

HEREDABILIDAD EN TRES ESPECIES DE *Capsicum* (SOLANACEAE) USANDO PARENTESCO ESTIMADO CON MARCADORES MOLECULARES

Leidy Laura Arias Martínez

Programa de Biología. Universidad del Valle, Calle 13 # 100-00, Cali, Colombia.

arias.leidy@correounivalle.edu.co

Director: Heiber Cárdenas Henao. M.Sc., D.Sc.

Profesor asociado, departamento de Biología. Universidad del Valle, Calle 13 # 100-00, Cali, Colombia.

heiber.cardenas@correounivalle.edu.co

Codirector: Mauricio Peñuela Aristizábal. M. Sc., D. Sc. (c).

Posgrado en Ciencias-Biología. Universidad del Valle, Calle 13 # 100-00, Cali, Colombia.

penuela.mauricio@correounivalle.edu.co

RESUMEN

La heredabilidad es un parámetro genético fundamental para planes de mejoramiento de cultivos, de importancia ecológica y evolutiva, ya que describe si la variabilidad de un carácter se explica mejor por la variación genética o por la ambiental. A pesar de que su estimación deriva de diseños experimentales basados en coeficientes de parentesco conocidos, el uso de técnicas moleculares ha permitido el desarrollo de modelos que permiten estimar la heredabilidad empleando una sola generación, facilitando así los diseños experimentales y la aplicabilidad a poblaciones en las que es complejo conocer las relaciones genealógicas. Con el objetivo de determinar la heredabilidad de rasgos vegetativos y de interés comercial en tres variedades comerciales de ají empleando marcadores moleculares microsatélites, se evaluaron los rasgos y se realizó la genotipificación de los individuos por medio de curvas de disociación de alta resolución (HRM). La heredabilidad para cada rasgo en cada variedad comercial se estimó a partir de una matriz de relaciones de parentesco, obtenida empleando el método Triadic IBD y una matriz de similitud fenotípica. Los rasgos evaluados presentaron valores de heredabilidad cercanos a cero, indicando que presentan una fuerte influencia ambiental, y que no es recomendable realizar procesos de selección debido a la poca varianza aditiva con respecto a la fenotípica. Sin embargo, se podrían emplear estas tres variedades comerciales en estudios de rendimiento genotipo-ambiente. Empleando la metodología propuesta se reducen los tiempos de ejecución de los estudios mejoramiento y se posibilita la investigación de parámetros genéticos en poblaciones con parentesco desconocido.

Palabras clave: Coeficiente de parentesco, HRM, Microsatélites, Triadic IBD.

ABSTRACT

Heritability is a genetic parameter essential for breeding programs, with ecological and evolutionary importance, because describes if traits variability is caused by the genetic variance or by the environment variance. However, for the its estimation, are necessary experimental designs based on knowing the relationship coefficient. Use of the molecular techniques have permitted the development of heritability estimation models estimation using just one generation, which can be useful in populations with relatedness unknown. For determining heritability of vegetative and comercial interest traits in three commercial variety

of chili, quantitative traits were evaluated and microsatellites markers were amplified using High Resolution Melting (HRM). The heritability for each trait in each commercial variety was estimated from a matrix of relatedness using the Triadic IBD methodology and a phenotypic similarity matrix. The traits showed heritability values close to zero, indicating that have a strong environmental influence and that it is not advisable to carry out selection processes due to the low additive variance with respect to the phenotypic. Nevertheless, these three varieties could be employed for develop studies centred in the genotype-environment interaction. The methodology used here reduce the time of investigation and permit genetic parameter in population with unknown relatedness.

Keywords: HRM, Microsatellites, Relatedness, Triadic IBD.

INTRODUCCIÓN

Capsicum (L.) (Solanaceae) es un género nativo de las regiones templadas y tropicales de América y comprenden frutos dulces (pimientos) y picantes (ají). Se reconocen cerca de 35 especies (Carrizo *et al.* 2013), de las cuales *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* y *C. pubescens* se consideran especies domesticadas y en estas se concentra el mayor interés comercial (Pickersgill 1989, Pickersgill 1997). A nivel global, China e Indonesia son los países con mayor producción. Mientras que, en América Latina, México es el principal productor (Jäger *et al.* 2013). En Colombia su producción ha venido incrementando desde el 2008, tanto así que para el 2011, el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural destaca la producción de ají por su gran incremento de exportaciones (Restrepo 2011). Según cifras de la Cámara de Comercio de Cali (2015), el Valle del Cauca registra el 93% de las exportaciones de ají, siendo el departamento más importante en producción y exportación de las variedades Tabasco (*C. frutescens*), Habanero (*C. chinense*) y Cayena (*C. annuum*). Esta importancia económica ha conllevado a la realización de trabajos de selección direccional, para los cuales es fundamental conocer que factores afectan la expresión de algún rasgo en particular.

Previo a realizar un proceso de selección direccional en un cultivo, es necesario conocer parámetros sobre rasgos vegetativos y/o de importancia económica. Los descriptores vegetativos, son fuentes de información sobre el crecimiento y salud de las plantas, mientras que los rasgos reproductivos, como el número de frutos, o días de floración se relacionan de manera directa con los intereses de producción (Gómez & López 2014). La variabilidad de estos descriptores o varianza fenotípica V_P se explica por el modelo cuantitativo en términos de la varianza aditiva V_A , varianza de dominancia V_D , varianza epistática V_I , y varianza ambiental V_E (Ecuación [1]), siendo la sumatoria de los tres primeros factores la varianza genética V_G (Falconer & Mackay 1996). La estimación de estos componentes es fundamental para determinar diferentes parámetros genéticos, como la heredabilidad.

$$V_P = V_A + V_D + V_I + V_E \quad [1]$$

La heredabilidad en sentido estricto h^2 , se define como la proporción de varianza fenotípica debida a la varianza aditiva (Ecuación [2]) (Visscher *et al.* 2008), siendo σ^2 estimada a partir del efecto medio de los padres. Dicha varianza explica el componente genético aditivo que afecta el fenotipo de los hijos (Falconer & Mackay 1996), por lo que h^2 se puede explicar en términos prácticos

como el grado relativo en el cual un rasgo se transmite de padres a hijos. Por tanto, para un rasgo con h^2 alta, la progenie presenta valores del rasgo semejantes a los de los parentales (Nascimento *et al.* 2012, Naeyele *et al.* 2016).

$$h^2 = \frac{\sigma_p^2}{V_P} [2]$$

Existen diferentes modelos experimentales para estimar la heredabilidad, como la regresión de los hijos sobre el promedio de los padres, la regresión de los hijos sobre uno de los padres o la correlación entre hermanos completos y medios hermanos (Warner 1952, Arilla 1998, Holland *et al.* 2003). Estos modelos requieren un diseño experimental basado en familias y varias generaciones, esto se debe a que es necesario conocer el coeficiente de parentesco ϕ estimado a partir del pedigrí (Falconer & Mackay 1996). El coeficiente de parentesco (ϕ) o coancestría (θ) se define como la probabilidad de encontrar genes homólogos idénticos por descendencia en los genotipos (Harris 1964, Jacquard 1972, Wang 2007), por lo que revelan las relaciones genealógicas de los individuos.

