

**EFFECTO DE UNA GENERACION DE ENDOGAMIA SOBRE CARACTERES
VEGETATIVOS Y PRODUCTIVOS EN YUCA (*Manihot esculenta* Crantz)**

MAYRA CONTRERAS ROJAS

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
ESCUELA DE POSGRADOS
SEDE PALMIRA
2007**

**EFFECTO DE UNA GENERACION DE ENDOGAMIA SOBRE CARACTERES
VEGETATIVOS Y PRODUCTIVOS EN YUCA (*Manihot esculenta* Crantz)**

MAYRA CONTRERAS ROJAS
Código: 7205012

Trabajo de tesis presentado como requisito para optar al título de Magíster en
Ciencias Agrarias con énfasis en Fitomejoramiento

Director de tesis
HERNÁN CEBALLOS. I.A., Ph.D
Coordinador del Proyecto de Mejoramiento Genético de Yuca CIAT
Profesor asociado Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira

Co-Director
DIOSDADO BAENA G. I.A. ESP. MAT; MSc., Ph. D
Profesor Asociado Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
ESCUELA DE POSGRADOS
SEDE PALMIRA
2007

“LA UNIVERSIDAD Y LOS JURADOS DE TEISIS NO SE HACEN
RESPONSABLES DE LAS IDEAS EMITIDAS POR ÉL AUTOR DE LA
MISMA”

(Artículo 24, Resolución 04 de 1974 del Consejo Directivo)

DEDICATORIA:

A Dios por permitirme disfrutar cada uno de aquellos momentos de mi vida

A mi hijo por que es el regalo más hermoso que Dios me pudo dar

A mis padres y hermanos por su incondicional apoyo

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa sus agradecimientos a:

A los Doctores Hernán Ceballos y Diosdado Baena por su gran apoyo, paciencia y colaboración durante el desarrollo de este trabajo

A todo el equipo del Laboratorio de Mejoramiento de yuca por su apoyo, amistad y colaboración durante el desarrollo de este proyecto a Teresa Sánchez, Julio, Enna, Andrés Giraldo, Andrés Escobar, Paola, Francisco, Elody, Darwin, Samir, Carolina, Adriana, el paisa, Yacenia, Ana Cruz, Constantino, Amparito; al personal de mejoramiento del campo Adriano, Fernando Calle, Nelson Morante y aquellas que de una u otra manera colaboraron con el proyecto.

Al Ing. Juan Carlos Pérez, Ximena y Oriana por su colaboración

A Juan Cuasquer por su gran colaboración en el diseño de las graficas, a Maria del carmen Hernández por su compañía y amistad

A Marzory Bernal y Constanza Valencia y personal de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira por su apoyo en todo este proceso.

A mis amigos de la maestría Paola Aguirre, Ana Luz Aristizabal, Miriam Muñoz, Carlos Eduardo Madriñan y doctorado Juan Carlos Montoya, Marta Almanza, Freddy Betancur por sus aportes y apoyo.

EFFECTO DE UNA GENERACION DE ENDOGAMIA SOBRE CARACTERES VEGETATIVOS Y PRODUCTIVOS EN YUCA (*Manihot esculenta* Crantz)

EFFECT OF ONE GENERATION OF SELFING OVER VEGETATIVE AND PRODUCTIVE CASSAVA (*Manihot esculenta* Crantz)

RESUMEN

En plantas alógamas como la yuca, la autofecundación durante varias generaciones conduce a la producción de líneas S_1 que muestran depresión por endogamia cuya intensidad varía dependiendo de las características de la población S_0 . Esta reducción en el valor fenotípico se expresa en caracteres relacionados con la capacidad reproductiva y eficiencia fisiológica como la producción de semillas, la fertilidad del polen, la tasa de crecimiento, el tamaño y vigor de las plantas, mayor susceptibilidad al ataque de las plagas, y a otros eventos depresivos en diversos caracteres. La depresión endogámica resulta de la combinación ideal de los alelos que gobiernan un carácter (efecto de dominancia y/o sobre dominancia) y también del apareamiento de alelos recesivos deletéreos y/o letales.

Se realizó un estudio en yuca donde se evaluó el efecto de la depresión endogámica en 12 accesiones de yuca (*Manihot esculenta* Crantz.). El grado de depresión vario significativamente en diferentes genotipos para los caracteres biomasa total, y rendimiento de raíces frescas y en menor grado sobre el índice de cosecha y la altura planta.

El objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto de una generación de endogamia sobre los caracteres altura de planta, rendimiento de raíces frescas, rendimiento de follaje fresco, porcentaje de materia seca e índice de cosecha en ocho grupos de líneas S_1 obtenidas por autofecundación de

ocho clones elites. Los resultados permitieron concluir que la yuca presenta efectos pronunciados por endogamia en una primera generación de autofecundación S_1 . Para altura de planta, y porcentaje de materia seca la depresión endogámica fue inferior al 20% a diferencia del rendimiento de raíces frescas que estuvo por encima del 50%. De las poblaciones S_1 se seleccionaron líneas superiores a S_0 que eventualmente se pudiesen convertir en clones comerciales.

Palabras claves: Yuca, endogamia, autofecundación, líneas S_1 .

ABSTRACT

In cross-pollinated plants such as cassava, selfing for several generations leads to the production of S_1 lines, which show inbreeding depression, whose intensity varies according to S_0 population traits. Phenotypic value reduction is expressed in terms of traits related to the reproductive capacity and efficiency physiological as seed production, pollen fertility, growth, size and plants vigor, higher greater susceptibility to pests attack, depressive events and others. Inbreeding depression results from the ideal combination of alleles that govern a trait (effect of dominance and / or over dominance) and the pairing of deleterious recessive alleles and / or lethal.

A study was conducted in cassava evaluated the effect of inbreeding depression in 12 accessions of cassava (*Manihot esculenta* Crantz.). Depression degree varied significantly in different genotypes for the traits total biomass and fresh roots yield and to a lesser extent on the harvest rate and plant height.

This study aimed to assess the effect of a generation of inbreeding on the

traits plant height, fresh root yield, fresh foliage yield, dry matter percentage and harvest index in eight groups of S1 lines, obtained by selfing of eight clones. Results conclude that cassava presents delivered by inbreeding effects in a first generation of selfing (S1). For plant height, and dry matter percentage, inbreeding depression was less than 20%. Unlike fresh root yield was above 50%. S1 exceeding S0 lines were selected, which could eventually turn into commercial clones.

Key words: Cassava, inbreeding, selfing, S1lines.

TABLA DE CONTENIDO

	Pág
1. INTRODUCCION	1
1.1 OBJETIVO GENERAL	2
1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	3
2. REVISION DE LITERATURA.....	4
2.1 CULTIVO DE YUCA	4
2.2 CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA	5
2.3 GENÉTICA Y CITOGENÉTICA DE LA YUCA	5
2.4 FLORACIÓN Y OBTENCIÓN DE SEMILLA SEXUAL DE YUCA	6
2.5 ENDOGAMIA.....	7
2.5.1 CONSECUENCIA DE LA ENDOGAMIA.....	8
2.6 DEPRESIÓN ENDOGAMICA	9
2.7 EXPERIENCIAS DE DEPRESIÓN ENDOGAMICA	10
3. MATERIALES Y METODOS.....	19
3.1 LOCALIZACION.....	19
3.2 ORIGEN DE CLONES PARENTALES Y DE FAMILIAS S1.....	19
3.3 DISEÑO EXPERIMENTAL.....	21
3.4 CARACTERES EVALUADOS.....	23
3.5 ANÁLISIS DE LA INFORMACION.....	23
3.5.1. ANÁLISIS INTERFAMILIAR.....	24

3.5.2. ESTIMACIÓN DE LA DEPRESIÓN POR ENDOGAMIA.....	24
3.5.3. DISTRIBUCIÓN DE LOS CARACTERES EVALUADOS EN LAS DIFERENTES FAMILIAS S_1	24
3.5.4. ANÁLISIS INTRAFAMILIAR.....	25
3.5.5 ÍNDICE DE SELECCIÓN (IS)	25
4. RESULTADOS Y DISCUSION	26
4.1 EFECTOS DE DEPRESION ENDOGAMICA ENTRE FAMILIAS	26
4.2 DISTRIBUCIÓN DE LAS POBLACIONES.....	33
4.3 ANÁLISIS INTRAFAMILIAR.....	42
5. CONCLUSIONES.....	45
6. BIBLIOGRAFIA.....	47
ANEXOS.....	55

LISTA DE TABLAS

	Pág
Tabla 1. Descripción de las familias S1 de yuca evaluadas en campo.....	21
Tabla 2. Valores medios en clones parentales (S0), poblaciones S1 y %DE para los diferentes caracteres evaluados en yuca	29
Tabla 3. Tasas de reducción en el porcentaje de depresión endogámica para la variable RRF en yuca.....	31
Tabla 4. Distribución de los individuos que conforman las diferentes familias estudiadas en yuca.....	35
Tabla 5. Parámetros genético- estadísticos obtenidos del ANDEVA para los caracteres evaluados en yuca	43
Tabla 6. Líneas S ₁ con Índice de Selección superior a 1.00	44

LISTA DE FIGURAS

	Pág
Figura 1. Procedimiento seguido en la obtención de Clones Parentales y familias S1 de yuca.....	20
Figura 2. Plano de campo que muestra la distribución de las poblaciones S ₁ de yuca evaluadas en el año 2005.....	22
Figura 3. Plano de Campo para la distribución de las líneas AM334.....	23
Figura 4. Comparación de las tasas de reducción del %DE intrafamiliar en RRF en yuca.....	32
Figura 5. Comportamiento de la variable Rendimiento de raíces frescas (RRF) en poblaciones S1 de yuca.	36
Figura 6. Comportamiento de la variable %DE para Rendimiento de raíces frescas (RRF) en poblaciones S1de yuca.....	37
Figura 7. Comportamiento de la variable Porcentaje de materia seca (% MS) en las poblaciones S1 de yuca	38
Figura 8. Comportamiento de la variable %DE para el Porcentaje de materia seca (% MS) en las poblaciones S1 de yuca.....	39

LISTA DE ANEXOS

	Pág
Anexo 1. Análisis de varianza general para la comparación entre clones parentales	56
Anexo 2. Análisis de varianza general para S1	57
Anexo 3. Comparación de las tasas de reducción del %DE intrafamiliar en AP	58
Anexo 4. Comparación de las tasas de reducción del %DE intrafamiliar en IC	59
Anexo 5. Comparación de las tasas de reducción del %DE intrafamiliar en RFF	60
Anexo 6. Comparación de las tasas de reducción del %DE intrafamiliar en %MS	61
Anexo 7. Comportamiento de la variable Altura planta (AP) entre las líneas S1	62
Anexo 8. Comportamiento de la variable Rendimiento de follaje fresco (RFF) entre las líneas S1	63
Anexo 9. Comportamiento de la variable Índice de cosecha (IC) entre las líneas S1	64
Anexo 10. Comportamiento de la variable %DE para Altura planta (AP) en las poblaciones S1	65
Anexo 11. Comportamiento de la variable %DE para Índice Cosecha (IC) en las poblaciones S1	66
Anexo 12. Comportamiento de la variable %DE para Rendimiento de Follaje Fresco (RFF) en las poblaciones S1	67

1. INTRODUCCION

La yuca (*Manihot esculenta* Crantz) es una de las principales plantas alimenticias del mundo, con una producción mundial que se ha mantenido estable, a un nivel aproximado de 178 y 184 millones de toneladas (FAO, 2005); cerca de 40% se produce en África, otro 40% en Asia y la cantidad restante se produce en América Latina y el Caribe. En esta región, Brasil, Paraguay, Colombia y Perú aportan 90% de la producción (Polanco, 2000).

