

El género *Capsicum*, descubierto por Columbus en uno de sus primeros viajes al nuevo mundo y aparentemente introducido al viejo mundo en corto tiempo, permitió a los botánicos pre-Lineanos describir muchas especies y variedades diferentes. Así, Fuch (1542) identifica tres taxa, Bauhin (1623) reconoce 8, Tournefort (1700) 27, Miller (1754) reconoce 18 taxas, mientras Linneo (1753) con un punto de vista más conservador describe inicialmente 2 especies *C. annuum* y *C. frutescens*, pero en 1767 añade dos especies más al género, *C. grossum* y *C. baccatum* (Smith & Heiser, 1951). Besser (1811) describe 17 taxa. Fingerhuth (1832) en su Monografía “Monographies Generis Capsici”, incluye 32 especies, de las cuales siete fueron dudosas, y 28 variedades. Dunal (1852) describe 50 especies, Irish (1898), concluye que solo existen 2 especies *C. frutescens* con una solo variedad y *C. annuum* con 7 variedades. Por otro lado, Bailey (1923) reduce todo a una sola especie *C. frutescens* con 5 variedades y finalmente Shinnars (1956) concluye lo mismo que Bailey, sin embargo nombró a su especie junto con Kuntze (1891) *C. annuum*. (Eshbaugh, 1980) Cuadro 7

Sin embargo, solo fue hasta la década de 1970 con ayuda de análisis numéricos hechos por Pickersgill, Heiser y McNeil en 1979 y con análisis de isoenzimas hechos por Jensen, McLeod, Eshbaugh y Guttman en 1979, citados

por Eshbaugh, 1980, que se pudo dilucidar el número de especies pertenecientes al género, clasificando a *C. pubescens* y *C. baccatum* var. *pendulum* como dos especies claramente definidas. Sin embargo, encuentran una relación mucho más compleja entre las especies *C. annum*, *frutescens* y *C. chinense*. Según Pickersgill (1979) citada por Eshbaugh, (1980) sugiere que el pool genético ancestral de estos tres taxa domesticados podrían tener unacariotipo ancestral común.

Cuadro 7. Resumen del número de especies del género *Capsicum*, según varios autores.

Autor	Año	Número de Especies
Fuch	1542	3
Bauhin	1623	8
Tournefort	1700	27
Miller	1754	18
Linneo	1753	2
Linneo	1767	4
Besser	1811	17
Fingerhuth	1832	32
Dunal	1852	50
Bailey	1923	1
Shinners	1956	1
Eshbaugh	1993	25

El género *Capsicum* el cual es con frecuencia conocido como Red chili, Chilli pepper, Hot Red Pepper, Tabasco, Paprika, Cayene, entre otros, pertenece a la familia de las solanaceae, (Cuadro 8) la cual incluye especies importantes como el Tomate, *Solanum lycopersicum*, la papa, *Solanum tuberosum*, Tomate de Árbol, *Solanum betaceum*, Tabaco, *Nicotiana tabacum* y Datura, *Datura stramonium*, entre otras. (Hawkes et al., 1979; Macrae, 1993, citados por Krishna, 2003).

De acuerdo al botánico Hardy Eshbaugh (1993) citado por Andrews, (1991) existen aproximadamente 25 especies de *Capsicum*, cuatro o cinco de las cuales han sido domesticadas, *C. annum*. var. *annuum*, *C. frutescens*, *C.*

chinense, *C. baccatum* var. *pendulum* y *C. pubescens*, sin embargo el estado de *C. frutescens* como una especie válida es cuestionable (Eshbaugh, 1991, citado por Andrews, 1991) por lo cual otros autores indican la presencia de solo 4 especies del género domesticadas.

Cuadro 8. Clasificación del género *Capsicum*.

POSICION TAXONOMICA	NOMBRE CIENTIFICO
Reino	Plantae
División	Magnoliophyta
Clase	Magnoliopsida
Orden	Solanales
Familia	Solanaceae
Género	<i>Capsicum</i>
Especie	<i>annuum</i> , <i>frutescens</i> , <i>pubescens</i> , <i>chinense</i> , <i>baccatum</i>
Variedades Botánicas	var. <i>glabrusculum</i> , <i>annuum</i>

Hoy en día se distinguen dos grupos de especies, según el color blanco o morado de la flor (IBPGR, 1983), las diferencias morfológicas y la dificultad para cruzarse entre ellos (Eshbaugh 1978 citado por García, 2006). El grupo de flor morada reúne las especies *C. eximium*, *C. cardenassi* y *C. pubescens*, mientras el grupo de flor blanca lo conforman dos subgrupos, el primero constituido por *C. baccatum* con sus dos variedades botánicas *C. baccatum* var. *baccatum* y *C. baccatum* var. *pendulum* (Eshbaugh 1978 citado por García, 2006) y el segundo por *C. annum*, *C. frutescens* y *C. chinense*. La especie *C. chacoense*, de flor blanca, parece ser el nexo entre los dos grupos (Jensen et al., 1979 citado por García, (2006).

Eshbaugh, (1970) citado por Eshbaugh , (1980) encuentra algunas dificultades en cruzamientos intraespecíficos de algunas poblaciones de *C. baccatum* sugiriendo un aislamiento genético de algunas de estas poblaciones. Pickersgill et al., citados por Eshbaugh W., (1980), determinan que dentro de la especie *C. annum* existen barreras genéticas que impiden cruzamientos intraespecíficos, más pronunciadas que entre *C. chinense* y *C. frutescens*, además reporta que cruzamientos entre especies silvestres de estas tres especies da como resultado más progenies funcionales que en cruzamientos entre diferentes taxa domesticados de este complejo de especies. Finalmente Eshbaugh, (1976)

concluye que aunque la hibridación es difícil y limitada entre estos tres taxa domesticados, estos pueden hacerse utilizando mecanismos como “Puentes genéticos” entre la especie silvestre y la domesticada.

3.4 Biología Floral

El género *Capsicum*, presenta flores completas, bisexuales, hipóginas y usualmente pentámeras (Bosland and Votava, 2000). El cáliz es generalmente campanulado, acanalado cerca de 2 mm de longitud y truncado o undulado hasta débilmente o prominentemente dentado con 5 a 7 dientes (Berke, 2000). La corola en la mayoría de las especies es de 5 pétalos pero en algunas especies estos pueden llegar a ser 8, siendo igual en número a los estambres, de dos tipos, blanca y morada. (Consensus Document on the Biology of the *Capsicum annuum* Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006) Las flores en las especies del complejo *Capsicum annuum* L. son usualmente solitarias y terminales, sin embargo se ha reportado la presencia del gen *fa*, el cual condiciona la producción de múltiples flores por nudo. (Lippert, Gergh, and Smith, 1965 citado por Berke, 2000). En *Capsicum chinense* y *Capsicum frutescens* las flores por nudo varían de 1 a 5, característica poligénica (Subramanya, 1983 citado por Berke, 2000).

Los estambres en *C. annuum* tienen de 5 a 7 filamentos, con anteras de color azul pálido a púrpura. Por el contrario las especies *C. frutescens*, *C. chinense* y *C. pubescens* tienen anteras de color azul violeta, mientras la especie *C. baccatum* tiene anteras de color amarillo, producida por una serie de antocianinas codificadas por los genes *al1-al5*, tal como lo reporta Daskalov and Poulos, 1994, citado por Berke, (2000). El color de las anteras va cambiando al momento de liberar el polen de azul violeta o púrpura hasta amarillo o blanco. (Dharamadhaj and Prakash, 1978 citados en Consensus Document on the Biology of the *Capsicum annuum* Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006).

El pistilo contiene el ovario que es de 2 a 4 carpelos o lóculos, de 2 a 5 mm de diámetro, un estilo de 3.5 a 6.5 mm de longitud y con estigma capitado,

lobulado y papilado ligeramente más ancho que el estilo (Berke, 2000). La posición de las anteras y el estigma varía grandemente de acuerdo al genotipo, siendo generalmente del largo de los estilos, en estilos cortos, medios y largos (Quagliotti, 1979 citado por Berke, 2000).

La corola típicamente abre dentro de las 3 primeras horas después del amanecer y los pétalos permanecen abiertos por el resto del día. Hirose (1957) citado en Consensus Document on the Biology of the Capsicum annum Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), (2006) encontró que la dehiscencia de las anteras ocurre entre las 10 de la mañana y el medio día, donde las anteras abren cerca de una hora después que la flor abre, hasta incluso 10 horas después, pero frecuentemente no tienen una dehiscencia completa o pueden tenerla la mañana siguiente si la flor abre en la tarde del día anterior. (Aleemullah *et al.*, 2000; *cf.* Horner and Wagner, 1992 citados en Consensus Document on the Biology of the Capsicum annum Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006).

Dependiendo de las condiciones ambientales principalmente la temperatura durante y después de la antesis (Berke, 2000) y la variedad, el periodo de receptividad del estigma es de 4 a 7 días, en flores no emasculadas y de 5 a 9 días en aquellas emasculadas (Markus, 1969 citado por Berke, 2000). Este periodo va desde varios días antes de la antesis hasta algunos días después de esta, con el máximo de fertilidad el día de la antesis. (Cochran and Dempsey, 1966; Barai and Roy, 1986; Aleemullah *et al.*, 2000, citados por Berke 2000).

Los granos de polen del ají son de moderadamente amarillo hasta amarillo claro y sub-esferoidales. (Bosland & Votava, 2000). Las plantas generan alrededor de 1 a 1.5 mg de polen por flor (Quagliotti, 1979 citado por Berke, 2000), con 11,000 a 18,000 granos de polen en un solo antera (Hirose, 1957 citado en Consensus Document on the Biology of the Capsicum annum Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006), donde la temperatura del aire tiene efectos muy grandes sobre la formación y viabilidad de estos. Temperaturas por encima de los 30°C durante los 15 días antes de la

antesis causa esterilidad masculina (Cochran, 1938 citado por Berke, 2000) y temperaturas nocturnas de 10 ± 2 °C reduce el número de granos y la germinación de los mismos. (Shaked *et al.*, 2004 citado en Consensus Document on the Biology of the *Capsicum annum* Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers), 2006). La temperatura óptima para la germinación del polen es de 20 a 25°C.

Cabe anotar que el crecimiento del tubo polínico desde el estigma hasta el óvulo toma de 6 a 42 horas, donde Cochran (1938) encontró que la fertilización ocurre 42 horas después de que se da lugar a la polinización, en temperaturas de 27°/21°C. El polen puede ser almacenado a 0°C durante 5 a 6 días, sin embargo si este es secado antes del almacenamiento, su periodo aumenta considerablemente. (Quagliotti, 1979 citado por Berke, 2000).

3.5 Genética del Género

El género *Capsicum* está compuesto por plantas generalmente diploides, con un número cromosómico de 24 ($n=x=12$), en la mayoría de las especies cultivadas y silvestres, pero con algunas especies silvestres como *C. ciliatum*, *C. buforum*, *C. campylopodium*, *C. cornutum*, *C. schottianum* y *C. villosum* var. *villosum* las cuales presentan valores de $n=13$. Éstas crecen en el oeste de Sudamérica, sureste de Brasil y en Querétaro (Hernández-Verdugo *et al.*, 1999; Toniolo y Schifino- Wittmann, 2006, citados por Pickersguill, 1969).

La longitud total del genoma del ají ha sido estimada entre 1498 cM y 2268 cM, el cual es 2 o 3 veces más largo que el genoma del tomate. (Kang *et al.*, 2001; Schreiber, 2004 citados por Teodoro-Pardo *et al.*, 2007). La longitud de los cromosomas de *C. annum* varía de 2.1 a 9.9 μm (Corona *et al.*, 1999, citado por Teodoro-Pardo *et al.*, 2007), con 12 pares de cromosomas que van disminuyendo gradualmente en su longitud total. Teodoro-Pardo *et al.*, (2007) reportan la existencia de siete cariotipos, donde los cariotipos 10 metacéntricos + 1 submetacéntrico + 1 subteloentrico y 11 metacéntricos + 1 subteloentrico son los más frecuentes. De acuerdo con los resultados de Teodoro *et al.* (2007) y con la clasificación de Levan *et al.* (1964), los cariotipos de las recolectas de

los tres estados coinciden con lo propuesto para el género, el cual está integrado por once pares de cromosomas metacéntricos o submetacéntricos y un par subtlocéntrico, por el contrario de *C. chinense* y *C. frutescens* los cuales presentan 11 pares de cromosomas metacéntricos y un par acrocéntrico (Pickergill, 1971 y Teodoro-Pardo *et al.*, 2007)

Aunque la presencia de satélites no es una característica constante en las solanáceas (Moscone, 1989 citado por Moscone *et al.*, 2003), ellos aparecen regularmente en *Capsicum chacoense* y en otras especies, lo que permite usar cromosomas satelitados como marcadores citogenéticos. Además, se ha encontrado translocaciones en *C. annuum* (Meshram *et al.*, 1981 citados por Teodoro-Pardo *et al.*, 2007) y en *C. chinense* Jacq. (Abida *et al.*, 1983, citados por Teodoro-Pardo *et al.*, 2007), que pueden tener una función importante en la evolución de las especies de *Capsicum* (Pickersgill, 1971).