En poblaciones donde no hay posibilidad de conocer el parentesco, como es el caso de los cultivos, la aplicación de los métodos clásicos es muy limitada (Ritland 1996a, Ritland 2000, Thomas *et al.* 2002). Ritland (1996b) propone la estimación de heredabilidad a partir de una generación usando datos moleculares. Este modelo ha sido empleado por varios autores en diferentes familias de plantas (Klaper *et al.* 2001, Van Kleunen & Ritland 2005, Visscher *et al.* 2008, Gómez & López 2014), sin embargo, se ha reportado que el coeficiente de parentesco propuesto por Ritland (1996a) presenta grandes sesgos (Thomas *et al.*

2002, Csilléry *et al.* 2006, Rodríguez *et al.* 2007). Como respuesta, Lynch & Ritland 1999, Wang 2002, Wang 2007, entre otros autores, han desarrollado estimadores basados en marcadores moleculares para determinar los coeficientes de parentesco. Entre los estimadores de parentesco con menos sesgo se encuentra Triadic IBD de Wang (2007), modelo que ha demostrado conservar la significancia biológica al respetar el intervalo de los valores de parentesco (entre 0 y 1), y ha presentado un buen ajuste con respecto a los valores de parentesco estimados con un pedigrí, siendo varios los estudios que han empleado exitosamente este estimador (King *et al.* 2011, Mattila *et al.* 2012, Gross *et al.* 2017).

Diferentes estudios han empleado los marcadores moleculares microsatélites para estimar el coeficiente de parentesco en diferentes especies de plantas (Sweigart *et al.* 1999, Andrew *et al.* 2005, Bessega *et al.* 2009). Los marcadores microsatélites son ideales para determinar la relación genealógica entre los individuos, dado que son altamente polimórficos (Frankham *et al.* 2002), y han sido efectivos en la discriminación de paternidades (Rodríguez *et al.* 2004, Aranguren *et al.* 2005, Azofeifa 2006). La lectura de los mismos requiere técnicas de electroforesis o secuenciación, sin embargo, otro método más reciente es el de emplear curvas de disociación de alta resolución, o HRM por sus siglas en inglés (*High resolution melting*), que permiten la identificación de variantes de microsatélites sin necesidad de secuenciación (Simko 2016).

Conocer la heredabilidad en plantas es fundamental para la selección de los rasgos de interés, pues indica el grado en que la variabilidad de dicho rasgo se

explica por la variación genética, y de esa manera permite predecir el cambio de la media poblacional a partir de la selección de padres (Visser *et al.* 2008, Gómez & López 2014). Los modelos clásicos para estimar heredabilidad han sido empleados en diferentes variedades comerciales de ají (Ben & Paran 2000, Janaki *et al.* 2015, Peñuela *et al.* 2018), sin embargo, estos estudios implican extensos tiempos debido a la necesidad de cultivar varias generaciones para conocer el parentesco. Hasta el momento, no se han reportado estimaciones de heredabilidad empleando marcadores moleculares ni la técnica HRM para especies del género *Capsicum* o de la familia Solanaceae.

Con el objetivo de estimar la heredabilidad de descriptores morfológicos y de interés comercial a partir de una sola generación, en las variedades comerciales de ají Cayena (*C. annuum*), Habanero (*C. chinense*), y Tabasco (*C. frutescens*), se realizaron mediciones fenotípicas y se estimó el parentesco usando microsatélites. La metodología propuesta supone un avance considerable en los planes de mejoramiento de cultivos, ya que reduce el tiempo de ejecución de estudios cuantitativos, además, posibilita la investigación de poblaciones naturales donde las relaciones genealógicas son desconocidas.

MATERIALES Y MÉTODOS



Habanero



Tabasco



Cayena

Siembra y evaluación fenotípica

Se cultivaron 40 individuos de *Capsicum annuum* (Cayena), 40 de *Capsicum frutescens* (Tabasco) y 40 de *Capsicum chinense* (Habanero). Estas variedades comerciales se diferencian claramente por la forma del fruto, Cayena presenta frutos grandes y alargados; en Tabasco son cónicos y pequeños; y en Habanero globosos y medianos (Fig. 1). Las parcelas de siembra se ubicaron en el área experimental del Laboratorio de Aguas y Suelos de la Escuela de Ingeniería Agrícola de la Universidad del Valle en Cali-Colombia, 3° 22' 22.23''N, 76° 31' 47.82''W.

Se evaluaron rasgos vegetativos y reproductivos de interés comercial, dentro de los propuestos por *The International Plant Genetic Resources Institute* (IPGRI 1995) y por la Unión Internacional Para La Protección De Las Obtenciones Vegetales (UPOV). Para las tres especies se determinó el crecimiento vegetativo al quinto mes, registrando la altura (Al) en cm y ancho del tallo en la base (An) en cm; se monitoreo el número de días a la primera flor después de la siembra (Df); y al quinto mes se determinó el número de frutos total por planta (Tf). Se escogieron cinco frutos al azar por planta para mediciones de largo (Lf) en cm, ancho (Af) en cm, peso promedio (Pf) en g y número de semillas (Ns).

Figura 1. Diferencias en la forma de los frutos entre las variedades comerciales de ají estudiadas.

Extracción de ADN y genotipificación

Se recolectó tejido foliar joven, el cual se secó con ayuda de sílica gel (Chase & Hills 1991). La extracción de ADN se realizó siguiendo el protocolo CTAB de Doyle y Doyle (1987) modificado por Stewart (1997). Se trituroó 0,3 g de tejido foliar seco y se añadieron 500 µl de solución de homogenización (PVP 40 2%, NaCl 1,42M, 100 mM Tris HCL ajustado a pH 8,5, EDTA 0,5M pH 8,0 y CTAB 2%). Posteriormente se adicionó 3 µl de β-mercaptoetanol y se incubó por 50 min a 65°C. Finalizado el tiempo, se agregó 500 µl de solución de extracción (cloroformo:isoamílico, 24:1), se mezcló y se realizó centrifugación a 6.000 rpm por 5 min. Consecutivamente se rescató 400 µl del sobrenadante y se mezcló con 800 µl de etanol absoluto frío, y se centrifugó a 13.000 rpm por 15 min. Finalmente se descartó el sobrenadante y se dejó secar el precipitado por inversión en una toalla de papel a temperatura ambiente y se diluyó con 500 µL de LowTE para su almacenamiento a -20°C. Se evaluó la pureza y la cantidad del ADN empleando el equipo Thermo Scientific™ NanoDrop, obteniéndose ADN adecuado para las evaluaciones posteriores. Se prepararon alícuotas de las muestras a 10 ng/µL, diluyendo el ADN total con LowTE.

Para la estimación del parentesco se usaron seis microsatélites reportados para *C. annuum* por Nagy *et al.* (2007) y dos reportados por Lee *et al.* (2004). Los ciclos de amplificación se estandarizaron modificando los ciclos presentados por

Nagy *et al.* (2007) y por Lee *et al.* (2004). Esto se realizó empleando el termociclador T100™ de Biorad y la posterior verificación de la amplificación en geles de agarosa al 1,2%. Con los ciclos ya estandarizados (Tabla 1), se usó el termociclador tiempo real CFX96 Touch™ de Biorad y el kit Precision Melting Supermix de Biorad, para la amplificación y la genotipificación. Para cada reacción se adicionaron 5 µL del kit comercial, 0,7 µM de cada cebador (*forward* y *reverse*), 35 ng de ADN y 0,1 µL de agua destilada y desionizada.

La genotipificación de los individuos se realizó mediante el proceso de HRM. El proceso consiste inicialmente, en una PCR tiempo real con fluoróforos que se activan al intercalarse en la doble hélice del ADN, al finalizar la PCR, los amplicones son desnaturalizados incrementando la temperatura a 0,2°C por 10 s, desde 60°C hasta 95°C de manera que las características propias de cada secuencia, como el tamaño o la composición, ocasionan diferencias en el tiempo de dicha desnaturalización, de esa manera los fluoróforos son liberados diferencialmente dependiendo de la secuencia. Posteriormente, la diferencia en el cambio de fluorescencia entre las muestras se registra por medio del programa Precision Melt Analysis™ v1.2 y a partir del mismo se forman grupos de perfiles genéticos, siendo cada grupo un alelo diferente (Simko 2016) (Fig. 2). Finalmente, se identificaron los estados alélicos de cada individuo, empleando los puntos de inflexión de las curvas de fluorescencia.