Es el cultivo que produce mayor cantidad de energía, seguido de maíz, arroz, sorgo y papa (Montaldo, 1989). El valor de la producción de este cultivo tuberoso en el trópico, está dentro de los 10 cultivos más importantes dentro de su tipo. La yuca, se destaca dentro de los cultivos adaptados a una agricultura sostenible, ya que es posible que produzca adecuadamente en suelos de baja fertilidad y su rendimiento potencial excede los de otros cultivos en condiciones subóptimas (Mantilla y Villafañe, 2000).

El cultivo de la yuca ha sido investigado intensamente por los organismos internacionales y se le han hecho aportes tecnológicos particularmente en el área genética lo que ha permitido a las nuevas variedades satisfacer más adecuadamente las necesidades de los agricultores y consumidores (Kawano et al, 1998).

Colombia es la sede de uno de los pocos programas de mejoramiento genético de la yuca en el mundo y esto favorece grandemente a los productores de este cultivo en el país. Los objetivos del programa de fitomejoramiento han estado girando en función de las demandas de

producción, procesamiento y mercado, y principalmente se refieren al incremento en la productividad de las raíces y a la resistencia del cultivo a las principales plagas y enfermedades que limitan severamente la producción.

El programa de mejoramiento de yuca en el CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical), ha intensificado el uso de las recombinaciones genéticas a través de cruzamientos intervarietales amplios, presentándose así ganancias significativas en el híbrido de interés. Pero la yuca, por ser una especie alógama y altamente heterocigota, presenta una enorme variabilidad genética en las progenies, la cual se manifiesta en la producción de una gran diversidad de individuos genéticamente diferentes en las que unos pocos individuos de interés presentan una combinación genética favorable para la expresión de los principales rasgos. Es por ello, que la selección de parentales debe ser más eficiente y efectiva, por lo que el programa ha optado por el empleo de la autofecundación en el que se obliga a los diferentes loci del genoma a que vayan alcanzando progresivamente el estado de homocigosis. Esta condición puede ser perjudicial para el comportamiento del individuo, porque el vigor y la productividad disminuyen grandemente; sin embargo, este proceso tiene la ventaja de permitir la eliminación de genes deletéreos o indeseables en cada población segregante, mejorando así su característica como progenitor, pues esos genes ya no podrán ser transmitidos a la descendencia. Existen muchas otras razones por las que la endocria es deseable para el mejoramiento genético de la yuca (Ceballos et al. 2004)

1.1 OBJETIVO GENERAL

Estimar los efectos de endogamia sobre caracteres vegetativos y productivos en líneas S1 provenientes de ocho clones elites de yuca (*Manihot esculenta* Crantz).

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar la depresión por endogamia cuando se compara el promedio de la generación S0 y el promedio de las líneas S1.
- Identificar líneas S1 que se manifiestan favorablemente en reducción de la carga genética

2. REVISION DE LITERATURA

2.1 CULTIVO DE YUCA

Las raíces de la yuca constituyen la dieta básica de cientos de millones de personas ocupando un primer lugar en el mundo en cuanto a potencial de producción de biomasa comestible por unidad de superficie, en términos energéticos es el cultivo mas promisorio para la humanidad (Mejía, 1991)

La yuca es cultivada principalmente en tres regiones: África, en la zona tropical de Sur América y en el Sur y Sureste de Asia. Se siembra en más de 60 países, siendo para éstos, una de las principales fuentes energéticas. Este cultivo se desarrolla en una gran diversidad de condiciones tropicales, desde tierras bajas y calientes de los trópicos americanos que va del Noreste de Suramérica (Venezuela y Colombia), hasta el Noreste de Brasil. Se adapta bien a las condiciones marginales que predominan en los trópicos, pero no tolera encharcamientos en el suelo ni condiciones salinas (Montaldo, 1979 y Buitrago, 1990).

La yuca es una de las raíces comestibles y comerciales más usadas en el mundo, principalmente como fuente de carbohidratos, especialmente por su contenido de almidón, que después de la celulosa es la materia orgánica de mayor disponibilidad.

La producción es realizada principalmente por agricultores de pocos recursos económicos, en suelos de baja fertilidad natural e inapropiados para otras plantas alimenticias, siendo una de las principales fuentes de carbohidratos,

lo que le otorga una significación social importante. Por otra parte, también se ha convertido en un cultivo agroindustrial de muy amplio desarrollo, siendo relevante su producción en el Sureste asiático, algunos países de África, Brasil y Paraguay (Montaldo, 1996).

Actualmente se cultiva como producto comercial y como medio de subsistencia en gran parte de la zona tropical, especialmente en fincas pequeñas, por campesinos de escasos recursos económicos generando empleo y aumentando la oferta de disponibilidad de alimentos lo que le da un valor social e importancia para el desarrollo económico de las regiones pobres.

2.2 CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA

El género *Manihot* está compuesto por árboles y plantas herbáceas que se caracterizan por la producción de látex y glucósidos cianogénicos. Según Rogers y Appart (1973) la yuca se encuentra clasificada de la siguiente forma:

Clase: Dicotiledónea

Subclase: Archichlamydeae

Orden: Euphorbiales

Familia: Euphorbiaceae

Tribu: Manihoteae

Género: *Manihot*

Especie: *Manihot esculenta* Crantz

2.3 GENÉTICA Y CITOGÉNÉTICA DE LA YUCA

Es muy poco lo que se conoce de la genética y de la citogenética de la yuca. En la familia *Euforbiácea* usualmente el número cromosómico básico es ocho, aunque el rango de variación oscila entre 6 a 11 aproximadamente, 50% de las especies son poliploides (Martín, 1976. Citado por Ceballos et al 2002)

2.4 FLORACIÓN Y OBTENCIÓN DE SEMILLA SEXUAL DE YUCA

La yuca es un arbusto perenne. Es de ramificación simpodial y con variaciones en la altura de la planta que oscilan entre 1 y 5 m, aunque la altura máxima generalmente no excede los 3 m.

La yuca posee flores estaminadas (masculinas) y flores pistiladas (femeninas) en la misma inflorescencia. El proceso de mejoramiento genético de los cultivos requiere, como etapa esencial, la producción de nuevos genotipos que sean superiores a los disponibles en un momento dado. Los nuevos genotipos se producen mediante el cruzamiento entre progenitores que han sido seleccionados para tal propósito porque presentan una o más características deseables. (Ceballos et al 2002).

Dentro del esquema de mejoramiento de yuca del CIAT se emplean dos tipos de cruzamiento para obtención de semilla: los controlados y abiertos (o policruzados). En el caso de cruzamientos controlados, ambos progenitores (femenino y masculino) son conocidos, de modo tal que las progenies producidas constituyen una familia de hermanos completos. En el caso de polinización abierta, únicamente el progenitor femenino es conocido y el polen puede provenir de cualquiera de las plantas circundantes. En este caso existe la posibilidad que, ocasionalmente, ocurran autopolinizaciones. Las progenies que resultan de la polinización abierta de un mismo progenitor

femenino constituyen una familia de medios hermanos, ya que no se tiene certeza del progenitor masculino

En cruzamientos dirigidos se manipulan directamente las flores de modo que hay mayor control sobre la polinización. Ocasionalmente el investigador decide hacer autopolinizaciones en las que el polen de una planta se deposite en la flor femenina de la misma planta.

Después de la polinización y la consiguiente fertilización el ovario se desarrolla para formar el fruto el cual pasados unos 3 meses se logra su madurez. El fruto es una cápsula dehiscente y trilobular de 1.5 a 2.0 cm de diámetro que tiene seis aristas longitudinales estrechas y prominentes. La cápsula es dura y cada uno de sus tres lóculos contiene una semilla. Las semillas son elípticas, de color negro o café lo que depende de la variedad de la madre.

2.5 ENDOGAMIA

Una población es endogámica cuando se presenta en ella cruzamientos entre individuos emparentados.

La obtención de líneas endogámicas puede lograrse mediante la autofecundación de plantas hermafroditas durante varias generaciones. Esta situación conduce a que:

- a) producción de líneas endogámicas que muestren reducido vigor y fertilidad, en cultivos alógamos.
- b) Las líneas endogámicas lleguen a ser líneas puras y en el caso de especies autóгамas no hay reducción marcada del vigor.

Continuas autofecundaciones en especies alógamas harán surgir homocigotos recesivos para muchos genes deletéreos, por lo que los individuos serán cada vez más débiles, menos fértiles y las líneas más difíciles de mantener.

2.5.1 Consecuencia de la endogamia

En especies autóгамas como trigo y avena la depresión por consanguinidad es mínima y los genotipos homocigotos se usan como cultivares para producción comercial. En especies alógamas como el maíz, los genotipos homocigotos se pueden producir rápidamente pero su rendimiento es menor que el de los cultivares híbridos que se usan para producción comercial. La depresión por consanguinidad es severa en algunas especies poliploides (alfalfa) ya que los genotipos homocigotos no sobreviven.

2.5.2 Fines de la endogamia

Un propósito de la endogamia es el desarrollo de genotipos que se puedan mantener a través de múltiples generaciones para la producción de semilla. En plantas alógamas, la producción de semilla híbrida en una especie depende de la disponibilidad de líneas parentales consanguíneas que puedan mantenerse como tales. La consanguinidad también se ha utilizado para reducir la frecuencia de genes deletéreos en genotipos que servirán de parentales en cultivares que se propagarán vegetativamente. Una generación de autofecundación permite la expresión y eliminación de genes deletéreos sin que se produzca una marcada depresión por consanguinidad sobretodo en aquellas que habrán de seleccionarse como parentales para el desarrollo de una población.

2.6 DEPRESIÓN ENDOGAMICA

Es la reducción del valor fenotípico expresada por los caracteres relacionados con la capacidad reproductiva o eficiencia fisiológica (Falconer, 1989). En la práctica se ha observado reducciones en la producción de semillas, la fertilidad del polen, la tasa de crecimiento, el tamaño y vigor de las plantas, mayor susceptibilidad al ataque de las plagas, y a otros eventos depresivos en diversos caracteres (Allard, 1960; Hallauer & Miranda Filho, 1988), la intensidad de ésta varía en cada población.

También se espera que esta varíe dentro de las poblaciones, esto es que en genotipos de una población tengan diferentes valores medios fenotípicos de endogamia

A pesar de la importancia de la depresión por endogamia, las causas genéticas de este fenómeno no son completamente conocidas, existiendo algunas hipótesis para explicarlas. La depresión endogamica resulta de la combinación ideal de los alelos que gobiernan un carácter (efecto de dominancia y/o sobre dominancia) y también del apareamiento del par de alelos recesivos deletéreos y/o letales, en el caso de las especies diploides.

La depresión endogámica es medida como:

$$\%DE = [(S_0 - S_1) / S_0] \cdot 100$$

Donde:

%DE= depresión por endogamia media en porcentaje

S₀ = es la media de la población original

S₁ = es la media de la población mejorada

Diferentes trabajos mencionados en la literatura especializada tales como los de Vianna et al, (1982), Lima et al, (1984), Pinto et al, (1989) y Nass & Miranda Filho (1995) referentes al estudio de endogamia en maíz, describen un método directo y corto para la evaluación del material en cuanto al potencial de las líneas S_0 en comparación con el desempeño de las líneas S_1 .