Cabe anotar que los frutos del ají (*Capsicum* spp.) están entre los vegetales mas consumidos en el mundo debido a la característica única del género, que causa pungencia y la cual es debida a la presencia de compuestos alcaloides del grupo capsaicinoides, presentes en la placenta de los frutos maduros. La respuesta de dolor o picante de estos compuestos, es debido a la activación de los receptores TRPV1 (VR1) en mamíferos, la cual es aliviada con la producción de endorfinas por parte del cerebro, que se encargan de enmascarar la sensación de dolor y causar al mismo tiempo una sensación de placer similar a la generada al consumir chocolate. (Caterina *et al.*, 1997, 2000; Jordt y Julius, 2002). Debido a esto es que el fruto del ají, es ampliamente usado para consumo en fresco, como una especia, o como productos transformados para la alimentación humana y animal, en la farmacéutica, la producción de colorantes y en la seguridad personal.

Dentro de los capsaicinoides están los compuestos Capsaicina (trans 8 metil-N-vanilil-6-nonenamida) y dihidrocapsaicina (8 metil-N-vanililnonanamida) (Laskaridou-Monnerville, 1999, citado por Kurian y Starks, 2002), responsables de cerca del 90 % del picante. Sin embargo otros compuestos menos abundantes dentro de los Capsaicinoides, tales como nordihidrocapsaicina,

norcapsaicina, homocapsaicina, homodihidrocapsaicina, nornorcapsaicina, nornordihidrocapsaicina y nonivamida, han sido detectados en extractos de *Capsicum*. (Appendino *et al.*, 2002; Huang *et al.* 2002; Chu *et al.* 2003, citados por Stewart *et al.*, 2007)

Según estudios sobre la genética de la pungencia en *Capsicum chinense*, se ha determinado que la presencia/ausencia del picante está controlada por un simple gen dominante (*Pun1*), ubicado en el cromosoma 2 y que codifica la producción de una Aciltransferasa, AT3. (Garcés *et al.*, 2007). Por el contrario, el alelo en su estado homocigoto recesivo, *pun1/pun1*, no codifica la producción de AT3, debido a una delección de 2.5 Kb que abarca el promotor y el primer exón (Stewart *et al.*, 2005). Estudios de este locus en *Capsicum chinense* han revelado que la transcripción es expresada específicamente en la placenta y comienza a acumularse junto con varios genes de biosíntesis de capsaicinoides después de 20 días de la antesis (dpa).

3.6 Medias Generacionales

Muchos de los estudios básicos relacionados con el mejoramiento genético de las plantas giran en torno al tipo y magnitud de la variabilidad genética. Así, considerando un tipo de herencia disómica, dos alelos (B y b) dan lugar a tres genotipos: BB, Bb y bb, donde la asignación de B y b, no hace referencia a los alelos dominantes y recesivos, sino a los alelos que aumentan y disminuyen la expresión del carácter que controlan, respectivamente, (Ceballos, 1996) donde solo dos parámetros describirían las diferencias fenotípicas presentes, el parámetro “a” ó “d”, el cual mediría distancia de cada uno de los dos homocigotas al punto medio parental (Ceballos, 1996), y “d” ó “h” la cual hacer referencia a la distancia del heterocigota al punto medio m.

Las expectativas para las distintas generaciones formadas a partir del cruzamiento entre los dos parentales, estará dada por las diferentes generaciones. Así, la generación F₁ estará constituida por individuos genéticamente heterocigotos y por tanto en este material solo existirá acción génica dominante. La segregación típica de una F₂ produce los genotipos ¼

BB, $\frac{1}{2}$ Bb y $\frac{1}{4}$ bb con sus respectivas frecuencias. Este locus, por lo tanto, contribuye con $\frac{1}{2}$ de dominancia a la distancia fenotípica entre el promedio de la expresión del carácter de la F2 y el punto medio m. (Ceballos, 1996) Para la retrocruza correspondiente al padre que aumenta la expresión del carácter, se hablaría de una contribución de $\frac{1}{2}$ aditividad y $\frac{1}{2}$ dominancia a la distancia fenotípica de su promedio con el punto medio m. Algo similar ocurre con la retrocruza al padre que disminuye la expresión del carácter, la cual tendrá una expresión fenotípica promedio de $-\frac{1}{2}[d] + \frac{1}{2}[h]$. (Mariotti, 1986)

En muchos casos, no se logran modelos válidos para explicar lo observado en las mediciones experimentales, implicando la necesidad de ampliar el modelo a uno más complejo que incluya términos de interacción alélica. Así, se debe definir los parámetros, a y d, los cuales hacen referencia a los efectos aditivos y los efectos dominantes de los alelos, respectivamente (Ceballos, 1996). Se tiene ahora un nuevo parámetro, aa [j], que mide efectos de interacción aditiva x dominancia, la cual ocurrirá solamente cuando uno de los loci está en estado homocigota y el otro locus en estado heterocigota. Otro parámetro que mide la interacción de dominancia x dominancia, es el [l], el cual será solamente encontrado cuando los dos loci están en estado heterocigota. (Ceballos, 1996) Es importante destacar que, cuando se estiman interacciones digénicas, el punto m se redefine, como la media fenotípica de todos los individuos homocigotas teóricamente posibles en el estudio.

Como se puede apreciar, existen seis parámetros m, [d], [h], [i], [j] y [l], requiriendo como mínimo 6 generaciones compuestas por el cruzamiento entre dos líneas contrastantes para dar como resultado final seis ecuaciones para estimarlos. Como ya se mencionó, al calcular tantos parámetros como generaciones hay disponibles, no se puede comprobar la validez de los modelos pues no quedan grados de libertad remanentes. Por lo tanto, quedan dos opciones para el investigador: 1) reducir el modelo a uno más sencillo que incluya un número de generaciones menos uno, parámetros ó, 2) aumentar el número de generaciones. (Ceballos, 1996)

El estudio de medias generacionales es peculiar porque se trabaja con medias y no con varianzas, distinguiéndolo de la mayoría de estudios de genética cuantitativa que estiman varianzas genéticas, requiriendo la obtención de numerosos materiales experimentales y la consecuente realización de muchos cruzamientos. (Ceballos, 1996) El análisis de medias generacionales, por tanto, constituye una alternativa valiosa para obtener información de efectos genéticos, porque no requieren de tantos cruzamientos artificiales (Ceballos, 1996). Según Vega (1987), las medias son parámetros que pueden ser estimados con mayor precisión que las varianzas y por tanto metodologías que implementan el uso de medias requieren experimentos más reducidos que los utilizados con los diseños de apareamiento, pudiéndose lograr un mismo grado de precisión. Además, este tipo de estudio puede aplicarse, tanto en especies autógamas como en alógamas, siendo el número de cruzamientos artificiales bastante reducido, permitiendo usarse modelos complejos que incluyan efectos de epistasis. (Ceballos, 1996)

Como principal desventaja de esta metodología, es que sólo permite el estudio de una variable a la vez, contrario a lo que sucede con otro tipo de estudios genéticos en los que es posible obtener información genética de todas las variables medidas en forma simultánea en el mismo estudio (Ceballos, 1996). Además, al incluir efectos epistáticos, la magnitud y signo de estos pueden variar considerablemente dando como resultado una interpretación muy difícil. (Mather & Jinks, 1971)

4. MATERIALES Y METODOS

4.1 Material Vegetal

El material vegetal está compuesto por dos poblaciones parentales pertenecientes a la familia de *Capsicum annum*, las cuales son el material comercial Pimentón Serrano y el material tipo Cayene 958. Ambos parentales presentan características contrastantes en el contenido de capsaicina y rendimiento. Cada una de estas poblaciones se encuentran en equilibrio de Hardy-Weinberg y equilibrio gamético y los loci que diferencian las dos poblaciones no se encuentran ligados. Además estas dos líneas presentan un grado de homocigosis del 96.875%, debido a que son líneas F₆ provenientes del proyecto “Mejoramiento Genético de Pimentón y Ají para resistencia a Virus”.

La población F1 fue obtenida cruzando las dos líneas parentales P₁ y P₂, 958 y Serrano, respectivamente. La generación F2 fue obtenida al realizar la polinización controlada de la población F1. Adicionalmente se realizaron los cruzamientos entre la generación F1 y cada uno de los parentales, generando las poblaciones de Retrocruza, RC₁ y RC₂.

4.2 Localización

Las 6 generaciones, P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁ y RC₂, fueron cultivadas en el segundo semestre de 2010 en las instalaciones del Centro experimental de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira, CEUNP, ubicado en el municipio de Candelaria, Valle del Cauca, cuyas coordenadas son 3° 24' latitud norte y 76° 26' longitud oeste con una altura de 980 m.s.n.m y una temperatura promedio de 24° C, con el fin de tomar las variables de Rendimiento, número de frutos por planta y peso de frutos por planta y contenidos de capsaicina determinado por medio de la metodología de Cromatografía Líquida de Alto Desempeño, HPLC. Los análisis del contenido de capsaicina fueron realizados

en el laboratorio de Química General y Biología Molecular de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira.

4.3 Evaluación Experimental

El diseño experimental empleado fue de Bloques completos al azar (BCA), con tres bloques, donde las unidades experimentales estuvieron constituidas por 18 plantas de las generaciones homogéneas P_1 , P_2 y F_1 , 63 plantas de cada una de las generaciones de retrocruzas y 180 plantas de la generación F_2 , dando un total de 360 plantas por cada bloque. Se realizaron 7 pases de cosecha en las cuales se recogieron todos los frutos que presentaron madurez fisiológica y madurez de cosecha. Estas cosechas fueron hechas durante el mes de diciembre de 2010 y enero de 2011, las cuales fueron totalizadas para generar el promedio ponderado de número de frutos y peso de los mismos. En cada cosecha se contaron y pesaron todos los frutos por planta.

Para tomar el contenido de capsaicina, se tomaron al azar 5 plantas por cada generación homogénea, 20 plantas por cada retrocruza y 40 plantas por la generación F_2 .

ANALISIS DE CAPSAICINA

A cada muestra de ají sin semillas, con pesos entre 0.5 y 5 g se adicionó un volumen de etanol correspondiente a 10 veces el peso del ají (entre 5ml y 50 ml). La mezcla se colocó a reflujo por 5 horas en la oscuridad y posteriormente se evaporó el etanol en rotavapor para concentrar la mezcla hasta llevarla a un volumen final de 3 a 4 ml. Finalmente se llevaron las muestras a un volumen final de 5 a 10 ml dependiendo de la cantidad de ají (5 ml para pesos menores a 2.5 g y 10 ml para pesos entre 2.5 – 5 g). Las muestras se empacaron en frascos ámbar y se refrigeraron a -4°C (Melgarejo *et al.*, 2005 citado por Pardey, 2008).

Las muestras se analizaron por HPLC en fase móvil usando una mezcla de agua-acetonitrilo-ácido acético en proporción 59-49-1 y en fase estacionaria usando una columna de fase reversa, C18. El patrón utilizado fue 8 metil n-vanilyl-6-nonenamida de sigma. Se pesó 0.017g de reactivo patrón y se disolvió a volumen de 50 ml con etanol absoluto grado HPLC para obtener una concentración final de 0,34 mg/ml de mezcla. De esta concentración el 60% (0,204 mg/ml) corresponde a la concentración de capsaicina y el 40% restante a dihidrocapsaicina.

Las relaciones para determinar la concentración en las muestras, se parte de conocer el área del patrón, de la muestra y la concentración de capsaicina (0,24 mg/ml) y de dihidrocapsaicina (0,136 mg/ml) en el patrón:

Para capsaicina: $ACP / ACM = CCP / CCM$

Donde ACP = área del patrón para capsaicina

CCP = Concentración de capsaicina en el patrón (0,204 mg/ml)

ACM = área de la muestra para capsaicina

CCM = CONCENTRACIÓN DE CAPSAICINA EN LA MUESTRA

$CCM = (CCP \times ACM \times FD) / ACP$

Donde FD es: factor de dilución

Conocida la concentración de Capsaicina en el extracto se calculan los miligramos de capsaicina por gramo de ají.

$\text{mg capsaicina/g ají} = (CCM \times VF) / m$

Donde VF = volumen final del extracto

M = masa de ají

(Melgarejo et al., 2005)

4.4 Análisis de Varianza

Se realizó un análisis de varianza para cada una de las variables, de acuerdo al modelo estadístico de bloques completos al azar, donde el modelo matemático fue:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + B_j + E_{ij}$$

Donde:

Y_{ij} = Variable de respuesta al tratamiento i y bloque j .

μ = Media general.

T_i = Efecto del tratamiento i .

B_j = Efecto del bloque j .

E_{ij} = Error experimental del tratamiento i en el bloque j .

Las hipótesis a analizar fueron:

H_0 = la media de todos los tratamientos no difieren significativamente.

H_a = la media de los tratamientos difieren significativamente al menos en un tratamiento.

La regla de decisión para la aceptación de la hipótesis nula fue cuando los valores de la prueba de F (F_{tabulado}) fueron menores al 5% (0.005).