Tabla 1. Sistemas microsatélites empleados y especificaciones de amplificación.

SSR	Temperatura de hibridación	Ciclos	Temperatura de hibridación	Ciclos
Ng6	55	40		
Ng7	55	40		
Ng8	60	40		
Ng10	60	40		
Ng18	65 a	5	60	35
Ng20	60	40		
Bd3	58,1	40		
Bd12	65 a	5	60	35

a= ciclos en cascada para disminuir la amplificación de productos no específicos a -1°C en cada ciclo

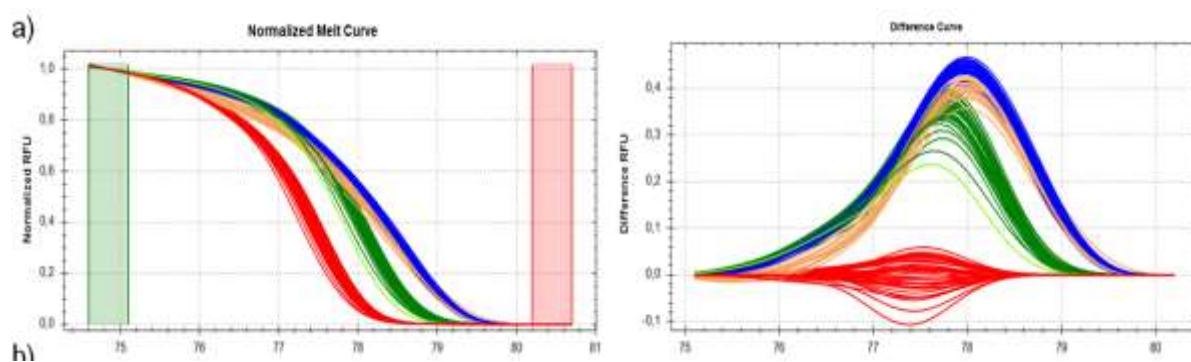


Figura 2. Curvas de disociación del ADN obtenidas a partir de la técnica HRM. A la izquierda, temperatura Vs unidades relativas de fluorescencia (RFU) normalizadas y a la

derecha, diferenciación respecto a la curva más común. Cada curva indica una muestra, y cada color indica un tipo de secuencia diferente.

Estimación de la heredabilidad

La heredabilidad basada en marcadores moleculares se estimó a partir de una regresión de la similitud fenotípica ϕ y el parentesco ϕ , propuesta por Ritland (1996b), la cual se expresa en la ecuación [3]. Ritland (1996b) propone, además, una corrección a la varianza del parentesco llamada varianza actual ϕ_{act} , la cual depende de la estimación del parentesco ϕ por cada marcador molecular. Según Kumar (2005) cuando no es posible determinar el valor de parentesco por cada marcador, debe emplearse la varianza del parentesco ϕ_{act} ya que no es posible estimar la varianza real.

$$h^2 = \frac{\phi_{\text{act}}}{2\phi} [3]$$

El coeficiente 1/2 presente en la ecuación [3] se relaciona con la asunción de no endogamia F en la población. En poblaciones donde la autogamia es frecuente, se hace necesario determinar F en términos de la heterocigosidad observada $\overline{H_o}$ y la heterocigosidad esperada $\overline{H_e}$ (Ecuación [4]). Con el propósito de introducir el factor endogamia F se empleó el coeficiente de efectos genéticos aditivos de Becker (1984) para estimaciones de heredabilidad. La heredabilidad empleada en el presente estudio (Ecuación [5]) relacionó el corrector de Becker (1984) y la pendiente de regresión de Ritland (1996b).

$$F = 1 - \frac{\overline{H_o}}{\overline{H_e}} [4]$$

$$h^2 = \frac{1 + \phi}{2} \frac{\phi_{\text{act}}}{\phi} [5]$$

Con el objetivo de conocer la sensibilidad del método propuesto para estimar la heredabilidad, se evaluó en conjunto las tres variedades comerciales con sus registros fenotípicos y moleculares, de esta manera se esperaba que la heredabilidad fuese máxima, dado que existe una fuerte diferenciación entre los valores fenotípicos y las relaciones de parentesco entre las tres variedades comerciales. Dado lo extenso de los cálculos matemáticos para estimar la h^2 , fue necesario desarrollar comandos en el programa RStudio (S1). La estimación del parentesco para cada variedad comercial se realizó por medio del estimador

Triadic IBD de Wang (2007) en el programa Coancestry 1.0.1.8 2011.

RESULTADOS

La heterocigosis observada para las tres variedades comerciales de *Capsicum* de acuerdo a los ocho microsatélites evaluados, fue de cero, por tanto, la endogamia encontrada para todos los casos obtuvo un valor de uno. En la Tabla 2 se presentan las frecuencias alélicas encontradas para cada microsatélite. Para Tabasco, Ng 6, Ng8 y Ng20 fueron monomórficos, para Habanero solo Ng6 fue monomórfico y para Cayena solo Ng8.

	Alelo	Ng6	Ng7	Ng8	Ng10	Ng18	Ng20	Bd3	Bd12
Tabasco	1	1,00	0,92	1,00	0,72	0,97	1,00	0,97	0,80
	2		0,03		0,25	0,03		0,03	0,12
	3		0,05		0,03				0,05
	4								0,02
Habanero	1	1,00	0,66	0,97	0,65	0,97	0,97	0,76	0,62
	2		0,34	0,03	0,22	0,03	0,03	0,22	0,22
	3				0,05			0,02	0,16

Tabla 2. Frecuencias alélicas para ocho microsatélites en Tabasco, Habanero y Cayena.

	4				0,05				
	5				0,03				
Cayena	1	0,93	0,76	1,00	1,00	0,32	0,97	0,97	0,73
	2	0,04	0,21			0,68	0,03	0,03	0,17
	3	0,03	0,03						0,10

Las frecuencias de los valores de parentesco para las tres variedades comerciales se presentan en la Fig. 3. En Cayena y Tabasco predominaron los individuos sin ningún parentesco genético ($r = 0$), mientras que una estructura de parentesco diferente se evidenció en Habanero, predominando los individuos con total parentesco genético ($r = 1$). Entre el 91% y 92% de los pares de individuos presentaron soportes *bootstrap* de 1.

Los valores de heredabilidad evaluados independientemente para las variedades comerciales Tabasco, Habanero y Cayena fueron cercanos a cero para todos los rasgos estudiados (Tabla 3). De manera contrastante, las heredabilidades de los rasgos para el conjunto de datos de las tres variedades comerciales, fueron mayores a 0,8.