A través de las medias de la población original y de la progenie S_1 se puede estimar la media del carácter de una población en completa homocigosis, así:

$$(\mu + a) = 2 S_1 - S_0$$

También se puede estimar el valor de la contribución debida a los loci heterocigotos así:

$$d = 2 (S_0 - S_1)$$

2.7 EXPERIENCIAS DE DEPRESIÓN ENDOGAMICA

Mucho antes de la era de la genética Mendeliana, se había observado la degeneración de las poblaciones sometidas a apareamientos consanguíneos. La recopilación completa de la literatura existente sobre este tema estaría representada por muchos miles de títulos. Por tanto, sólo se revisará una pequeña muestra de los datos sobre consanguinidad para poder apreciar la variedad y magnitud de las respuestas que han sido publicadas en las plantas cultivadas más importantes.

Es lógico elegir el maíz como primer ejemplo, porque esta planta ha sido autofecundada más que cualquier otro organismo y existe una documentación excepcional sobre los efectos que en ella ha causado la consanguinidad. Aparentemente las primeras experiencias de

autofecundación en maíz fueron mencionadas por Darwin en 1877. Sin embargo, esta autofecundación no se llevó a cabo más que durante una sola generación y por tanto sus resultados tienen poco valor informativo. Hasta fines del primer decenio del siglo XX no se dispusieron de datos concretos de los efectos de la consanguinidad en el maíz, como resultado de los trabajos independientes de East (1908) y Shull (1909). Los efectos más importantes de consanguinidad prolongada de los que dan cuenta los investigadores pueden resumirse como sigue: 1) en las primeras generaciones autofecundadas aparece un gran número de tipos letales y subvitalés; 2) el material se separa rápidamente en líneas bien definidas que cada vez son más uniformes en cuanto a sus diferencias en los diversos caracteres morfológicos y funcionales, por ejemplo, altura, longitud de la mazorca y maduración; 3) el vigor y fecundidad de muchas líneas disminuyen hasta el punto que éstas no pueden conservarse ni en condiciones óptimas del cultivo, y 4) las líneas que sobreviven muestran una disminución general del tamaño y vigor. En el maíz, por ejemplo, los resultados de algunas autofecundaciones son desastrosas y pueden conducir a la extinción de la variedad (Paterniani, 1978);

Entre los caracteres evaluados en maíz, la producción de granos se ha mostrado más sensible a los efectos de endogamia (Hallauer & Sears, 1973; Good & Hallauer, 1977; Marques, 1988). Jones (1939), citado por Hallauer & Miranda Filho (1981), relata sobre decrecimientos en la producción de un 79% después de 30 generaciones de autofecundación, con valores crecientes de depresión por endogamia incluso en la 20 generación. Las medias de altura planta fueron reducidas en un 29%. Tales resultados fueron atribuidos a mayores niveles de dominancia génica, aliados a una alta complejidad del carácter producción de granos.

Hallauer & Miranda Filho (1988), observaron que la depresión para producción de granos en un nivel del 50% de homocigosis inducida por la autofecundación vario de 42,2 a 71,9 gramos/planta, en cuanto que altura de planta y altura espiga los valores oscilaron entre 7,8 a 33,4 cm y 10,4 a 29,6 cm respectivamente.

Lima et al (1984), estudio 32 poblaciones de maíz brasilero, observando que la depresión endogamica después de una generación de autofecundación vario de 27% a 59,9% para producción de granos, de 6,6% a 20,3% para altura planta y de 6,9% a 27,4% para altura espiga.

García et al (2004), estudio seis poblaciones tropicales de maíz (Suwan-1, Foremaiz-2, La Máquina, Compuesto Thai-1, Tuxpeño RC y Agua Blanca). Estimaron la depresión por endocría de las poblaciones, antes y después de haber sido sometidas al esquema de mejoramiento intrapoblacional de SRFHC. Las características evaluadas incluyeron el rendimiento de grano (RG), altura de planta (AP), altura de mazorca (AM) y floración femenina (FF). La endocría ocasionó una reducción significativa en RG, AP y AM; y un incremento significativo en los días para FF. Los resultados sugirieron que en las variables RG y AP fueron más favorecidos los efectos de dominancia que en AM y FF.

Simón et al (2004). Evaluaron ocho poblaciones de maíz-pipoca (CMS-42, CMS-43, Zélia, RS-20, Catedral, Zaeli, UEM-J1 e UEM-M2) con el objetivo de obtener estimativas de depresión por endogamia, componentes genéticos de media y comparar esas estimativas por grupos de poblaciones. Se evaluaron varias características, con énfasis en rendimiento de granos (RG) y en la capacidad de expansión (CE). Observaron menores valores de depresión por endogamia y predominancia de efectos génicos aditivos para CE en relación a RG.

A pesar de la notable degeneración del maíz debida a la consanguinidad continuada, esta especie es más tolerante a la consanguinidad que la alfalfa. Cuando se autofecundan plantas de polinización abierta de esta especie leguminosa aparece una verdadera lluvia de tipos subvital y letales. Más aún, la rapidez con que la alfalfa pierde vigor general y productividad por continuas autofecundaciones, es significativa. El número de líneas que puede conservarse después de la tercera generación autofecundada es pequeño, reduciéndose mucho el rendimiento de forraje y el pequeño porcentaje de líneas que logran sobrevivir.

Algunas otras especies toleran menos la autofecundación que la alfalfa como ocurre con la mala hierba *Amsinckia intermedia* estudiada por Babcock (Allard, 1960). En esta especie la consanguinidad pone de manifiesto gran número de tipos degenerados albinos, enanos, plántulas sin enraizar, anomalías florales para impedir la reproducción y similares. La reducción del vigor y fecundidad es tan grande que muchas líneas no sobreviven después de dos generaciones de apareamiento entre hermanos, que es la forma más estrecha de consanguinidad posible en las especies autoincompatibles. Dentro de las plantas cultivadas la zanahoria degenera rápidamente por la consanguinidad.

La cebolla de bulbo (*Allium cepa*) es normalmente una especie alógama muy tolerante a la consanguinidad. Algunas variedades de esta especie no muestran reducción aparente de vigor por la autofecundación continua, mientras en otras especies, la consanguinidad continua produce una depresión ligera o moderada. En la cebolla (*Allium cepa*) aparecen pocos genes recesivos con efectos perjudiciales por autofecundación artificial y rara vez el vigor de las líneas se declina hasta el punto que sean difíciles de conservar (Allard, 1960).

El girasol (*Helianthus annuus*), centeno (*Secale cereale*), fleo (*Phleum pratensis*), bromo inerme (*Bromus inermes* Leyss.) y dáctilo (*Dactylis glomerata*), son otras especies alógamas bastante tolerantes a la autofecundación. En todas estas especies el número de individuos anormales recesivos debidos la autofecundación parece ser algo inferior que en el maíz. También en todas, o la mayoría de estas especies, se encuentran después de varias generaciones de autofecundación algunas líneas tan vigorosas o casi tan vigorosas como las variedades de polinización abierta de que proceden (Allard, 1960).

Aunque la mayoría de las plantas superiores muestra una depresión mayor o menor como consecuencia de la consanguinidad; existen algunas especies en que la autofecundación indefinida puede practicarse con aparente impunidad. Evidentemente, la especies autógamas están dentro de esta categoría, pero también lo hacen cierto número de plantas de las especies normalmente alógamas. Las cucurbitáceas, aunque son monoicas y alógamas, han sido ya mencionadas como ejemplo de un grupo de especies en que ciertas líneas parecen perder poco vigor por la consanguinidad. El cáñamo (*Cannabis sativa*), especie dioica, constituye otro ejemplo

Las especies del género *Cucurbita* son plantas alógamas de polinización entomófila. Como regla general, la endogamia en especies alógamas conduce a una pérdida de vigor; sin embargo, esto no parece estar generalizado en las *Cucurbitas*. Existen resultados: diversos sobre el efecto producido por la endocría, en el género *Cucurbita*. Algunos autores reportan disminución del vigor, presencia de plantas anormales y debilitamiento en general. Otros afirman lo contrario, reportando aumento del vigor de la planta en general. Últimamente Giraldo y Vallejo (1989), reportaron el efecto negativo de la endocría sobre la producción por planta de zapallo.

Varias teorías han sido dadas con el fin de esclarecer la ausencia de pérdida de vigor de las especies *Cucurbita*. La principal explica la ausencia de pérdida de vigor por endocría mencionando que éstas han sido mantenidas en pequeñas poblaciones, generalmente en huertas; durante sus etapas iniciales de evolución, haciendo que se elimine por selección natural los genes recesivos indeseables o letales (Vallejo, 1984)

Scout, citada por Whitaker y Davis. (1962), autofecundó *C. pepo* por tres generaciones encontró que las líneas diferían en hábito de crecimiento, tamaño de la planta, forma y color del fruto. Se presentó alguna reducción del vigor en la segunda generación, pero no se presentó androesterilidad. Indicó que la endocría acompañada de selección rigurosa, sería una forma práctica para mejorar cultivares.

Haber, citado por Whitaker y Davis (1962) estudió seis generaciones de endocría en la variedad Table Queen de *C. pepo* y encontró que la endocría no decrece el vigor y capacidad de rendimiento.

Cumming y Jenkins, citados por Whitaker y Davis (1962), endocriaron *C. maxima* por diez generaciones y concluyeron que la endogamia no produjo efecto alguno sobre los órganos vegetativos y reproductivos.

Gil y Vallejo (1990), endocriaron *C. moschata* var. *piramoita*, *C. moschata* introducción 034 y el híbrido proveniente del cruzamiento entre *C. moschata* var. *piramoita* x *C. moschata* introducción 034, durante tres generaciones. En la variedad *Piramoita* e introducción 034 no se observó depresión para los caracteres número de frutos por planta, peso promedio de fruto y producción por planta. En el híbrido se observó una disminución significativa para peso promedio de fruto y producción por planta pero no para el carácter número de frutos por planta.

En el género *Cucurbita* hay heterosis considerable y los híbridos están siendo usados en cultivos comerciales. Hay reportes que compañías de semillas japonesas han tenido éxito en la producción de semilla F1 del híbrido *C. maxima* x *C. moschata* (híbrido *tetsukabuto*)

En el Pimentón (*Capsicum annuum* L.), Singh & Singh (1976) verificaron el efecto negativo de la endogamia que causa depresión en la calidad de las semillas producidas; y autofecundaciones continuas durante 10 años en Calabaza (*Cucurbita* spp.) no produjeron efectos negativos acentuados, tan solo ocurrió una reducción del crecimiento vegetativo.

Por otro lado en especies perennes, Ho (1979), relata que la endogamia tiene resultados adversos en la producción y vigor de las árboles de caucho (*Hevea* spp.), ésta reduce el suceso de la polinización y aumenta la proporción de plantas raquíticas. Entre tanto, Paiva (1992) destaca que el grado de endogamia estimado en el árbol de caucho, en poblaciones naturales puede ser causado por la autofecundación o por el cruzamiento entre plantas emparentadas, y presentar alguna ventaja adaptativa de sobrevivencia de la especie en un ambiente tropical.