El análisis de varianza asociado al modelo matemático se muestra a continuación.

Cuadro 9. Esquema de un Análisis de Varianza bajo el diseño de bloques completos al Azar.

Fuentes	Grados	Cuadrados	F_{Calculado}
Variación	Libertad	Medios	
Bloques	b - 1	CM _b	CM _b /CM _e
Tratamiento	t - 1	CM _t	CM _t /CM _e
Error	(b-1)(t-1)	CM _e	
Total	bt - 1		

En el análisis o comparación de medias, solo se usaron aquellas variables en las cuales el análisis de varianza mostró diferencias significativas entre generaciones. Para la comparación de medias se usó el estadístico de comparaciones planeadas ó contrastes ortogonales, donde se compararon las medias de las generaciones que interesan, las cuales son llamadas contrastes

ortogonales. Estos contrastes ortogonales, que son una combinación lineal de los efectos de tratamientos, fueron:

Combinación Lineal 1 = P_1 Vs P_2

Combinación Lineal 2 = F_1 Vs $(P_1+P_2)/2$

Combinación Lineal 3 = RC_1 Vs RC_2

Combinación Lineal 4 = F_2 Vs $(RC_1+RC_2)/2$

Combinación Lineal 5 = $(P_1+P_2+F_1)/3$ Vs $(F_2+ RC_1+RC_2)/3$ Entre homogéneas y heterogéneas.

4.5 Análisis de Medias Generacionales

Un análisis de medias generacionales fue desarrollado en cada una de las variables tomadas con el fin de estimar los parámetros genéticos en las 6 generaciones. La pregunta en este tipo de análisis es si existe una diferencia neta entre los efectos aditivos de los genes en el P_1 y P_2 , es decir, si los genes en P_1 tienden en promedio a ser dominantes sobre los del P_2 y si hay interacciones epistáticas entre los genes de los dos parentales. (Mather & Jinks, 1971)

Se planteó el modelo completo de Mather y Jinks (1971) para una media observada en la k-ésima generación, incluyendo todos los efectos que de acuerdo con la notación de Lynch and Walsh (1998) son:

$$\mu = \mu_0 + \Theta_S \alpha^C_1 + \Theta_H \delta^C_1 + \Theta_S \Theta_S \alpha^C_2 + \Theta_S \Theta_H (\alpha^C_k \delta^C_1) + \Theta_H \Theta_H \delta^C_2$$

Donde:

μ = media de la generación k.

μ_0 = media de los parentales homocigóticos.

$\alpha^C_k \delta^C_1$ = coeficientes determinados por el grado de parentesco de la k-ésima generación

Θ_S = efectos genéticos aditivos

Θ_H = efectos genéticos dominantes

$\Theta_S \Theta_S$ = efectos epistáticos de tipo aditivo x aditivo

$\Theta_S\Theta_H$ = efectos epistáticos de tipo aditivo x dominante

$\Theta_H\Theta_H$ = efectos epistáticos de tipo dominante x dominante

Considerando dos progenitores P_1 y P_2 , cuyos genotipos serán AABB y aabb, respectivamente y las generaciones derivadas de ellos (F_1 , F_2 , RC_1 y RC_2), se pueden expresar las medias, excluyendo los errores experimentales y estimar los coeficientes de los parámetros m , d , h , dd , dh y hh , por medio de los siguientes componentes genéticos (Lynch & Walsh, 1998):

Asumiendo que el P_1 es el que acumula mayor cantidad de genes favorables y por lo tanto P_2 es el padre que acumula la menor cantidad de alelos favorables, entonces el valor esperado será;

$$P_1 = m + d_A + d_B + d_A d_B$$

$$P_2 = m - d_A - d_B + d_A d_B$$

Para n locus, será:

$$P_1 = m + d + dd$$

$$P_2 = m - d + dd$$

En donde:

m : parámetro que expresa la media de los homocigotos que se concentran entre los varios genotipos de una población

d_A : valor genotípico de AA

d_B : valor genotípico de BB

$d_A d_B$: efecto resultante de la interacción génica Inter-alélica (Salazar, 2007)

La generación F_1 , obtenida de cruzamientos entre progenitores homocigotos y contrastantes, representa el heterocigoto y por tanto su media genotípica esperada estará dada por:

$$F_1 = m + h_A + h_B + h_A h_B$$

$$F_1 = m + h + hh$$

En donde:

h_A : valor genotípico de AA

h_B : valor genotípico de BB

$h_A h_B$: efecto resultante de la interacción génica Inter-alélica (Lynch & Walsh, 1998)

Finalmente para las generaciones F_2 y las retrocruzas, utilizando el mismo concepto anterior se puede estimar los componentes:

$$F_2 = m + \frac{1}{2}h + \frac{1}{4}hh$$

$$RC_1 = m + \frac{1}{2}d + \frac{1}{2}h + \frac{1}{4}dd + \frac{1}{4}dh + \frac{1}{4}hh$$

$$RC_2 = m - \frac{1}{2}d + \frac{1}{2}h + \frac{1}{4}dd - \frac{1}{4}dh + \frac{1}{4}hh$$

(Salazar, 2007)

Así, para las 6 generaciones:

<i>Línea</i>	<i>Formula</i>	<i>m</i>	<i>d</i>	<i>h</i>	<i>dd</i>	<i>dh</i>	<i>dd</i>
P₁	$m + d + dd$	1	1	0	1	0	0
P₂	$m - d + dd$	1	-1	0	1	0	0
F₁	$m + h + hh$	1	0	1	0	0	1
F₂	$m + \frac{1}{2}h + \frac{1}{4}hh$	1	0	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{4}$
RC₁	$m + \frac{1}{2}d + \frac{1}{2}h + \frac{1}{2}dd + \frac{1}{2}dh + \frac{1}{2}hh$	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$
RC₂	$m - \frac{1}{2}d + \frac{1}{2}h + \frac{1}{2}dd - \frac{1}{2}dh + \frac{1}{2}hh$	1	$-\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$-\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$

Tomado de (Mather & Jinks, 1971) (Lynch & Walsh, 1998)

Una aproximación general para la prueba de hipótesis usa la regresión de cuadrados mínimos para estimar los parámetros del modelo y entonces comparar las medias observadas con las predicciones del modelo (Lynch & Walsh, 1998). Este método conocido como “Joint Scaling Test”, consiste en la estimación de los parámetros genéticos de aditividad, dominancia y la media, desde la media de los tipos de generaciones disponibles, seguido por una comparación de las medias generacionales observadas con los valores esperados derivados de la estimación de los 3 parámetros (Lynch & Walsh, 1998; Mather & Jinks, 1971).

En forma matricial, siendo “z” el vector de los valores observados de las medias de cada generación, “a” el vector de efectos de la media (μ_0) y efectos aditivos (α^C_k) y “M” la matriz de coeficientes determinados por la estructura genética y distribución física del experimento (m, d, h, i, j y l), el modelo se convierte en:

$$\mathbf{z} = \mathbf{M}\mathbf{a} + \mathbf{e}$$

En donde “e”, es la columna del vector del error residual, dada por las desviaciones entre el valor observado y el esperado (Lynch & Walsh, 1998).

El estimativo de los cuadrados mínimos para “a” es “â” = $(\mathbf{M}'\mathbf{M})^{-1}\mathbf{M}'\mathbf{v}$, donde “M'” es obtenida de “M” al intercambiar sus filas y columnas, y $(\mathbf{M}'\mathbf{M})^{-1}$ es la matriz del multiplicador de Mather y Jinks, (Hayman, 1960). Sin embargo este método de estimación para “â” es adecuado cuando las varianzas observadas y las covarianzas no están correlacionadas y tienen errores iguales, sin embargo estas condiciones son rara vez cumplidas (Hayman, 1960). Así, Mather (1949) citado por Hayman, 1960, señaló esta dificultad y sugirió que esta podría ser superada por un análisis de mínimos cuadrados ponderados. Por tanto la matriz “a” que es el vector de efectos de la media (μ_0) y efectos aditivos (α^C_k), debe de ser calculada por la fórmula:

$$\hat{\mathbf{a}} = (\mathbf{M}^T\mathbf{V}^{-1}\mathbf{M})^{-1}\mathbf{M}^T\mathbf{V}^{-1}\mathbf{z} \text{ (Lynch \& Walsh, 1998)}$$

Debido a que las medias de cada generación pueden variar con respecto a la precisión, ya que por ejemplo existen diferentes tamaños de muestra para cada una de las generaciones, este modelo fue ponderado, donde este factor de ponderación (V) son los recíprocos de los errores estándar al cuadrado (varianza) de cada media (Mather & Jinks, 1971). Teniendo en cuenta que la covarianza es la medida de asociación entre dos variables y que cuando estas dos variables no están relacionadas su valor es igual a cero, los elementos de la matriz de ponderación quedan en la diagonal, debido que al realizar la covarianza entre los progenitores, aquellos que están relacionados tienen el coeficiente de la misma varianza (Lynch & Walsh, 1998), que en este caso son los inversos de la varianza ($1/\sigma^2$). Así, la matriz V o de ponderación queda:

Cuadro 10. Matriz de ponderación V, con el inverso de las varianzas en las diagonales.

	P ₁	P ₂	F ₁	F ₂	RC ₁	RC ₂

P₁	$\sigma^2 p_1$	0	0	0	0	0
P₂	0	$\sigma^2 p_2$	0	0	0	0
F₁	0	0	$\sigma^2 F_1$	0	0	0
F₂	0	0	0	$\sigma^2 F_2$	0	0
RC₁	0	0	0	0	$\sigma^2 RC_1$	0
RC₂	0	0	0	0	0	$\sigma^2 RC_2$

Una vez determinados los valores de m, d y h, se procedió a estimar las medias de cada generación, es decir, a calcular los valores esperados de cada generación (\hat{u}). Estos valores fueron calculados al realizar el producto de las matrices M por el estimativo de estos valores: (Lynch & Walsh, 1998)

$$\hat{u} = M\hat{a}$$

Una vez calculados los valores esperados, se procedió con la evaluación del ajuste del modelo de aditividad-dominancia, el cual fue calculado con la prueba de Chi² (X^2).

$$X^2 = D'VD$$

Donde:

D = Matriz de orden (7x1) y equivale a la diferencia entre los valores observados y los estimados de cada generación.

V = Matriz de ponderación

D' = la matriz transpuesta de D.

Ese valor de X^2 , fue comparado con el valor de X^{tabulado} , de acuerdo con la regla de decisión donde se acepta la hipótesis nula si el valor de X^2 es menor al valor del X^{tabulado} . (Mather & Jinks, 1971)

Hipótesis Nula (H₀) = Los valores observados se ajustan a los valores esperados según el modelo de aditividad-dominancia.

Hipótesis alternante (H_a) = Los valores observados no se ajustan a los valores esperados según el modelo de aditividad-dominancia.

Los grados de libertad para la estimación del Chi tabulado fueron calculados con la diferencia entre el número de generaciones empleadas en el cálculo menos el número de parámetros estimados: (Lynch & Walsh, 1998)

$$\text{GL (grados de libertad)} = N^{\circ} \text{ generaciones} - N^{\circ} \text{ parámetros}$$

Con este aproximativo se evaluó la significancia del modelo a un nivel del 5% de significancia y gradualmente se adhirió efectos compuestos de alto orden (efectos epistáticos) al modelo hasta que se encontró el ajuste de este.

4.6 Parámetros Genéticos de los Caracteres Estudiados

Este proceso se realizó a través del Método de Medias/Varianzas Generacionales, propuesto por Mather y Jinks (1971) de la siguiente forma:

Varianza ambiental o error en F2 $E = \frac{1}{4} (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} + 2 \sigma^2_{F1})$

Varianza aditiva en la F2 $D = 4\sigma^2_{F2} - 2(\sigma^2_{RC1} + \sigma^2_{RC2})$

Varianza de dominancia en la F2 $H = 4(\sigma^2_{RC1} + \sigma^2_{RC2} - \sigma^2_{F2} - E)$

Heredabilidad en sentido amplio $h^2_a = [\sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{P1} + \sigma^2_{P2} + 2 \sigma^2_{F1})/4] / \sigma^2_{F2}$

Heredabilidad en sentido estricto $h^2_e = [\sigma^2_{F2} - (\sigma^2_{RC1} + \sigma^2_{RC2})/2] / \sigma^2_{F2}$

Grado medio de dominancia (Var) $k = (2H/D)^{1/2}$

Número de genes

$$n = ((P_1 - P_2)^2(1 + 0.5k^2)) / 8 \sigma_g^2$$

Heterosis promedio de los progenitores **Het** = $(F_1 - (1/2)(P_1 + P_2)) / (1/2)(P_1 + P_2)$

4.7 Análisis de Varianzas Generacionales

Este método de análisis permite estimar componentes de variación con la ventaja de ser relativamente fácil en su uso, sin embargo, este ignora la variación muestral que aparece en una varianza de bajo rango como una reflexión de una varianza de alto rango. También a todos los estadísticos se les da igual peso en la estimación de los componentes de variación y los valores de los estadísticos usados como material para la estimación de los componentes de variación pueden ser así mismos correlacionados, mientras el método de análisis de medias generacionales no los correlaciona.