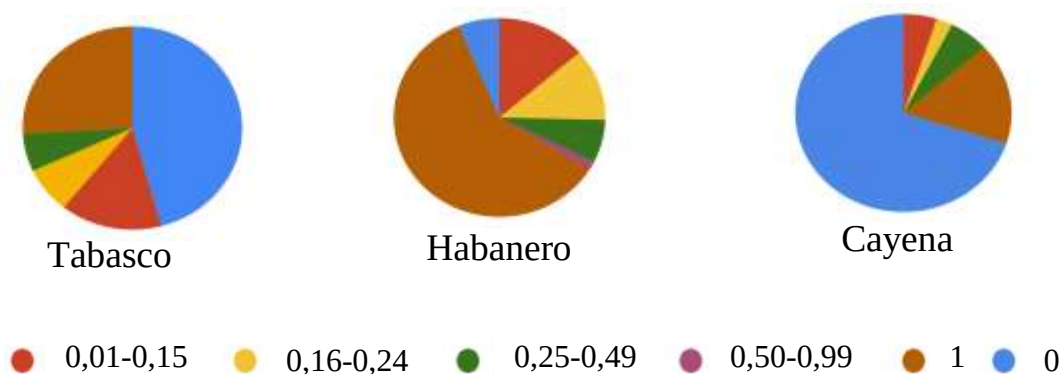


Figura 3. Distribución de valores de parentesco (r) estimados con el modelo Triadic IBD de Wang (2007) para las variedades comerciales de ají estudiadas.

Tabla 3. Heredabilidad para los rasgos Ancho del tallo (An), Alto del Tallo (Al), Días a la floración (Df), Total de frutos (Tf), Peso promedio de frutos (Pf), Ancho promedio de frutos (Af), Largo promedio de frutos (Lf) y Número de semillas (Ns), en las tres variedades comerciales de *Capsicum*.

Rasgo	Tabasco			Habanero			Cayena			Conjunto*		
	Media ±D. E	h^2		Media ±D. E	h^2		Media ±D. E	h^2		Media ±D. E	h^2	
An	2,62±0,80	0,17		1,53±0,34	0,00		1,48±0,26	-0,03		1,78±0,76	0,94	
Al	103,97± 24,20	0,05		52,83±12,60	0,00		77,26±17,37	0,08		77,26±1,37	0,82	
Df	55,59± 4,80	-0,02		62,63±11,51	-0,19		45,97±5,30	0,02		54,49±10,53	0,95	
Tf	535,45 ±2,97	-0,05		3,38±6,00	0,17		11,32± 4,70	-0,06		186,24±305,85	1,00	
Pf	0,98±0,14	0,01		8,25±3,20	0,07		44,08± 10,00	0,04		20,70±21,20	1,12	
Af	0,86±0,05	-0,05		2,60±0,36	0,12		2,95±0,30	-0,06		2,11±0,99	1,14	
Lf	3,06±0,20	0,03		3,69±0,60	0,00		22,76±2,69	-0,03		11,49±9,77	0,91	
Ns	32,92±5,14	0,04		51,23±21,90	-0,23		146,88±29	-0,02		78,73±57,37	0,88	

*= Conjunto de datos fenotípicos y genotípicos de las tres variedades comerciales.

DISCUSIÓN

La heterocigosidad observada de cero en todos los individuos refleja el alto grado de autogamia del género, siendo la autopolinización su principal sistema de fecundación (Pickersgill 1997). Esto se atribuye directamente a la temprana madurez reproductiva dentro el botón floral (Odland & Porter 1941, Munting 1974, Onus & Pickersgill 2004). Resultados similares presentaron Zhang *et al.* (2016), quienes registraron valores de 0,1 para la heterocigosidad en varias especies de *Capsicum* empleando 28 microsatélites. Otro estudio con mayor número de marcadores fue el realizado por Lee *et al.* (2016) donde se presentan valores de heterocigosidad de hasta 0,2 empleando SNP. Esto demuestra que, a pesar de incrementar el número de marcadores, la baja heterocigosidad en

Capsicum no es atípica. Adicionalmente, la ausencia de individuos heterocigotos también puede relacionarse con un fuerte proceso de endogamia asociado con la selección artificial a la que usualmente son sometidas estas variedades comerciales (Sahagún 2006, Castro 2007).

Este es el primer estudio en determinar la heredabilidad de rasgos vegetativos y reproductivos de las variedades comerciales Tabasco, Cayena y Habanero empleando marcadores moleculares. Las heredabilidades cercanas a cero reportadas para todos los rasgos evaluados, indican una poca influencia aditiva en la varianza fenotípica total, es decir que el efecto genético aditivo de los padres en estas variedades evaluadas, influencia poco el valor fenotípico de la progenie. Como se mencionó, en

poblaciones agrícolas se suelen presentar valores altos de endogamia (Contreras *et al.* 2011), eso sumado con el efecto de erosión genética causada por la selección direccional y la deriva, explican los valores bajos de heredabilidad aquí reportados. Estudios en el género *Capsicum* como los de Manju & Sreelathakumary (2006), Usman *et al.* (2014) y Meena *et al.* (2016) estiman valores altos de heredabilidad para estos mismos rasgos, sin embargo, es necesario comprender que la heredabilidad es un parámetro poblacional, pues depende de las frecuencias alélicas que afectan directamente los valores de la varianza genética (Falconer & Mackay 1996). Esta consideración es de suma importancia, pues justifica el hecho de que la heredabilidad refleja la historia de los individuos en cuestión.

Las heredabilidades cercanas a cero para Tabasco, Cayena y Habanero (Tabla 3), indican que la proporción de la varianza aditiva σ_a^2 con respecto a la V_p es muy baja, lo que sugiere, que la varianza fenotípica σ_p^2 está siendo explicada por los demás componentes (Ecuación [1]). La ausencia de heterocigotos implica descartar el componente de dominancia σ_d^2 en la varianza genética σ_g^2 , e igualmente es posible despreciar la interacción epistática σ_{epi}^2 , pues suele tener valores muy pequeños (Simmons & Crow 1977, Barker 1979, Crow 1987). Por tanto, es posible concluir que el componente ambiental es el que afecta enteramente los rasgos estudiados. Siendo probable que las variedades estudiadas, hayan alcanzado el máximo de respuesta genética y no sean susceptibles para continuar programas de mejoramiento.

En un estudio paralelo realizado por Peñuela *et al.* (2018) para la misma variedad comercial de Tabasco objeto de

este estudio, se estimó la heredabilidad en sentido estricto por medio del diseño clásico de regresión padres-hijos con más de 200 familias. En ese trabajo fue necesario el cultivo de una generación parental y el posterior cultivo de la progenie, dando como resultado valores de heredabilidad cercanos a cero para todos los rasgos. Los resultados similares obtenidos con las dos metodologías, valida el uso de marcadores moleculares para estimar la heredabilidad, pues en ambos estudios se obtuvieron conclusiones semejantes.

Las heredabilidades altas para el conjunto de las tres variedades comerciales (Tabla 3), demuestra la sensibilidad del modelo para contrastar la varianza fenotípica con la genética, indicando una alta correlación entre los valores fenotípicos y el grado de parentesco. Esta correlación se presenta gracias a la fuerte diferenciación entre las tres variedades comerciales estudiadas. Los resultados presentados para este análisis coinciden con los presentados en estudios clásicos de heredabilidad en los cuales se evalúan grupos de individuos fuertemente diferenciados genéticamente, como los de Sreelathakumary & Rajamony (2004), Siddique *et al.* (2006) y Pandit & Adhikary (2014).

Empleando los valores de parentesco fue posible agrupar los individuos en términos de relaciones familiares. Se logró distinguir coeficientes de parentesco entre individuos similares a los de padre-hijo o hermanos completos con los valores $r \approx 0,5$; y también distinguir los individuos no emparentados, cuando los valores fueron de $r \approx 0$. Esto puede ser relevante en poblaciones silvestres donde no es posible llevar registro genealógico ni observar los patrones de reproducción, como se evidencia en los estudios de Conson *et al.*

(2013) y Lobo *et al.* (2013), quienes emplean el estimador de parentesco Triadic IBD para conocer el parentesco en diferentes especies de Malvaceas. La metodología aquí empleada se presenta como una alternativa para deducir patrones de parentesco empleando muestreo y genotipificación, lo que además puede ser utilizado en la formulación de hipótesis evolutivas respecto a la reproducción y estimaciones de endogamia (Dewoody 2005).