La formación de nuevas plantas comerciales de Anacardo (*Anacardium occidentale* L.), por medio del uso de semillas sexuales, es una práctica que ha sido usada en el Noreste del Brasil, lo cual ha acarreado desuniformidad en la producción y peso de las castañas, calidad, color y peso del pedúnculo.

Araujo et al (1993), compararon progenies autofecundadas y de polinización libre de clones de Anacardo enanos y precoces, CCP 76 y CCP 1001. Los resultados iniciales mostraron reducción de un 38% de producción en progenies autofecundadas de CCP 76 y 48% en el clon CCP1001; una reducción de 13% y 16% en las envergaduras de las progenies CCP 76 y

CCP1001, respectivamente y reducción de 10% y 12% en peso de las almendras de progenies autofecundadas de los clones CCP 76 y CCP 1001, respectivamente. Barros & Crisóstomo (1995) destacaron la pérdida de vigor en relación a la altura de la planta y otras características morfológicas de los clones CCP 76 y CCP 1001, variando, respectivamente, de 10,0% a 37,6% y de 1,6% a 48,0%.

Cravero et al (2002), evaluaron el efecto de una generación de endocría sobre los caracteres tanto vegetativos como productivos y determinaron la existencia de variabilidad genética entre las familias S1 en dos estructuras familiares diferentes en la especie alógama alcaucil (*Cynara scolymus* L.) cuyos cultivares no son aptos para ser propagados a través de semillas debido a su elevada heterocigosis. Utilizaron 2 conjuntos de familias S1 provenientes uno de ellos de cruzamientos dirigidos entre clones y el otro por cruzamientos al azar de los mismos clones. La generación S1 originada de plantas *half-sibs* no fue la más adecuada para la obtención de líneas ya que manifestaron una mayor depresión endogámica para la mayoría de los caracteres que las originadas de plantas *full-sibs*. Los principales caracteres de interés selectivo manifestaron depresión endogámica, la variabilidad existente entre conjuntos, entre familias S1 y entre plantas dentro de familias permitiría elegir plantas individuales con buenas características agronómicas adecuadas para continuar el proceso de endocría o para ser propagadas clonalmente.

Kawano et al., (1978), evaluó el efecto de la depresión endogámica en 12 accesiones de yuca (*Manihot esculenta* Crantz.) para los caracteres rendimiento de raíces frescas (RRF), peso planta (PP), índice de cosecha (IC), altura planta (AP). La media de rendimiento de las líneas autofecundadas fue cerca de la mitad de la media de rendimiento de los genotipos parentales. El grado de depresión endogámica vario

significativamente en diferentes genotipos. Estos resultados sugirieron que la depresión endogámica afecta primariamente el vigor de crecimiento el cual es reflejado más directamente en el total de peso planta y rendimiento de raíces y secundariamente en índice de cosecha y altura planta.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 LOCALIZACION

El presente trabajo fue generado en el Programa de Mejoramiento Genético de Yuca del Centro Internacional de Agricultura Tropical CIAT. Los datos corresponden a un ensayo realizado en el año 2005 en la Estación Experimental de CORPOICA Nataima (departamento del Tolima), con las siguientes características agro climáticas: ubicación 4°10´ N y 74°56´ W. Nataima, a 430 m.s.n.m, temperatura promedio de 27.8 °C , clima calido seco, bosque seco tropical y precipitación de 1249 mm/año. La textura del suelo es franco arenosa con un pH de 5.8 el contenido de materia seca es de 1.2% de P 51,0 ppm y de K 0.35 meq/100gr.

3.2 ORIGEN DE CLONES PARENTALES Y DE FAMILIAS S1

Para ilustrar el procedimiento seguido en la obtención del material experimental utilizado en el ensayo de referencia, se describe el esquema (Figura 1), para el caso particular de la población S₁ derivada del cruzamiento MCOL 1684 x Rayong 1. A partir del cruzamiento se generó una población segregante cuyos genotipos fueron clonados y evaluados, permitiendo la selección de un grupo de genotipos superiores. Evaluaciones posteriores permitieron identificar un clon élite que se identificó como MTAI8. Para los demás clones parentales (Tabla 1) el procedimiento fue similar.

Figura 1. Procedimiento seguido en la obtención de Clones Parentales y familias S₁ de yuca.

Cruzamiento de Genotipos

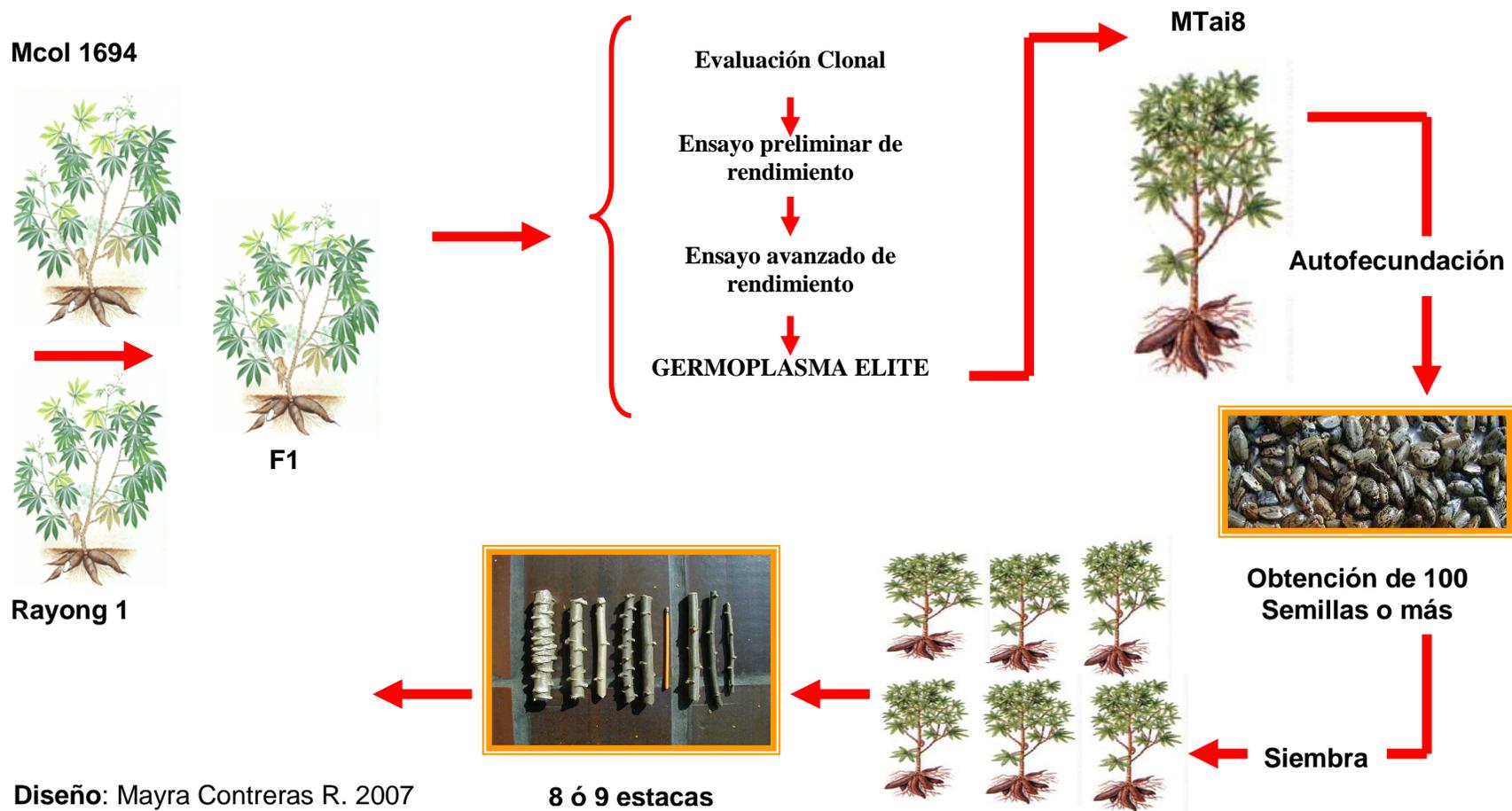


Tabla 1. Descripción de las familias S₁ de yuca evaluadas en campo

Clon Parental S₀	Genealogía	Grupo de Líneas S₁	Número de Plantas S₁
MTAI 8	(MCOL 1684 x Rayong 1)	AM 320	60
(SM 1219 -9)	(CG1450-4 x *)	AM 331	100
(SM 1460 -1)	(CG 1139-2 x*)	AM 334	100
(SM 1511 -5)	(CG 915-1 x *)	AM 335	100
(SM 1565 -15)	(MCOL 1505 x *)	AM 336	100
(SM 1665 -2)	(MCOL 1505 x *)	AM 337	100
(SM 1669 -5)	(SG 731 -4 x *)	AM 338	100
(SM 1669 -7)	(SG 731 -4 x *)	AM 339	100
			760

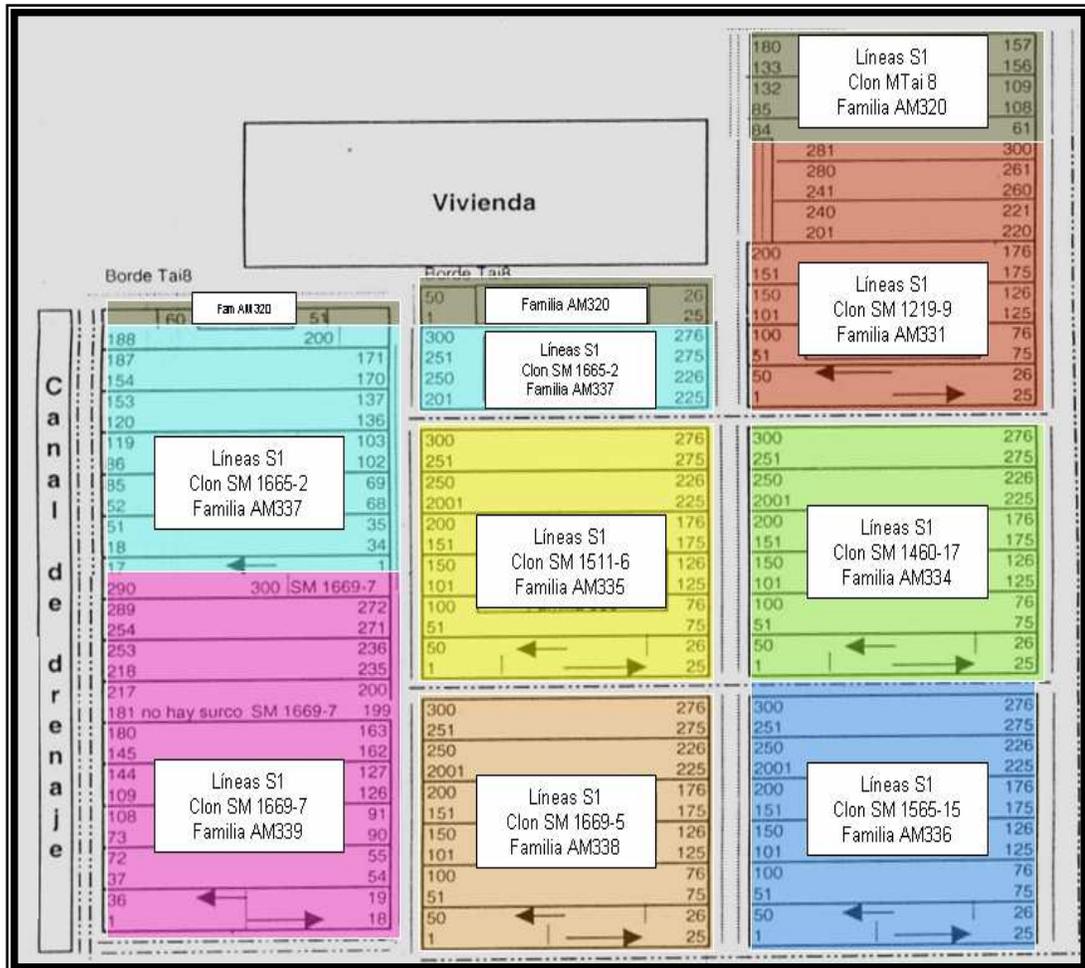
(*)Cada planta madre estuvo rodeada por un grupo de parentales previamente seleccionados por el Programa de Mejoramiento genético de Yuca (CIAT)