Para este análisis, se asume que la acción génica es aditiva y que la varianza ambiental es independiente de los antecedentes genéticos. Esto es debido a que la estimación de las varianzas aditivas y dominantes no es sencilla, ya que las diferencias en las varianzas parentales no se pueden atribuir solo al ambiente (Lynch & Walsh, 1998). Además en este método, se supone que no hay covarianza o relación alguna entre los parentales, es decir que las líneas parentales no tienen ninguna relación genética, por tanto la matriz V tiene 0 en lo que no es la diagonal.

Además un proceso de repetición es necesario, donde la diagonal de la matriz V es estimada y recalculada en cada paso de repetición ó iteración, estabilizándose generalmente cada 4 o 5 iteraciones. Así, al asumir la varianza génica aditiva y que la varianza ambiental sea σ^2_E , las varianzas fenotípicas para las líneas parentales y la generación F₁ será:

$$\begin{aligned}\sigma^2_{P1} &= \sigma^2_E + \sigma^2_{A1} \\ \sigma^2_{P2} &= \sigma^2_E + \sigma^2_{A2} \\ \sigma^2_{F1} &= \sigma^2_E + 1/2(\sigma^2_{A1} + \sigma^2_{A2})\end{aligned}$$

En donde:

σ^2_{A1} = Varianzas genéticas aditivas del padre 1

σ^2_{A2} = Varianzas genéticas aditivas del padre 2

Es decir que la varianza de la F_1 contiene exactamente un alelo del P_1 y otro del P_2 . En la generación F_2 aparecerá una variación entre los individuos en una proporción del 25% de probabilidades de ser un individuo P_1P_1 o uno P_2P_2 y un 50% de probabilidades de ser un individuo P_1P_2 . Esta variación es totalmente diferente a la que se espera en la generación F_1 , donde todos los individuos serían P_1P_2 , dando entonces $-\alpha_i^c/2$ y $+\alpha_i^c/2$, que serían la media de los efectos aditivos de los alelos a un locus *ith* en el P_1 y P_2 . Así, la varianza entre individuos F_2 atribuida a diferencias entre líneas parentales en un locus será:

$$\sigma^2_{F2e} = \sigma^2_{Si} = \frac{1}{4}(\sigma^2_{A2}) + \frac{1}{2}(\sigma^2_{A1} + \sigma^2_{A2}) + \frac{1}{4}(\sigma^2_{A1})$$

$$\sigma^2_{F2e} = \sigma^2_{Si} = \frac{1}{4}(-\alpha_i^c)^2 + \frac{1}{2}(\alpha_i^c - \alpha_i^c) + \frac{1}{4}(\alpha_i^c)^2$$

$$\sigma^2_{Si} = \frac{1}{2}(\alpha_i^c)^2$$

$$2\sigma^2_{Si} = (\alpha_i^c)^2$$

$$\sigma^2_{F2e} = \sigma^2_E + \frac{1}{2}(\sigma^2_{A1}) + \frac{1}{2}(\sigma^2_{A2}) + \sigma^2_{Si}$$

Donde α_i^c = Efectos aditivos compuestos y σ^2_{Si} = Varianza de segregantes

Para cualquier tipo de líneas y sus generaciones, el genotipo en un locus puede ser partido en 3 clases:

- 1) Ambos alelos vienen de una muestra de genes P_1 al azar
- 2) Ambos alelos vienen de una muestra de genes P_2 al azar
- 3) Un alelo proviene de una muestra aleatoria de P_1 y el otro proviene de un pool de genes de P_2 .

Así,

S= fracción de genes del P_1

H= Probabilidad de que un individuo tenga ambos alelos en el locus.

Por tanto los coeficientes para cada valor aditivo son:

S - (H/2)= frecuencia de individuos que contienen solo el alelo P1

H= frecuencia de individuos que contienen ambos alelos.

1 - S - (H/2)= frecuencia de individuos que contienen solo el alelo P2.

Así, las generaciones se distribuyen normalmente con una μ y una σ^2 :

$$P_1 = (\alpha_i^c, \sigma^2_{A1})$$

$$P_2 = (\alpha_i^c, \sigma^2_{A2})$$

$$F_1 = (0, \frac{1}{2}(\sigma^2_{A2} + \sigma^2_{A1}))$$

En donde:

$$\mu = \alpha_i^c$$

$$\sigma^2 = \sigma^2_{A1} \text{ ó } \sigma^2_{A2}$$

Por tanto la varianza para cualquier línea (σ^2_{Ai}) quedará:

$$\sigma^2_{Ai} = E(A_i^2) - \mu^2_{Ai}$$

Ai = Valor Reproductivo

$$P_1P_1 + P_1P_2 + P_2P_2$$

$$(S - (H/2))(+\alpha^c) + (H)(0) + (1-S-(H/2))(-\alpha^c)$$

$$(2S - 1) \alpha^c$$

$$\mu_{Ai} = \theta_S \alpha^c \text{ (efectos aditivos)}$$

$E(A_i^2)$ = es calculado sobre las 3 posibles clases genotípicas.

$$E(A_i^2) = P_{\text{ind } P1}(P_1) + P_{\text{ind ambos alelos}}(F_1) + P_{\text{ind } P2}(P_2)$$

$$E(A_i^2) = (S - (H/2))(+\alpha^c)\{(\alpha_i^c)^2 + \sigma^2_{A1}\} + H\{\frac{1}{2}(\sigma^2_{A1i} + \sigma^2_{A2i}) + (1-S-(H/2))\{(-\alpha_i^c)^2 + \sigma^2_{A2i}\}$$

$$E(A_i^2) = S\sigma^2_{A1} + (1-S)\sigma^2_{A2i} + (1-H)(\sigma^2_s)$$

Al desarrollar la formula:

$$\sigma^2_{Ai} = E(A_i^2) - \mu^2_{Ai}$$

$$\sigma^2_{Ai} = S\sigma^2_{A1} + (1-S)\sigma^2_{A2i} + (1-H)(\alpha_i^c)^2 - \{(2S - 1) \sigma^2_s\}$$

$$\sigma^2_{Ai} = S\sigma^2_{A1} + (1-S)\sigma^2_{A2} + 2\{4S(1 - S) - H\} \sigma^2_s$$

Al desarrollarlo con la varianza ambiental y para todos los loci queda:

$$\sigma^2_{Ai} = \sigma^2_E + S\sigma^2_{A1i} + (1-S)\sigma^2_{A2i} + 2\{4S(1-S) - H\}\sigma^2_S$$

Finalmente para todas las generaciones a trabajar quedará:

$$\sigma^2_{P1} = \sigma^2_E + \sigma^2_{A1i} + (1-1)\sigma^2_{A2i} + 2\{4*1(1-1) - 0\}\sigma^2_S$$

$$\sigma^2_{P1} = \sigma^2_E + \sigma^2_{A1i}$$

$$\sigma^2_{P2} = \sigma^2_E + (0)\sigma^2_{A1i} + (1-0)\sigma^2_{A2i} + 2\{4*0(1-0) - 0\}\sigma^2_S$$

$$\sigma^2_{P2} = \sigma^2_E + \sigma^2_{A2i}$$

$$\sigma^2_{F1} = \sigma^2_E + \frac{1}{2}(\sigma^2_{A1i}) + \frac{1}{2}(\sigma^2_{A2i}) + 2\{4(\frac{1}{2})(1 - \frac{1}{2}) - 1\}\sigma^2_S$$

$$\sigma^2_{F1} = \sigma^2_E + \frac{1}{2}(\sigma^2_{A1i}) + \frac{1}{2}(\sigma^2_{A2i}) + 2\{0\}\sigma^2_S$$

$$\sigma^2_{F1} = \sigma^2_E + \frac{1}{2}(\sigma^2_{A1i}) + \frac{1}{2}(\sigma^2_{A2i})$$

$$\sigma^2_{F2} = \sigma^2_E + (\frac{1}{2})\sigma^2_{A1i} + (\frac{1}{2})\sigma^2_{A2i} + 2\{4(\frac{1}{2})(1 - \frac{1}{2}) - 1/2\}\sigma^2_S$$

$$\sigma^2_{F2} = \sigma^2_E + (\frac{1}{2})\sigma^2_{A1i} + (\frac{1}{2})\sigma^2_{A2i} + \sigma^2_S$$

$$\sigma^2_{RC1} = \sigma^2_E + \frac{3}{4}(\sigma^2_{A1}) + \frac{1}{4}(\sigma^2_{A2}) + 2\{4(\frac{3}{4})(\frac{1}{4}) - \frac{1}{2}\}\sigma^2_S$$

$$\sigma^2_{RC1} = \sigma^2_E + \frac{3}{4}(\sigma^2_{A1}) + \frac{1}{4}(\sigma^2_{A2}) + \frac{1}{2}\sigma^2_S$$

$$\sigma^2_{RC2} = \sigma^2_E + \frac{1}{4}(\sigma^2_{A1}) + \frac{3}{4}(\sigma^2_{A2}) + 2\{4(\frac{1}{4})(\frac{3}{4}) - \frac{1}{2}\}\sigma^2_S$$

$$\sigma^2_{RC2} = \sigma^2_E + \frac{1}{4}(\sigma^2_{A1}) + \frac{3}{4}(\sigma^2_{A2}) + \frac{1}{2}\sigma^2_S$$

Entonces los coeficientes para cada una de las varianzas y para todas las generaciones quedan:

Cuadro 11. Coeficientes de los parámetros σ^2_E , σ^2_{A1} , σ^2_{A2} y σ^2_S , para la matriz M.

PARAMETRO	σ^2_E	σ^2_{A1}	σ^2_{A2}	σ^2_S
P₁	1	1	0	0
P₂	1	0	1	0
F₁	1	½	½	0
F₂	1	½	½	1
RC₁	1	¾	¼	½

RC₂	1	1/4	3/4	1/2
-----------------------	---	-----	-----	-----

Por tanto la matriz “M” es singular, es decir, no tiene una matriz inversa si se tiene en cuenta la varianza ambiental, ya que su coeficiente es la suma de los coeficientes para σ^2_{A1} y σ^2_{A2} . Así, este problema es eliminado al suprimir la primera columna de la matriz (σ^2_E) y reduciendo el vector de componentes de varianza a:

$$\mathbf{a}^T = (\sigma^2(\mathbf{P}_1), \sigma^2(\mathbf{P}_2), \sigma^2(\mathbf{S}))$$

Donde $\sigma^2(\mathbf{P}_1) = \sigma^2_E + \sigma^2_{A1}$ y $\sigma^2(\mathbf{P}_2) = \sigma^2_E + \sigma^2_{A2}$ son las varianzas fenotípicas de cada parental. (Lynch & Walsh, 1998)

Con esto obtenemos todos los elementos necesarios para realizar el análisis de varianzas generacionales, el cual es análogo al de medias generacionales. En este nosotros tenemos los mismos parámetros anteriores donde z es el vector de las varianzas fenotípicas observadas para las generaciones evaluadas, “a” el vector de componentes de varianzas (σ^2_{A1} , σ^2_{A2} , σ^2_S , σ^2_E) y “M” la matriz de coeficientes para las líneas calculada anteriormente. El modelo lineal para este método quedaría entonces:

$$\mathbf{z} = \mathbf{M}\mathbf{a} + \mathbf{e}$$

Donde “e” es el vector de los errores residuales. (Lynch & Walsh, 1998)

El estimativo de los mínimos cuadrados ponderados para los parámetros del modelo queda:

$$\hat{\mathbf{a}} = (\mathbf{M}^T\mathbf{V}^{-1}\mathbf{M})^{-1}\mathbf{M}^T\mathbf{V}^{-1}\mathbf{z}$$

Donde el vector de ponderación es la matriz de covarianzas calculado como en el análisis de medias generacionales. Sin embargo los elementos de la diagonal quedan aquí igual a $2v_j^2 / (n_j + 2)$, donde “v_j” la varianza fenotípica observada de la línea *ith* y “n_j” es el tamaño de la muestra. (Lynch & Walsh, 1998) (Mather & Jinks, 1971)

Hayman (1960b) citado por Lynch & Walsh, 1998, realiza un paso más en este tipo de análisis. La matriz V tiene en su diagonal expectativas iguales a $2v_j^2 / (n_j + 2)$, donde v_j representa las expectativas de las entradas apropiadas en v. bajo la asunción que el modelo de aditividad es correcto, los valores proyectados de los mínimos cuadrados $\mathbf{z}' = \mathbf{M}\mathbf{a}$ debe ser un mejor estimador de las varianzas entre líneas que de los elementos originales de z. esto implica que los elementos de $\hat{\mathbf{a}}$, deben ser computados una segunda vez usando la ecuación:

$$\hat{\mathbf{a}} = (\mathbf{M}^T \mathbf{V}^{-1} \mathbf{M})^{-1} \mathbf{M}^T \mathbf{V}^{-1} \mathbf{z}$$

Sin embargo en esta nueva repetición los elementos de \mathbf{z}' dentro de V. Este proceso debe ser repetido hasta que los estimativos de $\hat{\mathbf{a}}$ se estabilicen. Cabe anotar que durante los procesos de repetición o iteración solo son los elementos de la matriz de covarianzas V el modificado y no las otras matrices. (Lynch & Walsh, 1998)

Ya que V es una matriz diagonal, con $\mathbf{V}_{ii} = 2v_j^2 / (n_j + 2)$ podemos calcular los valores de χ^2 para determinar el ajuste del modelo de las varianzas observadas a las predicciones del modelo aditivo.

$$\chi^2 = \sum_{j=1}^k \frac{(v_j - \hat{v}_j)^2}{2\hat{v}_j^2 / (n_j + 2)}$$

Donde

\hat{v}_j = último estimativo de v_j^2 y el numero de grados de libertad es igual al número de líneas (k) menos el número de componentes de varianzas estimados (3). En forma matricial el χ^2 es igual a $\mathbf{D}^T \mathbf{V}^{-1} \mathbf{D}$, donde D = la diferencia entre las varianzas observadas y las varianzas estimadas.