La estimación de parentesco a partir de una generación representa un avance en la mejora de plantas y animales, pues contrasta con los estudios clásicos que requieren del seguimiento generacional. La determinación del parentesco a partir del estimador Triadic IBD, ha proporcionado ayuda a los mejoradores para identificar el grado de endogamia en poblaciones reproductoras (Onoue *et al.* 2015) y ha sido empleado para analizar la estructura poblacional en relación con la adaptación genética de plantas agrícolas (Skkink *et al.* 2017).

A pesar de que el direccionamiento de los rasgos evaluados para las variedades comerciales estudiadas no es recomendable a causa de la fuerte influencia ambiental, esta misma influencia favorece la evaluación de estudios agrícolas en términos de interacción genotipo-ambiente. La metodología aquí presentada puede ser aplicada a distintos tipos de cultivos, y supone una reducción en tiempo y costos de los estudios previos al mejoramiento o de cualquier estudio relacionado con la determinación de los componentes de la varianza fenotípica. Esta metodología también puede ser útil en poblaciones naturales pues permite reducir tiempos de registro de datos generacionales. Un enfoque poblacional y cuantitativo

resultaría ahora adecuado para características de importancia ecológica en especies de ciclos de vida largos, o en los que la reproducción no pueda ser controlada. El principal aporte de este estudio al conocimiento de la heredabilidad es el procedimiento para su cálculo, pues usa parentescos insesgados y vinculando una corrección para poblaciones con endogamia. Finalmente se comparten los comandos que permiten desarrollar de una manera más rápida los extensos cálculos matemáticos necesarios para la estimación de la heredabilidad mediante esta metodología.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el macroproyecto: "Implementación del Centro Regional de Investigación e Innovación en Bioinformática y Fotónica, Cali, Valle del Cauca, Occidente" (BPIN 2013000100007). Agradecimiento especial para los estudiantes integrantes del Grupo de investigación en estudios Ecogenéticos y de Biología Molecular del departamento de Biología, de la Universidad del Valle. Agradecimiento especial a mi profesor Heiber Cárdenas Henao por su constante atención y apoyo, al profesor Nelson Toro, a mi codirector Mauricio Peñuela, a Ronald Viáfara por sus instrucciones en el área de biología molecular, a Héctor Cifuentes y a José López por sus distracciones. Al posgrado en Ciencias-Biología de la Universidad del Valle por su apoyo durante la ejecución del proyecto. A la Escuela de Ingeniería Agrícola de la Universidad del Valle, por permitir la realización de los cultivos. A la Empresa Hugo Restrepo y Cía. por toda la asesoría brindada en el mantenimiento de los cultivos. Se agradece especialmente al profesional Alexander Ramírez, a Nelson Rivera y a

Jenny Gallo por el apoyo brindado en el laboratorio de Biología Molecular de la Universidad del Valle y por sus comentarios para la realización de este documento. A Alexandra Elbakyan por su

filosofía de eliminar todas las barreras en el camino de la ciencia. Y a mi madre Jeaneth Martínez Castillo por el apoyo brindado durante la realización de mis estudios.

REFERENCIAS

Andrew, R. L., Peakall, R., Wallis, I. R., Wood, J. T., Knight, E. J. and Foley, W. J. (2005), "Marker-based quantitative genetics in the wild?: The heritability and genetic correlation of chemical defenses in *Eucalyptus*", *Genetics*, Vol. 171 No. 4, pp. 1989-1998.

Aranguren-Méndez, J. A., Román-Bravo, R., Isea, W., Villasmil, Y. and Jordana, J. (2005), "Los microsatélites (STR's), marcadores moleculares de ADN por excelencia para programas de conservación: una revisión", *Latinoam. Prod. Anim*, Vol. 13 No. 1, pp. 30-42.

Arilla, J. P. (1998), *Notas sobre teoría de mejora genética*, Vol. 49, Univ. Autónoma de Barcelona, Barcelona.

Azofeifa-Delgado, Á. (2006), "Uso de marcadores moleculares en plantas; aplicaciones en frutales del trópico", *Agronomía mesoamericana*, Vol. 17 No. 2, pp. 221-242.

Barker, J. S. F. (1979), Inter-locus interactions: a review experimental evidence. *Theoretical population biology*, Vol. 16 No.3, pp. 323-346.

Becker, W A. (1984), *Manual of Quantitative Genetics* 4th edn, Academic Enterprises, Pullman, Washington.

Bessegga, C., Saidman, B. O., Darquier, M. R., Ewens, M., Sánchez, L., Rozenberg, P. and Vilardi, J. C. (2009), "Consistency between marker-and genealogy-based heritability estimates in an experimental stand of *Prosopis alba* (Leguminosae)", *American journal of botany*, Vol. 96 No. 2, pp. 458-465.

Ben-Chaim, A. and Paran, I. (2000), "Genetic analysis of quantitative traits in pepper (*Capsicum annuum*)", *Journal of the American Society for Horticultural Science*, Vol. 125 No.1, pp. 66-70.

Burton, G. W., & Devane, E. H. (1953). "Estimating heritability in tall fescue (*Festuca arundinacea*) from replicated clonal material 1". *Agronomy Journal*, Vol. 45 No. 10, pp. 478-481.

Carrizo García, C., Barfuss, M. H., Sehr, E. M., Barboza, G. E., Samuel, R., Moscone, E. A., and Ehrendorfer, F. (2016), "Phylogenetic relationships, diversification and expansion of chili peppers (*Capsicum*, Solanaceae)", *Annals of botany*, Vol. 118 No.1, pp. 35-51.

Cámara, D. C. D. C. (2008), "Un negocio picante", *Revista Acción*, 22 de mayo, Disponible en <http://www.ccc.org.co/revista-accion-ccc/un-negocio-picante/> [Consultado 13-11-2017].

Castro Triana, A. M. (2007), *Uso de marcadores microsatélites para evaluar el nivel de heterocigosidad en líneas endogámicas S1 de yuca (Manihot esculenta Crantz)*. Tesis de doctorado, Universidad Nacional de Colombia-Sede Palmira.

Chase, M. W. and Hills, H. H. (1991), "Silica gel: an ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies", *Taxon*, pp. 215-220.

Conson, A. R., Ruas, E. A., Vieira, B. G., Rodrigues, L. A., Costa, B. F., Bianchini, E., ... & Ruas, P. M. (2013). "Genetic structure of the Atlantic Rainforest tree species *Luehea divaricata* (Malvaceae)". *Genetica*, Vol.141 No.4-6, pp. 205-215.

Contreras Toledo, A. R., López Sánchez, H., Santacruz Varela, A., Valadez Moctezuma, E., Aguilar Rincón, V. H., Corona Torres, T., & López, P. A. (2011). "Diversidad Genética en México de variedades nativas de chile poblano mediante microsatélites". *Revista fitotecnica mexicana*, Vol. 34 No. 4, pp. 225-232.

Crow, J. F. (1987). "Population genetics history: a personal view". *Annual review of genetics*, Vol. 21 No.1, pp. 1-22.

Csilléry, K., Johnson, T., Beraldi, D., Clutton-Brock, T. H., Coltman, D., Hansson, B. & Pemberton, J. (2006). "Performance of marker-based relatedness estimators in natural populations of outbred vertebrates", *Genetics*, Vol. 173 No. 4, pp. 2091-2101.