En el año 2004 se realizó la autofecundación de ocho clones elite de yuca. Se obtuvo en cada caso más de 100 semillas que fueron germinadas y trasplantadas al campo. De cada una de estas plantas a los nueve meses se obtuvieron por lo menos nueve estacas o cangres. Este material vegetal se constituyó en el material experimental para el ensayo realizado en 2005

3.3 DISEÑO EXPERIMENTAL

Cada grupo de líneas S₁ y su respectivo clon parental fueron evaluados en ensayos independientes utilizando un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones y tres plantas por repetición. Las plantas del clon parental fueron sembradas utilizando un tamaño de parcela similar al usado para las líneas y distribuidas en forma alternada cada 10 surcos junto a sus respectivas líneas. Las plantas se distribuyeron en surcos separados entre sí por 1.00 m y con una distancia de 1.00 m entre plantas dentro del surco (Figura 2).

Figura 2. Plano de campo que muestra la distribución de las poblaciones S₁ de yuca evaluadas en el año 2005.



Fuente: CIAT-Juan Carlos Pérez

En la figura 3 se ilustra de manera detallada la distribución de las líneas S₁ para el grupo AM334 en cada uno de los tres bloques. El bloque consta de 100 parcelas (unidades experimentales) y cada parcela corresponde a una línea S₁ del grupo asignada aleatoriamente.

Figura 3. Plano de Campo para la distribución de las líneas AM334

Bloque III	300	276
	251	275
	250	226
	2001	225
Bloque II	200	176
	151	175
	150	126
	101	125
Bloque I	100	76
	51	75
	50	26
	1	25

Líneas S1
 Clon SM 1460-17
 Familia AM334

Fuente: CIAT-Juan Carlos Pérez

3.4 CARACTERES EVALUADOS

- Rendimiento de raíces frescas (RRF en t/ha): Se refiere al potencial de rendimiento y se calcula como la relación **Número de plantas x (peso raíz / distancia de siembra)**.
- Rendimiento follaje fresco (RFF en t/ha): Relación **Número de plantas x (peso fresco parte aérea / distancia de siembra)**.
- Altura planta (AP en cm): Se mide desde la base del suelo hasta la punta del ápice de la hoja más alta.
- Índice de Cosecha (IC): Mide la proporción de la biomasa total producida por la planta que se acumula en las raíces. (**Peso raíces frescas / biomasa total**)
- Contenido de materia seca en las raíces (%MS): Se estimó usando la metodología de gravedad específica (Kawano et al., 1987). $\{[\text{Peso en el aire} / (\text{peso en el aire} - \text{peso en agua})] * 158.3\} - 142$

3.5 ANÁLISIS DE LA INFORMACION

3.5.1. Análisis interfamiliar

Con los promedios de cada entrada dentro de familias S_1 , se realizó el análisis de varianza combinado, con el fin de probar la hipótesis sobre igualdad de medias entre grupos S_1 . Se calculó la Diferencia Mínima Significativa DMS (5%) para la comparación específica entre promedios de familias S_1 . De igual manera para los 8 clones parentales S_0 , se realizó el ANDEVA y la respectiva DMS (5%)

3.5.2. Estimación de la depresión por endogamia

La depresión por endogamia para cada población S_1 se estimó como la desviación porcentual entre el promedio del clon parental (S_0) y el promedio de la respectiva familia, tal como se indica a continuación:

$$\%DE = [(S_0 - S_1)/S_0] \cdot 100$$

Donde:

$\%DE$ = depresión por endogamia

S_0 = es la media del clon parental

S_1 = es la media de la población S_1 obtenida por autofecundación del clon parental.

3.5.3. Distribución de los caracteres evaluados en las diferentes familias S_1

Para cada una de las variables cuantificadas y para cada población S_1 se hizo un estudio sobre la forma de la distribución de las observaciones hechas

en las entradas y la estimación de los respectivos parámetros poblacionales (media aritmética, desviación estándar, coeficiente de variación, sesgo).

Se elaboraron gráficos para comparar el comportamiento de las 8 poblaciones S_1 , en cada una de las variables medidas.

3.5.4. Análisis intrafamiliar

Considerando la información obtenida en cada familia S_1 , se realizó el Análisis de Varianza (ANOVA), con el fin de probar la hipótesis sobre igualdad de medias entre entradas/ S_1 . Se estimó la DMS (5%) como criterio para la comparación específica entre promedios de dos entradas

3.5.5 Índice de Selección (IS)

Para seleccionar las entradas S_1 de mejor desempeño dentro de cada familia, se calculó un índice de selección teniendo en cuenta las variables: rendimiento de raíces **RRF**, altura de planta **AP**, rendimiento de materia seca **MS** e índice de cosecha **IC**. Este índice es una modificación del modelo propuesto en yuca por Ceballos et al, 2004. El peso de cada variable para la construcción del IS, se indica en la siguiente expresión:

$$\mathbf{IS = (5*RRF) + (4*MS) + (1*IC) - (1*AP)}$$

4. RESULTADOS Y DISCUSION

4.1 EFECTOS DE DEPRESION ENDOGAMICA ENTRE FAMILIAS

La depresión endogámica varió en función del genotipo del clon parental, la naturaleza del carácter y el grado de complejidad genética del mismo. Se pudo observar de modo general que las medias de las poblaciones S_1 fueron inferiores a los parentales S_0 para la mayoría de los caracteres evaluados.

Cabe anotar que el grado de depresión por endogamia está asociado a dos factores: reducción de la heterocigocidad en loci que presentan dominancia génica (Falconer, 1989) y la exposición de alelos recesivos desfavorables presentes en condición heterocigota en el conjunto génico de la población (Stebbins, 1957, Vencovsky & Barriga, 1992). Mayores efectos depresivos se espera que ocurran en caracteres controlados por mayor número de genes dominantes, en poblaciones con elevada frecuencia de heterocigotos en loci con dominancia génica.

Los resultados del análisis de varianza combinado y el valor de la DMS revelaron diferencias altamente significativas ($P < 0.01$) y significativas ($P < 0.05$) entre familias para los diferentes caracteres evaluados tanto en S_0 (Anexo 1) como en S_1 (Anexo 2)

En la Tabla 2 se observa la marcada diferencia entre las medias de los materiales estudiados tanto en S_0 como en S_1 y DE%. Por ejemplo la familia AM320 presentó los menores promedios en S_0 y S_1 y la más alta DE para la

mayoría de los caracteres estudiados, lo que revela una considerable concentración de genes deletéreos recesivos.

La variación en el grado de depresión por endogamia de una familia a otra (diferencias altamente significativas en el %DE) está asociado con la constitución genética del clon parental, la mayor o menor cantidad de loci homocigotos recesivos indeseables (carga genética) que se acumulan después del proceso de autofecundación de sus respectivos parentales S_0 y depende de igual modo, del número de genes que controlan la expresión del rasgo (complejidad).

A manera de ejemplo la familia AM331 con el mayor rendimiento de raíces frescas por planta en S_0 (88.09 t/ha) también manifestó un acentuado efecto de depresión por endogamia para este carácter (76.50%) lo cual puede ser atribuible al alto grado de heterocigosis del clon parental; mientras que la familia AM337 con un rendimiento moderado de raíces frescas en S_0 (29.80 t/ha), presentó la menor depresión por endogamia (50%), posiblemente debido a una mayor concentración de loci en estado homocigoto en el parental S_0 .

De otro modo podría suponerse que existe una aptitud diferencial de los clones élite al proceso de autofecundación, mecanismo que contribuye a reducir de manera efectiva la carga genética. Si eventualmente las líneas S_2 que se deriven de las líneas S_1 de mejor desempeño, exhiben baja depresión endogámica; es decir, son también las de mayor rendimiento se estaría ante la perspectiva de obtener en un tiempo relativamente corto nuevas variedades de yuca con un alto nivel de estabilidad genética, validando de paso las bondades de la metodología propuesta por el Programa de Mejoramiento genético de Yuca del CIAT.

En S_0 las familias AM331 y AM339, registraron promedios de altura de planta de 246.15cm y 233.07cm respectivamente, valores significativamente superiores a las demás poblaciones. La familia AM320 presentó la menor altura con promedio de 203.04 cm. En la generación S_1 , las familias AM331 y AM336 con promedios de 229.22 y 195.39 respectivamente, exhibieron los menores efectos de endocría 6.88 y 5.38 % respectivamente, en contraste con la familia AM339 con una depresión por endogamia de 21.74% lo cual puede ser explicable por diferencias en el nivel de heterocigosis en los loci que controlan este carácter (Tabla 2)

Valores bajos de depresión por endogamia para altura planta fueron obtenidos por Kawano et al (1978), en doce variedades de yuca concluyendo que las diferencias en el efecto de depresión por endogamia entre caracteres puede ser atribuible al nivel de complejidad del genoma de cada población.

Para rendimiento de raíces frescas (RRF), en S_0 las familias AM331 y AM335 arrojaron los más altos promedios con 88.09 y 44.96 t/ha, respectivamente, en contraste con la familia AM336 que presento un promedio inferior de 9.09 t/ha. En S_1 , la familia AM331 presento el mayor promedio de RRF con 20.70 t/ha lo que equivale a un %DE de 76.50%. La familia AM320 presento el mas alto valor de %DE con 83.73% (Tabla 2).

En S_0 el rendimiento de follaje fresco (RFF), en las familias AM331 y AM338 fue el más alto con promedios de 26.48 y 27.30 t/ha, respectivamente, en contraste con las familias AM336 y AM337 con promedios de 16.49 y 16.18 t/ha respectivamente. En S_1 , la familia AM337 presentó el más alto promedio de RFF con 14.10 t/ha lo que equivale a un %DE de 12.81%. La familia AM320 presento el mas alto valor de %DE con 70.43% (Tabla 2).

Tabla 2. Valores medios en clones parentales (S0), poblaciones S1 y %DE para los diferentes caracteres evaluados en yuca.