Los valores de las varianzas esperadas para cada generación fueron calculados de acuerdo con la fórmula propuesta por Lynch & Walsh, 1998:

$$\sigma^2 = \sigma^2_E + S \sigma^2_{A1} + (1-S) \sigma^2_{A2} + 2[4S(1-S)-H] \sigma^2_S$$

Las desviaciones estándar para cada generación fueron calculados con la formula matricial propuesta por (Lynch & Walsh, 1998), $M(M^t V^{-1} M)^{-1} M^t$, donde cada desviación corresponde a la raíz cuadrada de los elementos de la diagonal de la matriz resultante.

El ajuste del modelo de aditividad se aceptó cuando al realizar la diferencia entre las varianzas observadas y esperadas fue menor a dos veces la suma de las desviaciones estándar.

$$\sigma^2_{\text{obs}} - \sigma^2_{\text{est}} < 2(\sigma_{\text{obs}} + \sigma_{\text{est}})$$

La metodología aquí propuesta fue desarrollado de acuerdo a la metodología propuesta por Lynch & Walsh, (1998) y Mather & Jinks, (1971).

5. RESULTADOS

El 74.47% de las plantas presentaron un peso que varió entre 21 y 36 gramos por frutos por planta en el parental 958. Por el contrario en el parental Serrano, el 66.67% de plantas tuvo un rango entre 71 y 91 gramos, indicando una diferencia entre los parentales de 35 gramos por fruto por planta. La generación derivada del cruzamiento entre los dos parentales o F_1 , presentó valores entre 53 y 68 gramos por frutos por planta con el 48% de plantas, semejándose al promedio del parental que presentó el mayor peso de frutos. La generación F_2 , presentó gran segregación, teniendo entre 36 y 56 gramos por fruto el 53.91% de plantas. La retrocruza hacia el parental 958 (RC_1), mostró valores entre 27 y 47 gramos por fruto, mientras la retrocruza hacia el parental Serrano (RC_2) mostró un rango entre 55 y 75 gramos con más del 50% de las plantas. Cuadro 12.

El número de frutos por planta en el parental 958, P_1 , estuvo entre 21 a 30 frutos por plantas con el 48.94% de plantas en este rango. En el parental Serrano, P_2 , el 44.4% de plantas mostró valores entre 1 y 5 frutos por planta y entre 6 y 10 con el mismo porcentaje de plantas. Estos dos parentales presentan características contrastantes con promedios entre 21 y 30 frutos para el P_1 y 1 a 10 para el P_2 . La generación derivada del cruzamiento entre los dos parentales o F_1 , presentó valores entre 10 y 17 frutos por planta con el 48% de plantas, teniendo valores intermedios entre ambos parentales. La generación F_2 , presentó gran segregación, con un rango entre 1 y 15 frutos por planta la mayor cantidad. Sin embargo se puede observar que el promedio de 16 a 30 mostró gran relevancia con el 30.45% de plantas. Las generaciones de retrocruza mostraron similares valores entre 1 y 20 frutos por planta con el 89.92 y 97.49% para las retrocruzas 1 y 2, respectivamente. Cuadro 13.

Cuadro 12. Distribución de frecuencias del peso de frutos por planta, en las generaciones P₁, P₂, F₁, F₂, RC_{1 (P1)} y RC_{2 (P2)}.

Peso Frutos (gramos)	% Plantas P ₁	Peso Frutos (gramos)	% Plantas P ₂
21-36	74,47%	51-71	27,78%
36-51	21,28%	71-91	66,67%
51-66	4,26%	91-111	5,56%
Total general	100,00%	Total general	100,00%

Peso Frutos (gramos)	% Plantas F ₁	Peso Frutos (gramos)	% Plantas F ₂
38 -54	28,00%	16-36	33,54%
54-69	48,00%	36-56	53,91%
69-84	24,00%	56-76	12,55%
Total general	100,00%	Total general	100,00%

Peso Frutos (gramos)	% Plantas RC _{1 (P1)}	Peso Frutos (gramos)	% Plantas RC _{2 (P2)}
27-47	59,66%	55-75	54,72%
47-67	37,82%	75-95	43,40%
67-87	2,52%	95-115	1,89%
Total general	100,00%	Total general	100,00%

Cuadro 13. Distribución de frecuencias del número de frutos por planta, para las generaciones P₁, P₂, F₁, F₂, RC_{1 (P1)} y RC_{2 (P2)}

Número de Frutos	% Plantas P ₁	Número de Frutos	% Plantas P ₂
1-10	21,28%	1-5	44,44%
11-20	29,79%	6-10	44,44%
21-30	48,94%	11-16	11,11%
Total general	100,00%	Total general	100,00%

Número de Frutos	% Plantas F ₁	Número de Frutos	% Plantas F ₂
2-9	32,00%	1-15	67,90%
10-17	48,00%	16-30	30,45%
18-25	20,00%	31-45	1,65%
Total general	100,00%	Total general	100,00%

Número de Frutos	% Plantas RC _{1 (P1)}	Número de Frutos	% Plantas RC _{2 (P2)}
1-10	45,38%	1-10	42,77%
11-20	44,54%	11-20	54,72%
21-30	10,08%	21-30	2,52%
Total general	100,00%	Total general	100,00%

El análisis de varianza mostró diferencias altamente significativas ($Pr < 0.01$) en las generaciones (Cuadro 14) para número de frutos por planta, peso de frutos por planta y contenidos de capsaicina. Esto indica que se acepta la hipótesis alterna, donde al menos una de las generaciones es diferente de las demás. En otras palabras, existe variabilidad genética en al menos una de las 6 generaciones, creando un efecto diferente de las demás sobre la variable dependiente. De acuerdo con los contrastes ortogonales, para la variable de número de frutos por planta no se encontraron diferencias significativas entre los parentales (P_1 Vs P_2), lo cual revela que los efectos aditivos no fueron significantes. Para la variable de peso de frutos por planta y contenidos de capsaicina, se encontraron diferencias significativas a un nivel de probabilidad del 0.01 y 0.05, respectivamente entre los parentales, revelando que los efectos aditivos fueron significantes.

Cuadro 14. Análisis de varianza de las generaciones P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_1 y RC_2 , en Número de frutos por planta, Peso de frutos por planta y Contenidos de Capsaicina.

Fuente de variación	Grados de Libertad	Nº Frutos	Peso Frutos	Capsaicina
Generación	5	0.99**	4.5**	0,0056**
Homogéneas	2	2.37**	6.73**	0,0107*
P_1 Vs P_2	1	0.27	3.03**	0,01159**
F_1 Vs $(P_1+P_2)/2$	1	1.43*	3.4**	0,0001
Heterogéneas	2	0.07	4.54**	0,00132**
RC_1 Vs RC_2	1	0.010	5.85**	0,00263*
F_2 Vs $(RC_1+RC_2)/2$	1	1.52*	2.26**	0,00204*
Homo Vs Hetero.	2	1.73**	8.19**	0,0073**
Bloques	2	0.19	0.08	0,0002

* y ** diferencias significativas a los niveles de probabilidad $P < 0.05$ y $P < 0.01$, respectivamente.

La comparación entre generaciones homogéneas y heterogéneas da un estimativo sobre el efecto genético en los materiales a usar y permite confirmar la segregación que existe en las generaciones F_2 , RC_1 y RC_2 . Esto se debe a que la diferencia entre las generaciones homogéneas nos provee un estimativo del efecto ambiental presente en el experimento, mientras la diferencia en las generaciones heterogéneas está compuesta de un efecto ambiental dado por la generación homogénea más un efecto genético debido a la segregación

presente en sus generaciones. El encontrar diferencias altamente significativas ($Pr < 0.01$), indica que las diferencias genéticas entre las generaciones es alta. En otras palabras, que las generaciones heterogéneas (F_2 , RC_1 y RC_2) presentan individuos genéticamente similares a los parentales y a la generación F_1 cada uno, confirmando la validez del experimento. La comparación entre retrocruzas da un estimativo adicional sobre la significancia de los efectos aditivos de cada parental, ya que esta generación está compuesta en igual proporción a individuos genéticamente similares al parental recurrente y a la F_1 . El no encontrar diferencias significativas en el número de frutos por planta nos indica que los efectos aditivos de cada parental no muestran significancia y que son los efectos dominantes los que más influyen sobre la media de la generación. Por el contrario en el peso de frutos por planta, se revela que los efectos aditivos son los que más contribuyen a la expresión fenotípica de la generación.

Los valores de la generación F_1 se encontraron por encima del promedio parental, revelando efectos heteróticos, en las variables de rendimiento. Contrario a los resultados del cuadro 15, donde se evidencia en contenidos de capsaicina un efecto de sobredominancia superando al parental superior en 0.014 mg/ml, la heterosis no fue diferente significativamente en el análisis de varianza, mostrando que los efectos de dominancia no fueron importantes en la expresión fenotípica y que esta manifestación de sobredominancia es debida a la combinación de genes complementarios.

Cuadro 15. Valores estadísticos de media general (μ), Varianza (σ^2) y desviación estándar (σ) para el contenido de capsaicina en las diferentes generaciones.

	μ	σ^2	σ
P1	0,025	0,0002	0,014
P2	0,010	0,0001	0,010
F1	0,039	0,0002	0,015
F2	0,017	0,0002	0,015
RC1	0,020	0,0002	0,013
RC2	0,012	0,0001	0,011
m		0.0175	

De acuerdo con el cuadro 15, el parental con mayor contenido de capsaicina fue el tipo Cayene, P₁, con 0.025 mg/ml, mientras que el parental Serrano presentó valores de 0.010 mg/ml. Aunque el contenido de Capsaicina en materiales del tipo pimentón dice ser de 0, no necesariamente se deba a la ausencia de los compuestos capsaicinoides. Esto puede ser debido ciertamente a la ausencia del contenido de capsaicina ó a que esta presencia se da en valores muy bajos siendo imperceptibles por los receptores TRPV1 (VR1) causantes de la sensación de dolor o picante (Stewart *et al.*, 2005). Los valores de la generación F₁ muestran la existencia de herencia transgresiva, superando incluso los valores comerciales del ají tipo Cayene de 0.036 mg/ml. Sin embargo, al pasar a la generación F₂ se pierde esta expresión de sobredominancia, teniendo valores similares a la media parental. Esto indica que los efectos génicos predominantes son los aditivos ya que la relación de dominancia disminuye y el efecto aditivo predomina. Así, en la generación F₁, se presenta la mejor expresión de la interacción génica intra-alélica.

De acuerdo con el cuadro 16, el parental con mayor número de frutos por planta fue el 958, P₁, con 18.17, mientras que para el peso de frutos por planta fue el que menor promedio obtuvo con 33.71 gramos por fruto/planta. El parental Pimentón serrano (P₂) presentó 6.19 frutos por planta con un peso promedio de 75.70 gramos por fruto/planta. Esto indica que las características número de frutos y peso de frutos por planta no son características controladas por los mismos pares de genes ni por los mismos efectos génicos, ya que para la variable numero de frutos por planta el parental 958 es el que acumula la mayor cantidad de genes favorables, es decir el que exhibe la mayor expresión fenotípica para el carácter, mientras que para peso es el que muestra la menor expresión fenotípica. Los valores de la generación F₁ muestran la pequeña influencia de los efectos de dominancia para el número de frutos por planta y el peso de frutos por planta, ya que en la primera el valor de la F₁ fue 2.13% superior al valor medio parental y en la segunda fue un 6.86%. Los valores medios de la generación F₂ fueron más altos y bajos que la media de la F₁ en el número de frutos y peso de frutos respectivamente. El número de frutos por planta en las generaciones de retrocruzamiento presentó un promedio inferior a

la media parental, mientras en peso de frutos estuvo entre el valor medio parental y el parental recurrente.

Cuadro 16. Valores estadísticos de media general (μ), desviación estándar (σ) y Varianza (σ^2) para las 6 generaciones.