DeWoody, J. A. (2005), "Molecular approaches to the study of parentage, relatedness, and fitness: practical applications for wild animals", *The Journal of Wildlife Management*, Vol. 69 No. 4, pp. 1400-1418.

Doyle, J. J., & Doyle, J. L. (1987), "A rapid procedure for DNA purification from small quantities of fresh leaf tissue", *Phytochemical Bulletin*, Vol. 19, pp. 11-15.

Falconer, D. S. and Mackay, F. C. (1996), *Introducción a la Genética Cuantitativa*, Editorial Acribia, S.A, Zaragoza.

Frankham, R., Briscoe, D. A., and Ballou, J. D. (2002), *Introduction to conservation genetics*, Cambridge university press, Cambridge.

Gómez-Lopera, N., and López-Gallego, C. (2014), "Estimación de heredabilidad y correlaciones genéticas en caracteres morfológicos y fisiológicos para una población de *Zamia obliqua* A. Br. (Zamiaceae: Cycadales)", *Actualidades Biológicas*, Vol. 36 No. 101, pp. 137-148.

Gross, C. L., Fatemi, M., & Simpson, I. H. (2017). "Seed provenance for changing climates: early growth traits of nonlocal seed are better adapted to future climatic scenarios, but not to current field conditions", *Restoration Ecology*, Vol.25 No.4, pp. 577-586.

Harris, D. L. (1964), "Genotypic covariances between inbred relatives", *Genetics*, Vol. 50 No. 6, pp.1319-1348.

Holland, J. B., Nyquist, W. E., and Cervantes-Martínez, C. T. (2003), "Estimating and interpreting heritability for plant breeding: an update", in Janick, J. (Ed.), *Plant breeding reviews*, John Wiley and Sons, New Jersey, pp. 9-112.

Jacquard, A. (1972), "Genetic information given by a relative", *Biometrics*, Vol. 28, pp. 1101-1114.

Janaki, M., Naidu, L. N., Ramana, C. V. and RAO, M. P. (2015), "Assessment of genetic variability, heritability and genetic advance for quantitative traits in chilli (*Capsicum annuum* L.)", *The Bioscan*, Vol. 10 No. 2, pp. 729-733.

Jäger, M., Jiménez, A. and Amaya, K. (2013), “Guía de oportunidades de mercado para los ajíes nativos de Perú”, *Bioversity International*, Roma, Italia.

King, A. J., Clark, F. E. and Cowlshaw, G. (2011), “The dining etiquette of desert baboons: the roles of social bonds, kinship, and dominance in co-feeding networks”, *American Journal of Primatology*, Vol. 73 No.8, pp. 768-774.

Klaper, R., Ritland, K., Mousseau, T. A. and Hunter, M. D. (2001), “Heritability of phenolics in *Quercus laevis* inferred using molecular markers”, *Journal of Heredity*, Vol. 92 No 5, pp. 421-426.

Kumar, S. and Richardson, T. E. (2005), “Inferring relatedness and heritability using molecular markers in radiata pine”, *Molecular Breeding*, Vol. 15 No 1, pp. 55-64.

Lee J. M., Nahm S.H., Kim Y.M., and Kim B.D. (2004), “Characterization and molecular genetic mapping of microsatellite loci in pepper”, *Theoretical and Applied Genetics*, Vol. 108, pp. 619-627.

Lee, H. Y., Ro, N. Y., Jeong, H. J., Kwon, J. K., Jo, J., Ha, Y. and Kang, B. C. (2016), “Genetic diversity and population structure analysis to construct a core collection from a large *Capsicum* germplasm”. *BMC genetics*, Vol. 17 No. 1, pp. 17-142.

Lobo, J., Solís, S., Fuchs, E. J., & Quesada, M. (2013). Individual and Temporal Variation in Outcrossing Rates and Pollen Flow Patterns in *Ceiba pentandra* (Malvaceae: Bombacoideae). *Biotropica*, 45(2), 185-194.

Lynch, M. and Ritland, K. (1999), “Estimation of pairwise relatedness with molecular markers”, *Genetics*, Vol. 152 No. 4, pp. 1753-1766.

Malecot, G. (1948), *Les Mathematiques de l'heredite*. Masson et Cie, Paris.

Manju, P. R. and Sreelathakumary, I. (2006). “Genetic variability, heritability and genetic advance in hot chilli (*Capsicum chinense* Jacq.)”, *Journal of Tropical Agriculture*, Vol. 40, pp. 4-6.

Mattila, A. L., Duploup, A., Kirjokangas, M., Lehtonen, R., Rastas, P. and Hanski, I. (2012), “High genetic load in an old isolated butterfly population”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201205789; DOI: 10.1073/pnas.1205789109.

Meena, M. L., Kumar, N., Meena, J. K. and Rai, T. (2016), “Genetic variability, heritability and genetic advances in chilli, *Capsicum annuum*”, *Bioscience Biotechnology Research Communications*, Vol. 9 No. 2, pp. 258-262.

Munting, A. J. (1974), “Development of flower and fruit of *Capsicum annuum* L”, *Acta botanica neerlandica*, Vol. 23 No 4, pp. 415-432.

Naegele, R. P., Mitchell, J. and Hausbeck, M. K. (2016), “Genetic Diversity, Population Structure, and Heritability of Fruit Traits in *Capsicum annuum*”. *PloS one*, Vol. 11 No. 7, pp.e0156969.

Nagy I., Stágel A., Sasvári Z., Röder M. and Ganal M. (2007), “Development, characterization, and transferability to other Solanaceae of microsatellite markers in pepper (*Capsicum annuum* L.”, *Genome* Vol. 50, pp. 668–688.

Nascimento, M. F., Finger, F. L., Bruckner, C. H., Silva Neto, J. J., Rêgo, M. M., Nascimento, N. F. F., and Rêgo, E. R. (2012), “Heritability and variability of morphological traits in a segregating generation of ornamental pepper”. In XXIV International Eucarpia Symposium Section Ornamentals: Ornamental Breeding Worldwide 953, pp. 299-304.

Onoue, N., Yamada, M., Yamamoto, T., Terakami, S., Nishitani, C., Kuniyoshi, M., and Saito, T. (2015), “Kinship and inbreeding estimates based on microsatellite markers in breeding of Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai)”, *Euphytica*, Vol. 205 No. 2, pp. 539-555.

Onus, A. N., & Pickersgill, B. 2004, Unilateral incompatibility in *Capsicum* (Solanaceae): occurrence and taxonomic distribution. *Annals of botany*, Vol. 94 No. 2, pp. 289-295.

Odland, M.L. and A.M. Porter. 1941. A study of natural crossing in pepper (*Capsicum frutescens* L.). *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* Vol.38 pp. 585–588.

Pandit, M. K., and Adhikary, S. (2014), “Variability and Heritability Estimates in Some Reproductive Characters and Yield in Chilli (*Capsicum annuum* L.)”, *International Journal of Plant and Soil Science*, Vol. 3 No. 7, pp. 845-853.

Peñuela, M., Viáfara, R., López, J., Cifuentes, H., Arias, L., Reina, S., and Cárdenas, H. (2018), “Heredabilidad de caracteres vegetativos y asociados a la producción en ají Tabasco (*Capsium frutescens*: Solanaceae)”, in: XII Congreso Latinoamericano de Botánica 2018, Quito-Ecuador, 21-27 octubre, pp.673.

Pickersgill, B. (1983), “Dispersal and distribution in crop plants”. *Naturwiss ver Hamburg*, Vol. 7, pp. 285-301.