Población	AP (cm)			RRF (t/ha)			RFF (t/ha)		
	S0	S1	%DE	S0	S1	%DE	S0	S1	%DE
AM 320	203.04 e	172.34 e	15.12 b	40.61 bc	6.92 de	83.73 a	23.42 a	6.60 e	70.43 a
AM331	246.15 a	229.22 a	6.88 cd	88.09 a	20.70 a	76.50 ab	26.48 a	13.48 ab	49.06 c
AM334	222.97 bc	221.59 b	0.62 e	34.94 bc	12.20 bc	65.08 c	18.63 b	9.77 cd	47.53 c
AM 335	216.80 cd	194.65 c	10.22 c	44.96 b	12.08 bc	73.11 b	17.96 b	7.86 de	56.21 bc
AM 336	206.50 de	195.39 c	5.38 d	9.09 d	4.21 e	53.58 d	16.49 b	11.74 bc	28.79 d
AM 337	157.33 f	165.51 e	-5.20 f	29.80 c	14.90 b	50.00 d	16.18 b	14.10 a	12.81 e
AM 338	207.79 de	192.11 c	7.55 cd	44.56 b	11.28 c	74.67 b	27.30 a	10.19 c	62.65 ab
AM 339	233.07 b	182.39 d	21.74 a	35.60 bc	7.90 d	77.80 ab	17.92 b	7.41 e	58.62 b
Media	213.11	194.15	7.40	42.76	11.27	68.52	20.72	10.14	46.69
DMS_{5%}	10.22	7.24	3.50	11.25	2.73	7.08	4.16	1.96	9.09

Población	IC			%MS		
	S0	S1	%DE	S0	S1	%DE
AM 320	0.61 de	0.38 e	38.17 a	30.00 b	23.90 f	20.34 a
AM331	0.76 a	0.58 a	23.84 bc	29.74 b	27.67 d	6.93 b
AM334	0.64 cd	0.54 bc	16.29 c	26.11 c	25.71 e	1.50 c
AM 335	0.71 b	0.57 ab	20.10 bc	35.31 a	32.75 a	7.22 b
AM 336	0.32 f	0.27 f	17.89 bc	30.74 b	30.00 c	2.39 c
AM 337	0.64 cd	0.50 d	23.48 bc	31.32 b	31.15 b	0.55 c
AM 338	0.59 e	0.49 d	17.36 bc	31.32 b	30.31 bc	3.20 c
AM 339	0.66 c	0.50 d	24.61 b	35.98 a	33.28 a	7.48 b
Media	0.62	0.48	21.93	31.21	29.34	5.57
DMS_{5%}	0.44	0.037	6.69	1.80	1.08	3.52

Promedios con la misma letra no presentan diferencias estadísticamente significativas al 5% del nivel de significancia

El mayor Índice de cosecha (IC), en S_0 se presentó en las familias AM331 y AM335 con 0.76 y 0.71. La familia que obtuvo el menor IC fue la AM336 con 0.32. El %DE para el IC fue en promedio de 22%, considerando todas las poblaciones. En S_1 , las familias AM331 y AM335 mantuvieron los valores más altos de IC con 0.58 y 0.57. El mayor %DE se presentó en la familia AM320 con un valor de 38.17% (Tabla 2)

Para materia seca (%MS), las familias AM335 y AM339 en S_0 arrojaron los mayores promedios (35.31% y 35.98%, respectivamente). La familia AM334 obtuvo el menor valor con 26.11%. En promedio el %MS disminuyó en un 5.62%. En S_1 , la familia AM339 presentó el mayor valor con 33.28%. La familia AM320 presentó el %DE más acentuado con 20.34% (Tabla 2)

En promedio la depresión endogámica (DE) considerando todas las familias, tuvo su mayor expresión en RRF con 68.52%, lo cual significó una reducción en promedio de 29 t/ha. El RRF con 46.69% de DE para una disminución de 10.44 t/ha. Caracteres de menor complejidad genética como AP y MS presentaron niveles bajos de depresión endogámica (7.40 y 5.57 % respectivamente). El IC arrojó un valor moderado de DE con 21.93%.

La intensidad del efecto depresivo varía de una población a otra, dependiendo del origen del clon parental S_0 , del grado de heterocigosis inicial de cada S_0 y del porcentaje de loci que alcanzan la homocigosis después de una generación de autofecundación). Aunque se distinguen tres grupos de parentales de diferente desempeño por RRF: Alto rendimiento: AM331 con 88 t/ha que contrasta con AM336 (rendimiento bajo) con 9 t/ha y los restantes con rendimientos entre 30 y 45 t/ha (Rendimiento intermedio), no se detectó una correlación significativa entre RRF en S_0 y %DE ($r = 0.57$ ns), lo cual indica que el rendimiento de las progenies obtenidas por autofecundación, no es proporcional al

rendimiento de la población original. De igual modo la AP y el RRF de los parentales So no están asociadas significativamente con el %DE. ($r = 0.56$ y 0.59). Para las variables IC y MS esta correlación es apenas significativa ($r = 0.64$ y 0.72 respectivamente).

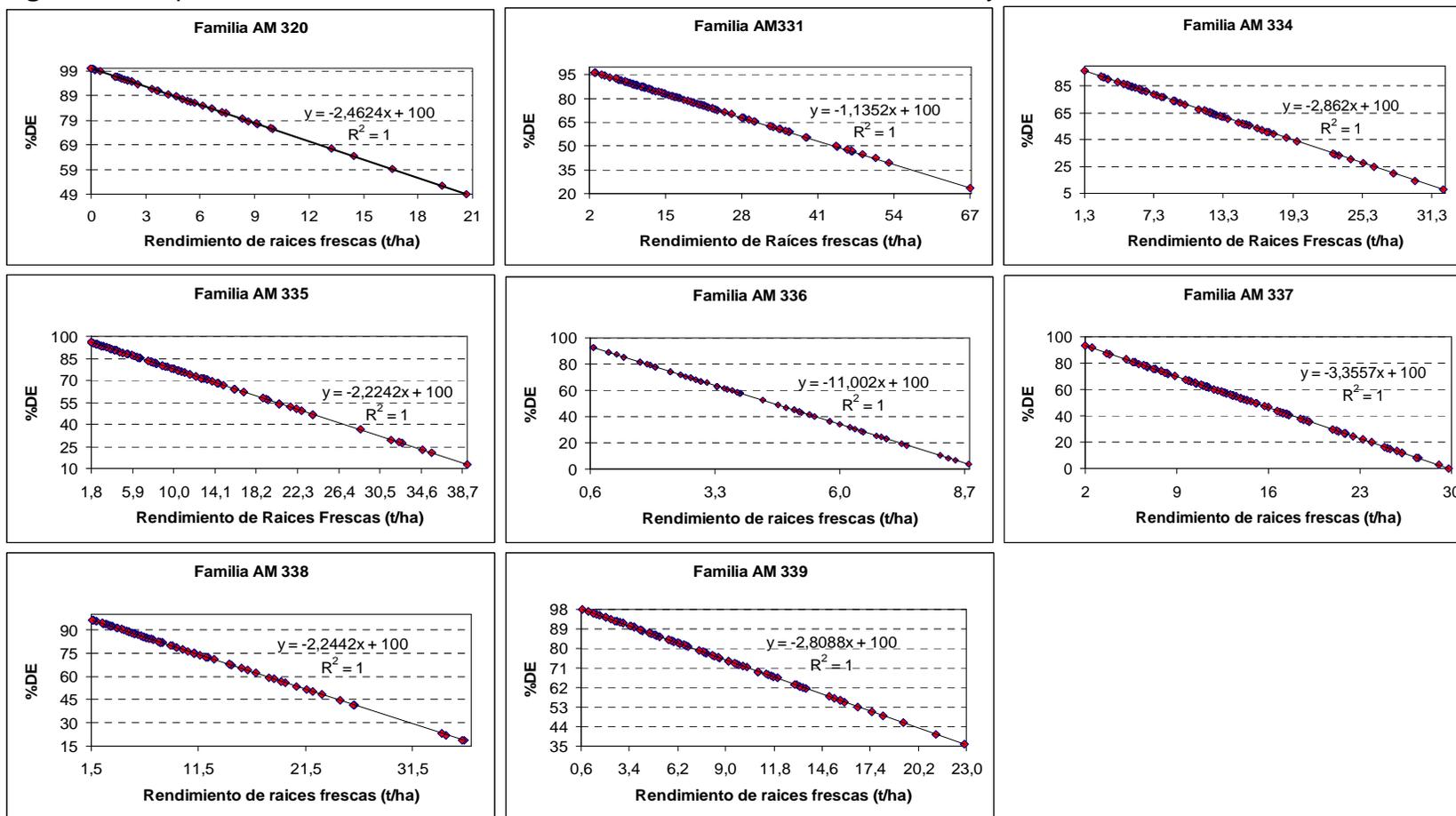
En la Figura 4 se puede observar como la depresión por endogamia intrafamiliar es una función lineal del RRF promedio de cada entrada. La tasa de reducción para la familia AM331 fue de 1.13 % por cada t/ha de incremento en RRF (para $RRF < 60$ t/ha) en contraste con AM336 con 11.00 para $RRF < 9$ t/ha. Entradas con alto RRF presentan efectos menos acentuados en la tasa de reducción del % DE. (Tabla 3)

Tabla 3. Tasas de reducción en el porcentaje de depresión endogámica para la variable RRF en yuca

FAMILIA	TDE intrafamiliar para RRF (%DE/t)	Máximo valor de RRF (t/ha)
AM320	-2.46	21
AM 331	-1.13	68
AM 334	-2.86	33
AM 335	-2.22	39
AM 336	-11.00	9
AM 337	-3.35	30
AM 338	-3.19	37
AM 339	-2.80	17

TDE: tasa de reducción del porcentaje de depresión endogámica por cada tonelada de incremento de raíces frescas

Figura 4. Comparación de las tasas de reducción del %DE intrafamiliar en RRF en yuca



4.2 DISTRIBUCIÓN DE LAS POBLACIONES

La endogamia produce la disminución de la mayoría de los caracteres de tipo cuantitativo debido a un incremento en la frecuencia de loci deletéreos recesivos y al sesgo introducido como resultado de la acción génica epistática (Cravero et al, 2002). Este fenómeno se manifestó de forma diferencial en cada uno de los caracteres estudiados (Tabla 4). Las tendencias mostradas por las distintas familias S_1 , para la mayoría de los caracteres, sugieren que la variación en el grado de depresión endogámica estuvo ligado fundamentalmente a la constitución genética del clon parental.

Cabe recordar que el parental de cada familia S_1 es un clon élite seleccionado de una familia de hermanos completos (caso AM320) o de una familia de hermanos medios maternos (familias S_1 restantes), de tal manera que se desconoce el nivel de heterocigosis del clon S_0 que fue sometido a autofecundación. Esta es la razón por la cual un porcentaje alto de las entradas de una familia S_1 como en el caso de la AM337, pueden llegar a ser superiores a su parental, en caracteres vegetativos como AP (62%), RFF(34%) y en caracteres productivos como MS(46%). Caso contrario ocurre con la familia AM339, donde muy pocas entradas superaron el comportamiento vegetativo y productivo del clon parental (0% en AP, 1% en RFF, 5% en IC, 8% en MS y 0% en RRF) (Tabla 4).

En general la depresión por endogamia para el rendimiento de raíces frescas RRF fue acentuada en todas las familias S_1 con 94-100% de las entradas exhibiendo rendimientos inferiores al promedio de su respectivo clon S_0 . Esto lleva a suponer que la selección de los clones parentales S_0 estuvo dirigida hacia plantas altamente vigorosas para RRF (con un nivel de heterosis pronunciado para este carácter).

Otro aspecto que se desprende de la información consignada en la Tabla 4 es que el %DE para RRF de una entrada S_1 depende fundamentalmente del nivel del heterocigosis del clon parental y del porcentaje de loci que por autofecundación alcanzan el estado homocigoto.