Numero de frutos por planta			
	μ	σ^2	σ
P₁	18,17	57,54	7,59
P₂	6,19	12,90	3,59
F₁	12,44	30,76	5,55
F₂	13,04	47,57	6,90
RC₁	11,34	41,79	6,46
RC₂	11,11	23,15	4,81
m	12.18		

Peso de frutos por planta			
	μ	σ^2	σ
P₁	33,71	44,37	6,66
P₂	75,70	102,78	10,14
F₁	58,46	100,21	10,01
F₂	41,48	125,21	11,19
RC₁	45,08	115,08	10,73
RC₂	74,96	95,25	9,76
m	54.705		

Un análisis de medias generacionales considerando un modelo con 4 parámetros genéticos fue el que mejor ajuste a los datos obtuvo en todas las variables, siendo por consiguiente suficiente el uso de las 6 generaciones para la estimación de los parámetros genéticos en las variables analizadas. Los efectos génicos fueron estimados y el modelo fue desarrollado al adherir secuencialmente parámetros a este. En el cuadro 17, se puede observar que los efectos de aditividad, dominancia y los efectos epistáticos mostraron ser relevantes en la expresión del carácter. En la variable peso de frutos por planta, los efectos aditivos mostraron diferencias significativas y fue necesario el empleo de la interacción epistática digénica de aditividad por aditividad [i]. Para la variable de número de frutos por planta, los efectos aditivos mostraron significancia a un nivel de probabilidad del 0.05 y el modelo de aditividad-dominancia no fue suficiente para explicar la variabilidad de los datos, donde los efectos epistáticos de aditividad por dominancia [j] mostraron tener

influencia en la expresión fenotípica. En el contenido de capsaicina, tanto los efectos individuales de genes heredables y no heredables, aditividad y dominancia respectivamente, así como el efecto epistático de dominancia por dominancia [I] mostraron ser significativos para el contenido de Capsaicina. Todos los efectos estimados fueron acumulativos o agrupados a través de todos los loci que difieren entre los dos parentales.

Cuadro 17. Estimaciones de los efectos génicos con sus desviaciones estándar, X^2 y R^2 para las dos variables.

	N° Frutos	Peso Frutos	Capsaicina
m	11.95 ± 0.7**	36.7 ± 20.3	0,017 ± 0,0004**
d	5.84 ± 0.7*	-22.9 ± 5.1*	0,0076 ± 0,0003**
h	0,09 ± 1,2	24.83 ± 26.6	-0,027 ± 0,002**
i	-	19.72 ± 21.5	-
j	-10.3 ± 3.2	-	-
l	-	-	0,048 ± 0,002**
X²	0.067	1682	0,004
R²	97.54	91,69	99,87

* y ** diferencias significativas a los niveles de probabilidad $P < 0.05$ y $P < 0.01$, respectivamente.

Para la variable de peso de frutos por planta se puede observar que los efectos aditivos mostraron ser significativos y con signo negativo. Aunque el signo de este efecto fue negativo, este no reviste importancia y no tiene ningún significado importante, ya que esto se debe a que el parental 958 elegido como el P_1 es el que menor peso de frutos promedio por planta tiene, por lo cual, puede ser identificado para esta variable como el parental que muestra la menor expresión fenotípica. El efecto dominante en el contenido de capsaicina mostró tener una influencia negativa, indicando que los efectos de dominancia no son influyentes en la manifestación de la característica y que el parental Serrano es el que más contribuye en la manifestación de sobredominancia encontrada en la generación F_1 . Esto se debe a que el signo de este efecto indica cual parental está contribuyendo al efecto dominante (Cukadar-Olmedo & Miller, 1997).

Los efectos epistáticos digénicos aditivo por aditivo [i], no fueron significativos en la expresión de la capsaicina, además de tener un signo positivo, (datos no mostrados) lo cual sugiere que los pares de genes están en forma de

asociación (Mather & Jinks, 1971), es decir, que los genes del parental 958, el cual presentó los más altos niveles de capsaicina en el experimento, contribuyen en el incremento de los contenidos de capsaicina, tal como lo reportó Zewdie & Bosland, (2000). Sin embargo, los efectos génicos aditivos, d, no representaron la mayor porción de la variabilidad genética teniendo contribuciones similares a los efectos dominantes con 38.32 y 40.39 %, respectivamente. Cuadro 18. En las variables de rendimiento, los efectos génicos aditivos, d, representaron la mayor porción de la variabilidad genética con el 83.5% en número de frutos por planta y del 87.9% en peso de frutos, notando que los efectos dominantes no tienen mayor contribución en la expresión del carácter.

Cuadro 18. Variabilidad representada por el coeficiente de determinación (R^2) al adherir secuencialmente un parámetro al modelo genético para número de frutos por planta, peso de frutos por planta y contenidos de capsaicina.

	Nº Frutos	Peso	Capsaicina
d	83.49	87.89	38,32
h	21.29	8.08	40,39
d h	84.50	88.19	64,63
d h i	84.91	91.69	90,87
d h j	97.54	90.16	65,73
d h l	84.58	88.48	99,87
d h i j	97.54	93.55	91,16
d h i l	85.37	98.42	99,98
d h j l	98.12	90.45	99,90

d=suma de efectos aditivos; h= suma de efectos dominantes; i = suma de efecto epistático aditivo x aditivo; j= suma de efecto epistático aditivo x dominante; l = suma de efecto epistático dominante x dominante.

Los estimativos de los componentes de varianza aditivos, dominantes y ambientales, heredabilidades en sentido estricto y amplio y heterosis para las variables, son presentados en el cuadro 19. Se puede observar que la varianza dominante fue nula para todas las variables, causando un efecto en el valor de las heredabilidades. Este valor nulo en la varianza es debido posiblemente a que los valores de todos y cada uno de los efectos dominantes individuales fueron nulos, lo cual indicaría que para cada alelo hay sólo acción génica aditiva y ausencia de dominancia (Ceballos, 1996). Otra explicación sería que los valores de los efectos dominantes son distintos a cero pero al tener signos

opuestos, el resultado final es el de una sumatoria igual a cero. (Ceballos, 1996) Debido a esto el valor de la heredabilidad en sentido estricto y amplio presentaron el mismo valor en las variables de número de frutos y contenidos de capsaicina. En referencia al grado de dominancia, se puede observar que en ninguna de las variables se presentó relevancia, teniendo un valor de 0, lo cual indicaría que los efectos aditivos son los que más influyen en la expresión del carácter.

Cuadro 19. Estimaciones de heredabilidad en sentido amplio (h^2_a), en sentido estricto (h^2_e), varianzas ambiental (E), Aditiva (D), Dominante (H), grado medio de dominancia (gmd), número de genes y Heterosis.

	E	D	H	h^2_a	h^2_e	GMD	Nº Genes	Hete.
Nº frutos	32,99	60,42	0	30,66	30,66	0	2	1,02
Peso	86,89	80,19	0	30,61	16,01	0	6	1,07
Capsaicina	0,00018	0,00036	0	0,384	0,384	0	2	1,76

Los valores similares en las heredabilidades para número de frutos por planta y contenidos de capsaicina, indican la ausencia de efectos dominantes en la expresión fenotípica. En la variable peso de frutos por planta la heredabilidad en sentido estricto fue inferior a la heredabilidad en sentido amplio, indicando la presencia de efectos de dominancia que influyen en la manifestación de la característica, confirmando una vez más que el estimativo del grado medio de dominancia no es preciso.

Los estimativos absolutos de la heterosis fueron de 1.02 y 1.07 para número de frutos por planta y peso de frutos por planta. Esto nos indica que la generación F_1 se encuentra un 2 y 7% por encima del promedio parental, mostrando la gran importancia de los efectos aditivos en la expresión fenotípica. En capsaicina, el estimativo fue de 1.76, indicando que la generación F_1 se encontró por encima de la media parental en un 76%. De acuerdo con estos resultados se puede decir que la presencia de heterosis en este cruce fue debida a la existencia de interacciones entre alelos de diferentes loci ó epistasis, a la superioridad de los heterocigotos sobre los homocigotos llamada también sobredominancia o a la complementación de genes con dominancia (Briggs and Knowles, 1967 citados por Garcés A., 2007).

El estimativo del número de genes que controlan el número de frutos por planta fue de 2 genes, mientras para el peso de frutos por planta fue de 6 genes. Este estimativo provee un parámetro poco confiable, debido a que es medido en referencia al grado medio de dominancia. Sin embargo, provee un gran valor para emplear en el buen entendimiento de la variación genética. De acuerdo con la prueba de chi cuadrado (cuadro 20) y con el estimativo del número de genes en los cuales los dos parentales difieren en el contenido de capsaicina, se concluye que son 2 genes los que interactúan para expresar la característica, contrario a lo obtenido por Zewdie & Bosland, (2000), los cuales encontraron que el número de factores efectivos para el contenido de capsaicina fue mayor de 6 genes. Sin embargo estas diferencias son debidas principalmente al método mediante el cual este estimativo fue calculado y a que este estimativo proviene del cruzamiento inter-específico de *C. annuum* y *C. chinense*.

Cuadro 20. Prueba de chi cuadrado para determinar el número de genes y el tipo de interacción epistática presente en el contenido de capsaicina en la generación F₂.

Contenido Capsaicina (mg/ml)	Plantas Observadas	Plantas Esperadas	Proporción fenotípica	(Ob – Es) ² /Es	X ² _c	X ² _{tabulado}
0 – 0.04	104	105,9375	15	0,0354351	0,57	3.841
0.041 – 0.08	9	7,0625	1	0,53152655		

De acuerdo con esta prueba y tratando de corroborar lo obtenido en el análisis de medias generacionales, para la característica existe un efecto de epistasis. El término epistasis se refiere a un efecto de enmascaramiento donde una variante o un alelo en un locus impide la expresión de otro manifestando su efecto (Cordell, 2002). En estos casos, se denomina “epistático” al gen que modifica la expresión del alelo del otro locus, e “hipostático” al gen que es modificado. (Fehr, 1991) Así, si suponemos dos loci, B y G, que influyen la característica de Capsaicina, donde el locus B tiene dos posibles alelos B y b, al igual que el locus G, existirían 4 posibles fenotipos, dando una proporción fenotípica clásica de 9:3:3:1. Por tanto, la epistasis causa desviaciones de las proporciones fenotípicas comunes en la F₂, dando un número de fenotipos menor de cuatro, mostrando tres o dos fenotipos diferentes.

De acuerdo con el cuadro 20 se encontró una proporción fenotípica de 15:1 diferente a la convencional 9:3:3:1, donde los alelos dominantes de cada gen, producen un efecto similar pero por diferentes rutas metabólicas y enmascaran la acción de los alelos recesivos, los cuales son incapaces de producir enzimas que puedan transformar los compuestos correspondientes. De manera tal que el individuo homocigoto recesivo, produjo un fenotipo diferente, mientras los fenotipos que presentaron al menos un alelo dominante, mostraron el mismo fenotipo, dando entonces la proporción de 15:1. Cabe anotar que en cuanto al contenido de compuestos alcaloides que componen la característica única del género *Capsicum*, conocidos como capsaicinoides, son los alelos recesivos los que aumentan la característica, dado que en los datos observados solo una de cada 16 plantas presentó contenidos de capsaicina superiores a 0.04 mg/ml.

De acuerdo con el análisis de varianzas generacionales y cómo se observa en el cuadro 21, bastan solo 5 iteraciones para estabilizar las varianzas. Podemos observar que las varianzas genéticas aditivas del padre 1 fueron más influyentes que las varianzas del padre 2 para número de frutos por planta y contenidos de capsaicina, mientras para peso de frutos las varianzas genéticas aditivas del padre 2 fueron más influyentes que las del padre 1 para las cosechas.

Cuadro 21. Análisis de varianzas generacionales de las generaciones P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁ (P₁) y RC₂ (P₂), para número de frutos por planta, peso de frutos por planta y contenidos de capsaicina.

Variables	Parámetros	Iteraciones					σ
		1	2	3	4	5	
N° Frutos	σ^2_{A1}	50,14	50,09	50,10	50,10	50,10	7,11
	σ^2_{A2}	11,39	11,20	11,25	11,24	11,24	2,39
	σ^2_S	14,04	14,25	14,20	14,22	14,21	4,84
	X^2	5,50	5,14	5,16	5,16	5,16	
Peso de frutos		56,91	58,20	58,61	58,72	58,76	10,35
	σ^2_{A1}						
	σ^2_{A2}	94,53	93,29	93,26	93,21	93,20	15,32
	σ^2_S	51,53	51,39	51,08	51,02	51,00	12,87
	X^2	9,21	8,09	8,01	7,97	7,96	
Contenido de Capsaicina	σ^2_{A1}	0,0002	0,0002	0,0002	0,0002	0,0002	0,0010
	σ^2_{A2}	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0012
	σ^2_S	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0012
	X^2	4,88	4,20	4,24	4,23	4,23	

En el cuadro 22 se observan los valores de las varianzas estimadas después de los cinco pasos de iteración y sus desviaciones estándar, para ambas variables. En el número de frutos por planta, las generaciones P₁, F₁ y RC_{1 (P1)} aumentaron sus varianzas genéticas debido a que el parental 958 presenta la mayor expresión fenotípica. Para peso de frutos por planta las generaciones P₂, F₁, F₂ y RC_{2 (P2)} aumentaron sus varianzas genéticas, siendo el parental Serrano o P₂ el que mayor cantidad de genes favorables acumula para el carácter.