Pickersgill, B. (1997), “Genetic resources and breeding of *Capsicum* spp”, *Euphytica*, Vol. 96 No. 1, pp. 129-133.

Pistorale, S. M., Abbott, L. A., & Andrés, A. (2008). Diversidad genética y heredabilidad en sentido amplio en agropiro alargado, *Thinopyrum ponticum*. *Ciencia e investigación agraria*, 35(3), 259-264.

Restrepo Salazar, J. C. (2011), “Cadena agroalimentaria de las hortalizas: Indicadores y acciones”, Disponible en:

<https://sioc.minagricultura.gov.co/Hortalizas/Documentos/002%20-%20Cifras%20Sectoriales/002%20-%20Cifras%20Sectoriales%20-%202011%20Marzo.pdf> [Consultado 13-11-2017]

Ritland, K. (1996a), “Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients”, *Genetics Research*, Vol. 67 No. 2, pp. 175-185.

Ritland, K. (1996b), “A marker-based method for inferences about quantitative inheritance in natural populations”, *Evolution*, Vol. 50 No. 3, pp. 1062-1073.

Ritland, K. (2000), “Marker-inferred relatedness as a tool for detecting heritability in nature”, *Molecular Ecology*, Vol. 9 No.9, pp. 1195-1204.

Rodríguez, B., Wheeler, J. C., Dodd, C. S., Bruford, M. W. and Rosadio, A. (2004), “Determinación de parentesco en alpacas (*Vicugna pacos*) por medio del análisis de ADN microsatélite”, *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, Vol. 15 No. 2, pp. 113-119.

Rodríguez-Ramilo, S. T., Toro, M. A., Caballero, A. and Fernández, J. (2007), “The accuracy of a heritability estimator using molecular information”, *Conservation genetics*, Vol. 8 No. 5, pp. 1189-1198.

Sahagún-Castellanos, J. (2006), “El coeficiente de endogamia de una población finita autoestéril”, *Revista Chapingo serie Horticultura*, Vol. 12 No. 1, pp. 66-68.

Seguí, E. and Machado, H. (1992), “Estimación de la heredabilidad en hierba de guinea (*Panicum maximum* Jacq.)”, *Pastos y Forrajes*, Vol.15 No.3, pp. 191-196.

Siddique, M., Malik, M. F. A. and Awan, S. I. (2006). “Genetic divergence, association and performance evaluation of different genotypes of mungbean (*Vigna radiata*)”, *Int. J. Agric. Biol.*, Vol. 8 No. 6, pp. 793-795.

Sikkink, K. L., Kobiela, M. E. and Snell-Rood, E. C. (2017). “Genomic adaptation to agricultural environments: cabbage white butterflies (*Pieris rapae*) as a case study”, *BMC genomics*, Vol. 18 No. 1, pp. 412.

Simmons, M. J., & Crow, J. F. (1977), Mutations affecting fitness in *Drosophila* populations, *Annual review of genetics*, Vol. 11 No. 1, pp. 49-78.

Simko, I. (2016), “High-resolution DNA melting analysis in plant research”, *Trends in plant science*, Vol 21 No.6, pp. 528-537.

Singh, M., Ceccarelli, S. and Hamblin, J. (1993), “Estimation of heritability from varietal trials data”, *Theoretical and applied genetics*, Vol. 86 No. 4, pp. 437-441.

Sreelathakumary, I. Rajamony, L. (2004), “Variability, heritability and genetic advance in chilli (*Capsicum annum* L.), *Journal of Tropical Agriculture*, Vol 42, pp. 35-37.

Stewart, C. N. (1997), “Rapid DNA Extraction from Plants”, In Micheli, M. R., and Bova, R. (Ed), *Fingerprinting Methods Based on Arbitrarily Primed PCR*, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 25-29.

Sweigart, A., Karoly, K., Jones, A. and Willis, J. H. (1999), “The distribution of individual inbreeding coefficients and pairwise relatedness in a population of *Mimulus guttatus*”, *Heredity*, Vol. 83 No. 5, pp. 625-632.

Thomas, S. C., Coltman, D. W. and Pemberton, J. M. (2002), “The use of marker-based relationship information to estimate the heritability of body weight in a natural population: a cautionary tale”, *Journal of Evolutionary Biology*, Vol. 15 No.1, pp. 92-99.

Usman, M. G., Rafii, M. Y., Ismail, M. R., Malek, M. A. and Abdul Latif, M. (2014), “Heritability and genetic advance among chili pepper genotypes for heat tolerance and morphophysiological characteristics”, *The Scientific World Journal*, Vol. 2014.

Van Kleunen, M. and Ritland, K. (2005), “Estimating heritabilities and genetic correlations with marker-based methods: an experimental test in *Mimulus guttatus*”. *Journal of Heredity*, Vol. 96 No. 4, pp. 368-375.

Visser, P. M., Hill, W. G. and Wray, N. R. (2008), “Heritability in the genomics era concepts and misconceptions”, *Nature Reviews Genetics*, Vol. 9 No. 4, pp. 255-266.

Wang, J. (2002), “An estimator for pairwise relatedness using molecular markers”, *Genetics*, Vol. 160 No. 3, pp. 1203-1215.

Wang, J. (2007), “Triadic IBD coefficients and applications to estimating pairwise relatedness”, *Genetics Research*, Vol. 89 No. 3, pp. 135-153.

Warner, J. N. (1952), “A Method for Estimating Heritability 1”, *Agronomy journal*, Vol. 44 No.8, pp.427-430.

Zhang, X., Zhang, Z., Gu, X., Mao, S., Li, X., Chadoeuf, J., Palloix, A., Wang, L. and Zhang, B. (2016), “Genetic diversity of pepper (*Capsicum* spp.) germplasm resources in China reflects selection for cultivar types and spatial distribution”, *Journal of Integrative Agriculture*, Vol. 15 No. 9, pp. 1991-2001.

SUPLEMENTO

S1. Comandos en RStudio para la estimación de la heredabilidad de diferentes rasgos en *C. frutescens*, *C. chinense* y *C. annuum*.

```
library(readxl) #Paquete para importar datos en formato.xlsx
```

```
datos<-read_excel(file.choose()),sheet=1) # Comando para ubicar el archivo en formato .xlsx con los
datos fenotípicos y coeficientes de parentesco estimados usando Triadic IBD en el programa
Coancestry.
```

```
x<- datos[1:40,2] # Objeto que contiene las mediciones del rasgo, desde la fila 1 hasta el total de
datos (40 en este caso).
```

```
b<- x$`Rasgo` # Objeto con la matriz numérica del rasgo.
```

```
par<-datos$Parentesco #Objeto que contiene los coeficientes de parentesco.
```

```
varpar<-var(par) #Varianza del parentesco
```

```
prob<-mean(b) #Promedio del rasgo.
```

```
varb <- var(b) #Varianza del rasgo.
```

```
x1<-b-prob #Objeto que contiene cada valor del rasgo menos el promedio.
```

```
com<-combn(x1,2) # Combinatoria del objeto x1.
```

```
simf<-(com[1,]*com[2,])/varb #Similaridad fenotípica por pares de individuos. (Ver Ritland 1996a
[1a]).
```

```
covf<-cov(simf,par) #Covarianza de la similaridad fenotípica y el parentesco. El objeto simf debe
tener la misma dimensión que el objeto par.
```

```
becker<- ((1+F)/2) # Corrector de Becker (1984). F indica el valor de endogamia obtenido de la
genotipificación [4].
```

```
h2<- becker*(covf/varpar) #Heredabilidad [5].
```