Si el porcentaje de loci homocigotos para genes que reducen el RRF en una entrada cualquiera es considerablemente alto con relación al total de genes que controlan la expresión del carácter, el %DE puede estar cercano al 100%, si por el contrario, este porcentaje de loci es bajo con relación a los que permanecen en estado heterocigoto y los que adquieren la condición de homocigosis para genes favorables a la expresión del RRF, la entrada puede presentar una reducción moderada a baja en el RRF. Esto explica el hecho de que el rango para %DE pueda fluctuar entre 0.0 y 100%. Por ejemplo entre 49 -100% para AM320 y entre 0.074 – 93% para AM337.

Cuando se compara la forma de la distribución de las poblaciones S_1 para la variable RRF (Figura 5), se observa que estas distribuciones son fundamentalmente asimétricas (hacia la izquierda) con valores de sesgo mayores que cero, en contraste con la forma de la distribución para el %DE de RRF con asimetría a la derecha y sesgo negativo (Figura 6).

El comportamiento observado para el RRF difiere notablemente de lo que ocurre con la variable MS donde las distribuciones (para MS y %DE de MS) son o relativamente normales o sesgadas a la derecha y solo en dos casos ligeramente sesgada a la izquierda (MS en AM335 y AM336) (Figura 7 y 8)

Tabla 4. Distribución de los individuos que conforman las diferentes familias estudiadas en yuca.

Población	AP (cm)				RRF (t/ha)				RRF (t/ha)			
	Promedio S0	Rango % DE	% Entradas superiores a S0	% Entradas inferiores a S0	Promedio S0	Rango % DE	% Entradas superiores a S0	% Entradas inferiores a S0	Promedio S0	Rango % DE	% Entradas superiores a S0	% Entradas inferiores a S0
AM 320	203,04	0.68-50	14	86	40,61	49-100	2	98	23,42	11-97	2	98
AM 331	246,15	1-30	29	71	88,09	24-97	0	100	26,48	0.13-90	6	94
AM 334	222,97	1-28	51	49	34,94	8-96	2	98	18,63	1-89	8	92
AM 335	216,81	0.83-31	13	87	44,96	13-96	2	98	17,96	2-93	3	97
AM 336	206,5	0.72-32	33	67	9,09	3-93	6	94	16,49	1-96	23	77
AM 337	157,33	0.42-28	62	38	29,8	0.074-93	3	97	16,18	1-81	34	66
AM 338	207,79	0.53-37	24	76	44,56	18-97	2	98	27,3	1-95	2	98
AM 339	233,08	1-51	0	100	35,6	35-98	0	100	17,92	10-95	1	99

Población	IC				% MS			
	Promedio S0	Rango % DE	% Entradas superiores a S0	% Entradas inferiores a S0	Promedio S0	Rango % DE	% Entradas superiores a S0	% Entradas inferiores a S0
AM 320	0,61	0.57-100	12	88	30	0.47-100	8	92
AM 331	0,76	2-54	0	100	29,74	0.027-31	17	83
AM 334	0,64	0.36-47	14	86	26,11	0.21-52	44	56
AM 335	0,71	0.36-68	10	90	35,31	0.21-26	14	86
AM 336	0,32	3-80	27	73	30,74	0.12-27	28	72
AM 337	0,64	0.28-56	3	97	31,32	0.46-27	46	54
AM 338	0,59	1-75	18	82	31,32	0.18-15	24	76
AM 339	0,66	0.12-95	5	95	35,98	1.36-24	8	92

Figura 5. Comportamiento de la variable Rendimiento de raíces frescas (RRF) en poblaciones S1 de yuca.

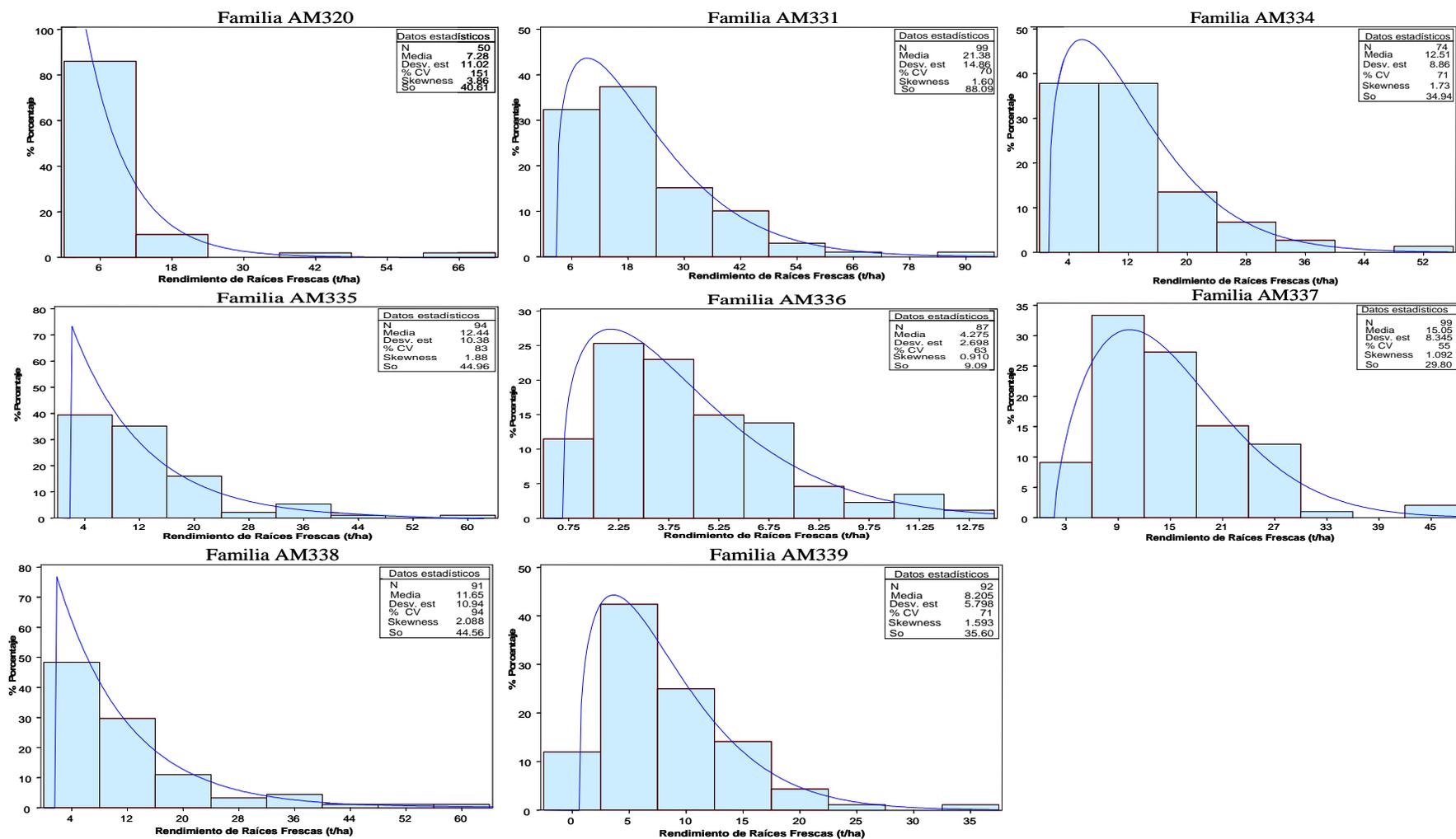


Figura 6. Comportamiento de la variable %DE para Rendimiento de raíces frescas (RRF) en poblaciones S1de yuca.

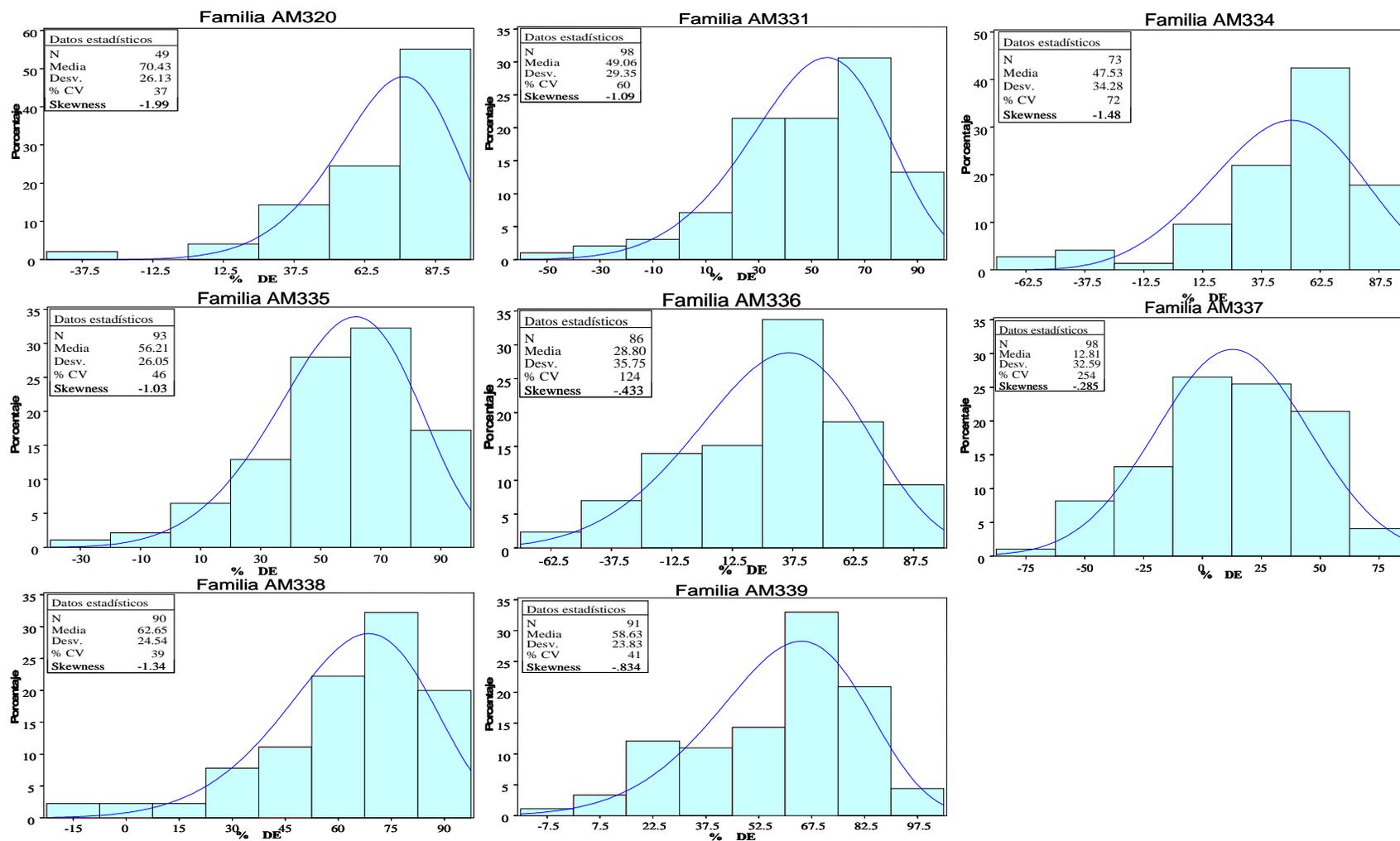


Figura 7. Comportamiento de la variable Porcentaje de materia seca (% MS) en las poblaciones S1 de yuca