Cuadro 22. Valores de varianzas estimadas ($\sigma^2_{estimada}$) y desviaciones estándar estables (σ) al quinto paso de iteración en el número de frutos por planta y peso de frutos.

Variables		P₁	P₂	F₁	F₂	RC₁	RC₂
Nº frutos	$\sigma^2_{estimada}$	50,10	11,24	30,67	44,88	47,49	28,06
	Σ	7,11	2,39	3,70	2,60	3,65	1,63
Peso de Frutos	$\sigma^2_{estimada}$	58,76	93,20	75,98	126,98	92,87	110,09
	Σ	10,35	15,32	8,94	7,53	6,04	7,92
Contenido de Capsaicina	$\sigma^2_{estimada}$	0,0002	0.000089	0,00014	0,00021	0,00021	0,00015
	Σ	0,001	0,0012	0,00076	0,00078	0,00059	0,00067

Debido a que la diferencia entre las varianzas observadas de cada línea fueron menores a dos veces la suma de los errores estándar para todas las líneas en todas las variables, no hay justificación para rechazar el modelo de aditividad dominancia (cuadro 23).

Cuadro 23. Prueba para establecer el ajuste del modelo de aditividad en las dos variables.

		$\sigma^2_{\text{observada}}$	$\sigma_{\text{observada}}$	$\sigma^2_{\text{estimada}}$	σ_{estimada}	$\sigma^2_{\text{obs}} - \sigma^2_{\text{est}}$	$2(\sigma_{\text{obs}} + \sigma_{\text{est}})$
N° Frutos	P ₁	57,54	7,24	50,10	7,11	7,43	28,70
	P ₂	12,90	2,62	11,24	2,39	1,66	10,02
	F ₁	30,76	3,81	30,67	3,70	0,09	15,03
	F ₂	47,57	2,66	44,88	2,60	2,69	10,51
	RC ₁	41,79	3,67	47,49	3,65	-5,71	14,64
	RC ₂	23,15	1,63	28,06	1,63	-4,91	6,52
Peso de Frutos	P ₁	44,37	8,43	58,76	10,35	-14,39	37,55
	P ₂	102,78	15,64	93,20	15,32	9,58	61,91
	F ₁	100,21	8,78	75,98	8,94	24,23	35,45
	F ₂	125,21	7,52	126,98	7,53	-1,77	30,09
	RC ₁	115,08	5,48	92,87	6,04	22,21	23,03
	RC ₂	95,25	7,81	110,09	7,92	-14,84	31,47
Contenido Capsaicina	P ₁	0,000208	0,0000471	0,00020	0,0010	0,00001	0,0022
	P ₂	0,000095	0,0000276	0,00009	0,0012	0,00001	0,0025
	F ₁	0,000213	0,0000278	0,00014	0,0008	0,00007	0,0016
	F ₂	0,000237	0,0000260	0,00021	0,0008	0,00002	0,0016
	RC ₁	0,000170	0,0000236	0,00021	0,0006	-0,00004	0,0012
	RC ₂	0,000122	0,0000158	0,00015	0,0007	-0,00003	0,0014

6. DISCUSIÓN

En el variable número de frutos y contenido de capsaicina los efectos aditivos fueron mayores que los dominantes, mientras en el peso de frutos, estos dos efectos tienen aproximadamente la misma magnitud. Por tanto se sugiere seguir un proceso de mejoramiento genético en el cual se le dé prioridad a la selección de plantas con altos rendimientos y/o contenidos de capsaicina. El signo en los efectos dominantes está en función del valor medio de la generación F_1 , en relación con la media parental e indica cual de los parentales está contribuyendo a los efectos dominantes. (Cukadar-Olmedo y Miller, 1997) Para número de frutos y peso de frutos el valor positivo de los efectos dominantes, los cuales muestran el comportamiento de los genes en combinaciones heterocigóticas y la cual no es posible fijarse mediante selección, ya que los padres solo pasan a sus hijos sus genes y no sus genotipos (Vega, 1987), indica que el parental 958 tipo Cayene es el que más contribuye en la expresión. Por el contrario en el contenido de capsaicina el signo negativo en estos efectos, indica que fue el parental Serrano el que más contribuye en la manifestación fenotípica.

En el contenido de capsaicina se encontró expresión de vigor híbrido, contrario a las variables de rendimiento. Aunque esta expresión fue alta, al pasar a la generación F_2 y las generaciones de retrocruza este efecto de segregación transgresiva fue reemplazado por el efecto de genes heredables, mostrando en las generaciones de retrocruza fenotipos similares al del padre recurrente. Esto puede ser evidenciado ya que, cada generación de retrocruza presenta genotipos de tipo F_1 y de su parental recurrente en igual proporción. El presentar promedios cercanos a su parental recurrente, indica que los efectos de dominancia presentes en los individuos heterocigotos no muestran mayor influencia y que los efectos aditivos son los que más influyen en la media de cada generación, tal como lo indican las diferencias significativas presentes en el contraste de $RC_1 (P_1)$ Vs $RC_2 (P_2)$.

La importancia de los efectos epistáticos que controlan características de rendimiento y calidad de fruto como contenido de capsaicina no son bien

entendidas en la actualidad. Así, la posibilidad de que los efectos epistáticos estén presentes en la varianza genética de los caracteres cuantitativos tales como número de frutos, peso de frutos y contenidos de capsaicina, ha sido encontrada en estos resultados, ya que además de los efectos aditivos y dominantes, los efectos epistáticos contribuyen con la expresión fenotípica. En las variables, los efectos aditivos han sido los más representativos con efectos epistáticos bajos y no significantes en el desarrollo final de las diferentes generaciones. Sin embargo el encontrar que los efectos epistáticos contribuyen en la expresión, sugiere que la herencia de las características es compleja y puede deberse a caracteres poligénicos.

La presencia de efectos epistáticos de aditividad-aditividad [i] en el peso de frutos por planta, pueden ser fijados en una población a través de la selección y/o producción de líneas endocriadas según Azizi, Rezai & Saeidi, (2006). Esto da la posibilidad de implementar programas de mejoramiento que garanticen y/o permitan la combinación de genes favorables, para que queden en estado homocigoto antes de la selección final. En esta variable se presenta un tipo de interacción de epistasis recesiva o doble recesiva, ya que según Mather & Jinks (1971) cuando los efectos [h], [i] y [l] tienen los mismos signos, existe una interacción epistática recesiva o doble recesiva (genes complementarios). Sin embargo, no es posible distinguir entre estas alternativas ya que se requiere del conocimiento de las magnitudes relativas y los signos individuales de los efectos [d] de los genes interactuando. Así mismo, la presencia del efecto epistático digénico aditividad-dominancia [j] en el número de frutos por planta, indica que para este carácter un programa de mejoramiento que involucre la hibridación podría contribuir significativamente en el aumento de esta característica. De acuerdo con los datos obtenidos en el cuadro 17, en esta variable existe un tipo de interacción de epistasis doble dominante, de epistasis dominante o epistasis de supresión recesiva. Según Mather & Jinks, (1971), este tipo de interacción epistática se obtiene cuando los efectos [h] y los [l] tienen signos opuestos (Cuadro 24). Sin embargo, se continúa con el problema de distinguir entre las alternativas ya que se requiere un conocimiento de las magnitudes relativas y los signos individuales de los efectos [d] y [h] de los genes que interactúan. Este tipo de interacción epistática generalmente dificulta

el mejoramiento de una especie a través de la selección. Así, la selección debe ser retrasada hasta después de varias generaciones de selección, con el fin de obtener un alto nivel de fijación génica. (Farshadfar, 1998, citado por Eshghi & Akhundova, 2010).

Cuadro 24. Tipos de interacción epistática en referencia con los signos de los efectos aditivos [d], dominantes [h], aditivo x aditivo [i], aditivo x dominante [j] y dominante x dominante [l].

Epistasis	d	h	i	j	l
	+	+	+	+	+
Epistasis Recesiva	+	-	-	+	-
	+	+	+	+	+
Epistasis Doble Recesiva	+	-	-	+	-
	+	+	-	-	-
Epistasis Dominante	+	-	+	-	+
	+	+	-	-	-
Epistasis Doble Dominante	+	-	+	-	+
	+	+	-	-	-
Epistasis de Supresión Recesiva	+	-	+	-	+

Modificado de Mather & Jinks, (1971) y Hayman & Mather, (1955)

La presencia de efectos epistáticos de dominancia-dominancia [I], en el contenido de capsaicina los cuales no pueden ser fijados en una población a través de la selección y/o producción de líneas endocriadas, da la posibilidad de implementar programas de mejoramiento que garanticen y/o permitan la combinación de genes favorables en la generación F₁, tal como lo reportó Garcés A., (2007) para el contenido de capsaicina y dihidrocapsaicina. El observar que los efectos aditivos fueron significantes y que los valores de las retrocruzas mostraron la tendencia de tener valores parecidos a cada parental recurrente, implica que un método de mejoramiento de retrocruzas repetidas y posterior selección, pueden incrementar o disminuir los contenidos de capsaicina, dependiendo del parental recurrente. Según Zewdie & Bosland, (2000) el desarrollo de genotipos altamente pungentes o poco pungentes es posible mediante una metodología de retrocruzamientos repetidos y posterior selección, ó mediante selección recurrente, las cuales generarian genotipos para las necesidades industriales. En el contenido de capsaicina el tipo de

interacción de epistasis doble dominante con proporciones fenotípicas de 15:1 fue el que obtuvo mejor ajuste. Además, según Mather & Jinks (1971) cuando los signos de los efectos h y l son opuestos, la interacción epistática digénica sería de tipo dominante, doble dominante o de supresión recesiva. Sin embargo, no es posible distinguir entre estas alternativas ya que se requiere un conocimiento de las magnitudes relativas y los signos individuales de los efectos $[d]$ de los genes interactuando.

Debido a que un tipo de efecto epistático está presente en las variables analizadas, y a que la mayoría de los modelos matemáticos en uso para la estimación de efectos genéticos en características cuantitativas asume un efecto epistático limitado, los procedimientos para estimar los componentes aditivos y dominantes para estas características deben asumir un modelo con epistasis, ya que de no haber sido así, habrían sido sesgados debido a la no ortogonalidad. (Azizi, Rezai, & Saeidi, 2006) (Eta-Ndu & Openshaw, 1999) Es por esto que los efectos de epistasis pudieron haber sido de bajo valor, ya que la asunción de no epistasis es muy común en los modelos genéticos de caracteres cuantitativos (Weir y Cockerham, 1977, citados por Azizi, Rezai, & Saeidi, 2006) Por tanto el estimar con mayor precisión la magnitud y el tipo de efectos epistáticos en una característica cuantitativa podría dar como resultado la escogencia de un programa de mejoramiento con mayor confianza.

Para aumentar el rendimiento promedio de una población de ají Cayene y Pimentón, *Capsicum annum* L., se puede proceder con la generación de líneas endocriadas a partir de un procedimiento como el de descendencia de semilla única, ya que las otras interacciones epistáticas digénicas pueden ser efectivamente explotadas a través de la hibridación entre líneas promisoras tratando de acumular genes favorables. Los signos asociados a los efectos epistáticos aditividad-aditividad $[i]$, aditividad-dominancia $[j]$ y dominancia-dominancia $[I]$, indican la dirección en la cual los efectos genéticos influyen la media poblacional (Azizi, Rezai, & Saeidi, 2006). Sin embargo, los signos en los efectos i y j , también muestran un indicativo sobre la dispersión o asociación de genes en los parentales. Así, en la variable peso de frutos por planta, el signo positivo de los efectos digénicos aditivos-aditivos, indican que

no existen niveles de dispersión en los genes de los parentales, es decir que los parentales corresponden a líneas puras para esta característica. Por el contrario, el signo negativo de los efectos epistáticos j en el número de frutos por planta sugiere una interacción entre los alelos que incrementan y disminuyen la característica, ilustrando evidencia de algún nivel de dispersión en los parentales homocigotos, sugiriendo que aún es posible aumentar el nivel de homocigosidad en los parentales para esta variable. (Azizi, Rezai, & Saeidi, 2006)

Por otro lado, el mejor método de mejoramiento a utilizar para aumentar significativamente los contenidos de capsaicina en la especie de *Capsicum annuum* L, son aquellos que favorezcan la producción y selección de líneas endocriadas, ya que los efectos de genes individuales aditivos, son los que más contribuyen en la manifestación de la característica. Sin embargo el encontrar una manifestación de heterosis o vigor híbrido en la generación proveniente del cruzamiento entre dos líneas contrastantes para esta característica, al igual que lo reporta Garcés A., (2007) e indica que estas líneas endocriadas deben ser eventualmente hibridadas para explotar la segregación transgresiva, ya que el tipo de interacción de dominancia por dominancia dificulta el mejoramiento de una especie a través de la selección. Así, la hibridación debe de ser retrasada hasta después de varias generaciones de selección que garanticen un alto nivel de homocigosis. Teniendo en cuenta lo anterior, se puede proceder con un método de mejoramiento como el de selección recurrente, ya que las interacciones epistáticas pueden ser efectivamente explotadas a través de la hibridación entre líneas promisoras. La concentración de capsaicinoides ocurre en el tejido de la placenta y su biosíntesis depende de una compleja y aún no totalmente caracterizada vía enzimática. (Garcés A. , 2007)

La interacción entre el ambiente y los parámetros genéticos depende del número de genes involucrados en la herencia de la característica, ya que al aumentar el número de genes la influencia del ambiente se vuelve más grande. (Gamble, 1962c) La acción de genes no alélicos, se ve corroborado cuando el modelo de aditividad-dominancia no fue suficiente para explicar la variabilidad

de los datos. El no aceptar el modelo de aditividad-dominancia indica también que en el carácter estudiado múltiples genes interactúan para afectar la expresión fenotípica. Los bajos valores en la h^2_e para las características sugieren que la herencia es compleja y no tiene relación con el nivel de significancia de los efectos aditivos. Sin embargo, los resultados aquí encontrados pueden ser aplicados solo a los materiales usados en el experimento y la identificación de efectos epistáticos sugiere que es necesaria una investigación adicional.