S2. Ejemplo heredabilidad del Total de frutos en Tabasco

```
> library(readxl)
> datos<-read_excel(file.choose(),sheet=1)
> x<- datos[1:40,2]
> x
# A tibble: 40 x 1
  `Total frutos`
    <dbl>
1         788
2         674
3         412
4          95
5         788
6         715
7         976
8         560
9         577
10        312
# ... with 30 more row

> b<- x$`Total frutos`
> b
[1] 788 674 412 95 788 715 976 560 577 312 146 572 394 401 348
[16] 636 791 512 1252 181 147 561 39 323 118 859 451 238 2 544
[31] 807 791 370 1199 682 572 880 600 459 646

> par<-datos$Parentesco
> par
[1] 0.0000 0.0035 0.2205 0.0000 1.0000 1.0000 1.0000 0.0035 1.0000 0.0000 0.0035
[12] 1.0000 1.0000 1.0000 1.0000 1.0000 1.0000 0.0000 1.0000 0.0000 0.0000 0.0000
[23] 0.0000 0.0000 0.0000 1.0000 1.0000 1.0000 1.0000 1.0000 0.0035 0.0035 0.0000
[34] 0.0035 1.0000 1.0000 1.0000 1.0000 1.0000 0.0000 0.0000 0.2872 0.0000 0.0000
...
```

```

> varpar<-var(par)

> varpar
[1] 0.176587

> prob<-mean(b)

> prob
[1] 535.45

> varb <- var(b)

> varb
[1] 88427.48

> x1<-b-prob

> x1
[1] 252.55 138.55 -123.45 -440.45 252.55 179.55 440.55 24.55 41.55
[10] -223.45 -389.45 36.55 -141.45 -134.45 -187.45 100.55 255.55 -23.45
[19] 716.55 -354.45 -388.45 25.55 -496.45 -212.45 -417.45 323.55 -84.45
[28] -297.45 -533.45 8.55 271.55 255.55 -165.45 663.55 146.55 36.55
[37] 344.55 64.55 -76.45 110.55

> com<-combn(x1,2)

> com
      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5] [,6] [,7] [,8] [,9] [,10]
[1,] 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55
      [,11] [,12] [,13] [,14] [,15] [,16] [,17] [,18] [,19] [,20]
[1,] 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55
      [,21] [,22] [,23] [,24] [,25] [,26] [,27] [,28] [,29] [,30]
[1,] 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55
      [,31] [,32] [,33] [,34] [,35] [,36] [,37] [,38] [,39] [,40]
[1,] 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 252.55 138.55

[ reached getOption("max.print")]

> simf<-(com[1,]*com[2,])/varb

> simf
[1] 0.395700530 -0.352574741 -1.257930699 0.721285953 0.512797042 1.258216300
[7] 0.070115106 0.118667319 -0.638175990 -1.112274062 0.104387256 -0.403982966
[13] -0.383990878 -0.535359540 0.287172055 0.729853990 -0.066973493 2.046475745
[19] -1.012313625 -1.109418049 0.072971119 -1.417867398 -0.606759852 -1.192242411

```

```
[25] 0.924062839 -0.241190254 -0.849520913 -1.523539860 0.024418907 0.775550190  
[31] 0.729853990 -0.472527265 1.895107084 0.418548630 0.104387256 0.984039101  
[37] 0.184355606 -0.218342154 0.315732180 -0.193423997 -0.690106111 0.395700530  
[43] 0.281322630 0.690262793 0.038465444 0.065101394 -0.350106052 -0.610198263
```

...

```
> covf<-cov(simf,par)
```

```
> covf
```

```
[1] -0.00850694
```

```
> becker<- ((1+1)/2) # Para este caso el valor de F es 1.
```

```
> becker
```

```
[1] 1
```

```
> h2<- becker*(covf/varpar)
```

```
> h2
```

```
[1] -0.04817422
```


S3. Ejemplo heredabilidad del Alto del Tallo para las tres variedades comerciales en conjunto.

```
> library(readxl)
> datos<-read_excel(file.choose(),sheet=1)
> x<- datos[1:114,2]
> x
# A tibble: 114 x 1
  `Alto`
  <dbl>
1      78
2      74
3      69
4      68
5      84
6      72
7      87
8      72
9      94
10     49
# ... with 104 more rows

b<- x$`Alto`
> b
[1] 78.0 74.0 69.0 68.0 84.0 72.0 87.0 72.0 94.0 49.0 61.0 90.0 92.0
[14] 72.0 60.0 43.0 78.0 87.0 84.0 62.0 48.0 78.0 84.0 80.0 30.0 96.0
...
> par<-datos$Parentesco
> par
[1] 1.0000 0.6958 1.0000 1.0000 0.6958 1.0000 1.0000 0.6957 1.0000 1.0000 0.6958
[12] 0.6958 0.6957 0.6957 0.6957 1.0000 0.6957 0.6957 0.3763 0.6957 0.6957 0.6957
[23] 1.0000 0.7232 0.6957 1.0000 1.0000 0.6957 1.0000 0.6957 0.6957 0.6955 0.6957
[34] 0.6957 0.6957 0.2675 0.6957 0.6957 0.6957 0.6957 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
...
[ reached getOption("max.print") ]
```

```

> varpar<-var(par)

> varpar
[1] 0.1285557

> prob<-mean(b)

> prob
[1] 77.91316

> varb <- var(b)

> varb
[1] 776.6955

> x1<-b-prob

> x1
[1] 0.08684211 -3.91315789 -8.91315789 -9.91315789 6.08684211 -5.91315789
[7] 9.08684211 -5.91315789 16.08684211 -28.91315789 -16.91315789 12.08684211
[13] 14.08684211 -5.91315789 -17.91315789 -34.91315789 0.08684211 9.08684211
[19] 6.08684211 -15.91315789 -29.91315789 0.08684211 6.08684211 2.08684211
[25] -47.91315789 18.08684211 12.08684211 0.08684211 11.08684211 12.08684211
[31] 2.08684211 -3.91315789 -1.91315789 -0.91315789 -10.91315789 6.08684211
...

> com<-combn(x1,2)

> com
      [,1]      [,2]      [,3]      [,4]      [,5]      [,6]
      [,7]      [,8]      [,9]     [,10]     [,11]     [,12]
      [,13]     [,14]     [,15]     [,16]     [,17]     [,18]
      [,19]     [,20]     [,21]     [,22]     [,23]     [,24]
...

[ reached getOption("max.print") ]

> simf<-(com[1,]*com[2,])/varb

> simf
[1] -4.375291e-04 -9.965777e-04 -1.108387e-03 6.805681e-04 -6.611485e-04
[6] 1.015997e-03 -6.611485e-04 1.798665e-03 -3.232772e-03 -1.891055e-03
[11] 1.351426e-03 1.575046e-03 -6.611485e-04 -2.002865e-03 -3.903630e-03
[16] 9.709791e-06 1.015997e-03 6.805681e-04 -1.779246e-03 -3.344582e-03

```

```

[21] 9.709791e-06 6.805681e-04 2.333292e-04 -5.357157e-03 2.022285e-03
...
[ reached getOption("max.print") ]

> covf<-cov(simf,par)
> covf
[1] 0.105388
> becker<- ((1+1)/2) # Para este caso el valor de F es 1.
> becker
[1] 1
> h2<- becker*(covf/varpar)
> h2
[1] 0.8197846

```

S4. Enlaces para la descarga de los datos utilizados en los ejemplos S2 y S3.

<https://drive.google.com/file/d/1iPfrgrZG2CyePJDKGdG1ykesCxzcAePu/view?usp=sharing>

<https://drive.google.com/file/d/1XUBRvptINjvi52DnIkTnqOmNsffFiXf-/view?usp=sharing>