Al no tener diferencias ambientales marcadas en el experimento, no existe evidencia que los efectos génicos de dirección opuesta se anulen. Esto podría explicar por que los resultados de este experimento soportan la importancia de los efectos aditivos, ya que la varianza aditiva, D , fue mayor a la dominante en todas las variables. Así, los estimativos de heredabilidad en sentido estricto fueron iguales a los estimativos en sentido amplio, indicando que los efectos aditivos son los que influyen en la manifestación de la característica del número de frutos por planta y contenidos de capsaicina. Sin embargo en el peso de frutos por planta aunque los estimativos de la varianza dominante sean nulos, se ve claramente el efecto de dominancia influenciando la característica, ya que los valores de heredabilidad en sentido estrecho fueron inferiores a los de la heredabilidad en sentido amplio. Esto puede ser debido a que los efectos de dominancia presentan signos opuestos y se cancelan entre ellos, dando como resultado un valor de 0. El grado de dominancia que una línea ejerce sobre otra en la expresión del carácter bajo estudio, indica que la ausencia de dominancia, donde ambos alelos contribuyen en la expresión del carácter, está presente en las variables analizadas. Sin embargo, cabe anotar que este estimativo no es lo suficientemente veraz, ya que este grado de dominancia depende de los efectos individuales de aditividad y dominancia y por tanto en casos donde este estimativo sea igual a 0, no es evidencia fehaciente de ausencia de dominancia, ya que también es posible obtener este resultado cuando los efectos aditivos individuales se cancelan entre sí. (Ceballos, 1996)

El análisis de varianzas generacionales divide la variación entre efectos aditivos, dominantes, ambientales y de interacción. En el estudio realizado, un

modelo que incorpora componentes aditivos, dominantes y ambientales fueron generalmente convenientes para explicar la variación en las cruzas estudiadas. Tanto el análisis de medias generacionales como el análisis de varianzas generacionales indicaron la presencia de varianza aditiva y dominante para las variables de rendimiento y capsaicina. Sin embargo los efectos de interacción epistáticos no fueron detectados en el análisis de varianzas generacionales, mostrando la principal deficiencia del modelo. Estas diferencias pueden ser atribuídas también, a las diferencias en la precisión de la estimación de los dos análisis, ya que los estimados del análisis de medias generacionales son más confiables. (Malik, *et al.*, 1999 citados por Shabbir, Ahmad, Azhar, & Saleem, 2010). Este análisis corroboró la información obtenida del análisis de medias generacionales donde los efectos aditivos mostraron mayor relevancia en la herencia de los caracteres estudiados.

BIBLIOGRAFIA

1. (IBPGR), I. B. (1983). *Genetic Resources of Capsicum*. Roma.
2. Azizi, F., Rezai, A., & Saeidi, G. (2006). Generation Mean Analysis to Estimate Genetic Parameters for Different Traits in Two Crosses of Corn Inbred Lines at Three Planting Densities. *Journal of Agricultural Sciences and Technology* , 8 (2), 153-169.
3. Berke, T. (2000). Hybrid Seed Production in Capsicum. *Journal of New Seeds* , 1 (3), 49-67.
4. Caterina, M. J., Leffler, A., Malmberg, A. B., Martin, W. J., Trafton, J., Petersen-Zeit, K. R., y otros. (2000). Impaired Nociception and Pain Sensation in Mice Lacking the Capsaicin Receptor. *Science* , 288, 306-313.
5. Caterina, M., Schumacher, M., Tominaga, M., Rosen, T., Levine, J., & Julius, D. (1997). The Capsaicin Receptor: A Heat-Activated Ion Channel in the Pain Pathway. *Nature* , 389, 816-824.
6. Ceballos, H. (1996). Manual de Genética Cuantitativa y Mejoramiento Genético. *Universidad Nacional de Colombia. Palmira* , 337.
7. *Consensus Document on the Biology of the Capsicum annum Complex (Chili peppers, Hot peppers and Sweet peppers)*. (2006). Francia: Environment Directorate Joint Meeting of the Chemicals Committee and the Working Party on Chemicals, Pesticides and Biotechnology .
8. Cukadar-Olmedo, B., & Miller, J. (1997). Inheritance of the Stay Green Trait in Sunflower. *Crop Science* , 37, 150-153.
9. Eshbaugh, W. H. (1976). Genetic and Biochemical Systematic Studies of Chili Peppers (Capsicum-Solanaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* , 102 (6), 396-403.
10. Eshbaugh, W. (1980). The Taxonomy of the Genus Capsicum (Solanaceae). *Phytologia* , 47 (3), 153-166.
11. Eshghi, R., & Akhundova, E. (2010). Inheritance of B-Glucan and Proteins in Barley. *International Journal of Agriculture and Biology* , 12 (1), 68-72.
12. Eta-Ndu, J. T., & Openshaw, S. J. (1999). Epistasis for Grain Yield in Two F2 Population of Maize. *Crop Science* , 39, 346-352.

13. Gamble, E. (1962c). Gene Effects in Corn (*Zea mays* L.) III. Relative Stability of the Gene Effects in Different Environments. *Canadian Journal of Plant Science* , 42, 626-634.
14. Garcés, A. C., Moore, F. S., Gil-Ortega, R., Jahn, M., & Arnedo-Andrés, M. S. (2007). Identification, Validation and Survey of a Single Nucleotide Polymorphism (SNP) associated with Pungency in *Capsicum* spp. *Theoretical and Applied Genetics* , 115, 907-916.
15. García, M. A. (2006). *Estudio de la Diversidad Genética de las Introducciones de Capsicum spp del Banco de Germoplasma de la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira*. Palmira: Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira.
16. Hayman, B. I. (1960). Maximum Likelihood Estimation of Genetic Components of Variation. *Biometrics* , 369 - 381.
17. Hayman, B. I., & Mather, K. (1955). The Description of Genic Interactions in Continuous Variation. *Biometrics* , 69-82.
18. Heiser, C. (1979). Origins of Some Cultivated New World Plants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* , 10, 309-326.
19. Jordt, S., & Julius, D. (2002). Molecular Basis for Species-specific Sensitivity to "hot" Chili Peppers. *Cell* , 108, 421-430.
20. Krishna, A. (2003). *Capsicum: The Genus Capsicum*.
21. Kurian, A. L., & Starks, A. N. (2002). HPLC Analysis of Capsaicinoids Extractes from whole Orange Habanero Chili Peppers. *Journal of Food Science* , 67 (3), 956-962.
22. Levan, A., Fredga, K., & Sandberg, A. (1964). Nomenclature for Centromeric Position on Chromosomes. *Hereditas* , 52, 201-220.
23. Lynch, M., & Walsh, B. (1998). *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Estados Unidos: Sinauer Associates, inc.
24. Mariotti, J. A. (1986). *Fundamentos de Genética Biométrica. Aplicaciones al mejoramiento genético vegetal*. Tucuman, Argentina.
25. Mather, K., & Jinks, L. (1971). *Biometrical Genetics*.
26. Moscone, E., Baranyi, M., Ebert, I., & Greilhuber, J. (2003). Analysis of Nuclear DNA Content in *Capsicum* (Solanaceae) by Flow Cytometry and Feulgen Densitometry. *Annals of Botany* , 92, 21-29.

27. Pickersgill, B., Heiser, C., & McNeil, J. (1979). Numerical Taxonomic Studies on Variation and Domestication in Some Species of Capsicum. En: Hawkes JG, Lester RN, Skelding AD, Eds. The Biology and Taxonomy of the Solanaceae. *Linnean Society Symposium 7.* , 678-700.
28. Pickersgill, B. (1971). Relationships Between Weedy and Cultivated Forms in Some Species of Chili Peppers (Genus Capsicum). *Evolution* , 25, 683-691.
29. Ribeiro, A., & da Costa, C. (1990). Inheritance of Pungency in Capsicum chinense Jacq. (Solanaceae). *Revista Brasileira Genetica.* , 13 (4), 815-823.
30. Salazar, F. (2007). Contribucion de los Componentes Aditivos, no Aditivos y de Interacción en la Tolerancia a Bajo P. Tesis de Doctorado. *Universidad Nacional de Colombia. Palmira* , 162-324.
31. Smith, P., & Heiser, B. (1951). Taxonomic and Genetic Studies on the Cultivated Peppers, Capsicum annum L. and Capsicum frutescens L. *American Journal of Botany* , 38, 362-368.
32. Stewart, C., Kang, B., Liu, K., Mazourek, M., Moore, S., Yoo, E., y otros. (2005). The Pun1 Gene for Pungency in Pepper Encodes a Putative Acyltransferase. *The plant Journal* (42), 675-688.
33. Stewart, C., Mazourek, M., Stellar, G., O'Connell, M., & Jahn, M. (2007). Genetic Control of Pungency in C. chinense Via the Pun1 Locus. *Journal of Experimental Botany* , 58 (5), 979-991.
34. Teodoro-Pardo, C., García-Velázquez, A., & Corona-Torres, T. (2007). Polimorfismo Cromosómico en Capsicum annum L. (Solanaceae) en Recolectas de Puebla, Morelos y Querétaro, México. *Agrociencia* , 41, 873-881.
35. Vega, C. O. (1987). *Introducción a la Teoría de Genética Cuantitativa, con especial referencia al mejoramiento de plantas*. Caracas, Venezuela: Ediciones de la Biblioteca de la Universidad Central de Venezuela.

REFERENCIAS DE INTERNET

1. *Agronet*. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Republica de Colombia. (2008). Recuperado el 25 de 03 de 2010, de <http://www.agronet.gov.co/agronetweb/AnalisisEstadisticas/tabid/73/Default.aspx>
2. *Agronet*. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Republica de Colombia. (2008). Recuperado el 25 de 02 de 2011, de <http://www.agronet.gov.co/www/dtm3b/ReportesAjax/VerReporte.aspx>.
3. Andrews, J. (1991). *Pepper Trail: History & Recipes from Around the World*. Recuperado el 25 de Marzo de 2010, de www.bases.unal.edu.co:2127/lib/unalbog/Doc?id=10005068&ppg=61
4. Bosland, P. W., & Votava, E. J. (2000). *Google Libros*. (O. U. CABI Publishing, Ed.) Recuperado el 25 de 9 de 2010, de Peppers: Vegetable and Spice Capsicums: http://books.google.com.co/books?id=5AWTPZeFL8QC&printsec=frontcover&dq=Peppers:+Vegetable+and+Spice+Capsicums+bosland+y+votava&hl=es&ei=f6exTeruE-f00gGmmrX7CA&sa=X&oi=book_result&ct=result&resnum=1&ved=0CCoQ6AEwAA#v=onepage&q&f=false
5. *FAO*. (2009). Recuperado el 20 de 03 de 2011, de <http://faostat.fao.org/site/526/default.aspx>
6. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Republica de Colombia. (2008). *Agronet*. Recuperado el 25 de 03 de 2010, de <http://www.agronet.gov.co/agronetweb/AnalisisEstadisticas/tabid/73/Default.aspx>
7. Pickersgill, B. (1969). *The Domestication of Chili Peppers*. Recuperado el 25 de Marzo de 2010, de Google Libros: <http://books.google.com.co/books?id=6lY9Q4vnrCEC&pg=PA443&lpg=PA4>

43&dq=PEPPERS+AND+CHILLIES+%2B+pickersgill&source=bl&ots=AQc
qxBIBIJ&sig=Yi7hQhQcuG4z9I7B1_JRkvTMwLE&hl=es&ei=ojCyS8O4GoO
78gaa2IDZAQ&sa=X&oi=book_result&ct=result&resnum=3&ved=0CBMQ6
AEwAg#v=onepage&q&f=false

8. *Unidad Regional de Planificación Agropecuaria – URPA, 2006.* . (2006). Recuperado el 25 de 01 de 2010, de Gobernacion del Valle del Cauca, Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural.: [dhttp://www.valledelcauca.gov.co/agricultura/descargar.pdp?id=2815](http://www.valledelcauca.gov.co/agricultura/descargar.pdp?id=2815).