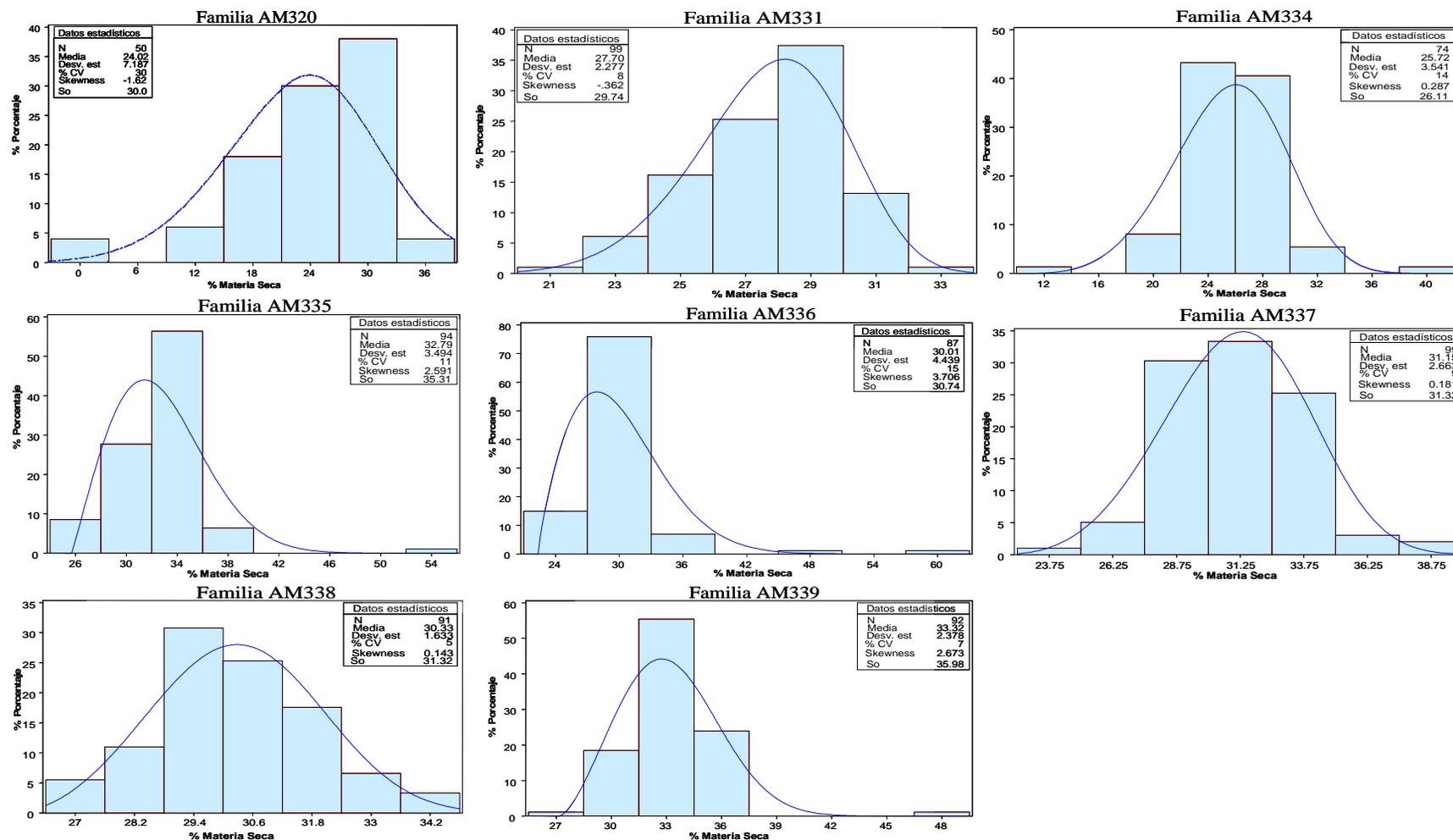
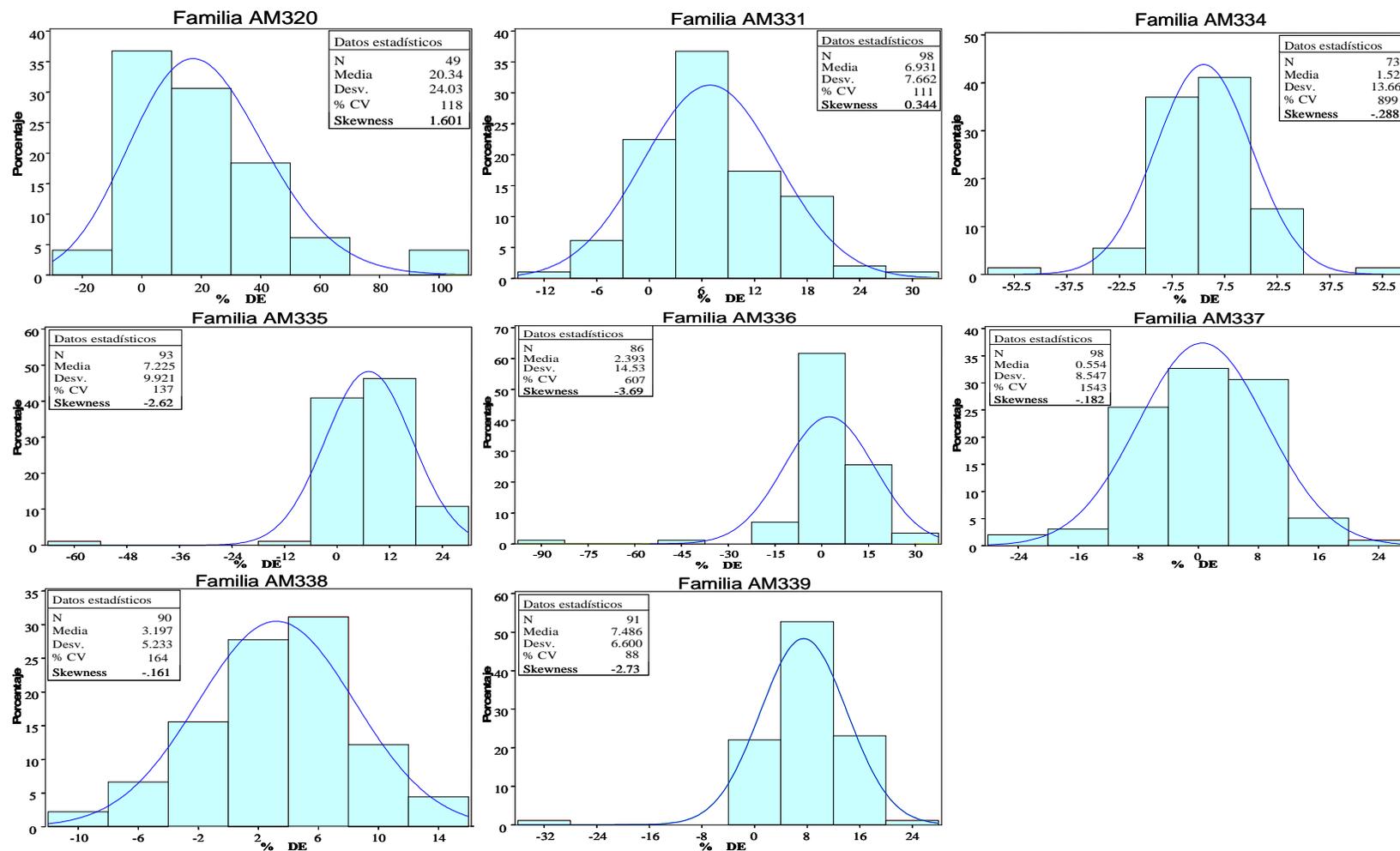


Figura 8. Comportamiento de la variable %DE para el Porcentaje de materia seca (% MS) en las poblaciones S1 de yuca



La asimetría observada en las graficas de RRF es explicable por el alto porcentaje de entradas S_1 que sufrieron depresión por endogamia con respecto al clon parental, es decir a la acumulación de un alto porcentaje de loci en condición homocigota para genes que reducen el RRF.

Dicho de otro modo si la condición heterótica del parental es producto de interacciones intra (dominancia y sobredominancia) e interalélicas fundamentalmente del tipo dominante x dominante (epistasia), es de esperarse que un porcentaje cercano al 100% de las progenies obtenidas por autofecundación sean inferiores al clon parental con niveles de DE también cercanos al 100%.

Las entradas con promedios de RRF cercanos al promedio del clon parental se presume presentan una constitución genética relativamente similar al parental o en su defecto tienen una mayor acumulación de genes favorables en estado homocigoto para RRF pero han perdido los efectos favorables de las interacciones intra e interalélicas.

Una posible explicación de ello es que al aumentar la frecuencia de alelos favorables el numero de loci segregantes con desviaciones de dominancia en el rango de dominancia completa a sobredominancia sea menor que los loci segregantes restantes. Falconer, 1989, explica en términos generales como la variación dentro de las líneas se incrementa durante los primeros estados de endogamia a través de la relación entre la frecuencia génica y la varianza de genes dominantes, además atribuye este incremento a la baja frecuencia de genes recesivos

Recientemente, Pérez et al., (2005 a,b), encontró que una gran proporción de la variabilidad genética se encontraba dentro de la varianza de familias (Hallauer y Miranda 1988). En este estudio el carácter rendimiento de raíces

frescas mostró una significativa condición para efectos epistáticos. También se encontraron discrepancias genéticas dentro de familia para los caracteres Índice de cosecha, contenido de materia seca y tipo de planta, las cuales eran más grandes que la variación entre familia, pero la diferencia no era tan grande en cuanto a producción de follaje y raíces. Esto es, en contraste a estudios realizados en ambientes sub-húmedos (CIAT, 2003) donde la epistasia fue significativa para todos los ensayos analizados. Estos trabajos confirman la existencia de efectos no aditivos para los caracteres RRF y RFF lo que en buena medida podría explicar el sesgo de las distribuciones.

En contraste con el RRF, el patrón de distribución predominante para los caracteres AP, IC, RFF y MS es aproximadamente normal (normal o log normal) (Anexos 7-9). Esto es razonable si se tiene en cuenta que la presión de selección sobre los clones elite estuvo centrada fundamentalmente en el RRF y en menor grado en los demás caracteres vegetativos y reproductivos, de allí que se presente un mayor porcentaje de entradas S_1 superiores al clon parental S_0 para estos caracteres y que la depresión por endogamia tenga un rango inferior al de RRF.

La pronunciada variabilidad genética intrapoblacional medida a través de la varianza genética y el CV genético (Tabla 5) para los caracteres RRF y RFF abre la posibilidad de seleccionar entradas S_1 contrastantes dentro de cada población para ser cruzadas entre si, en procura de producir nuevos clones con altos valores de heterosis o para promover cruzamientos entre líneas contrastantes provenientes de diferentes familias para aumentar la base genética aprovechable en futuros programas de mejoramiento genético.

Los caracteres AP y MS presentan CV genético muy bajos (menores del 10%) en todas las familias evaluadas, lo cual hace suponer que el proceso

de selección de líneas S_1 para estos caracteres resultaría ineficiente, dada la poca variabilidad de tipo genético.

Con excepción de la familia AM320, la variable IC presenta CV moderados a bajo (menores del 27%), lo cual es razonable si se tiene en cuenta que este carácter se deriva del RRF con alta variabilidad genética y MS con baja variabilidad genética.

4.3 Análisis intrafamiliar

De las líneas inicialmente sembradas para cada familia, se descartaron aquellas con información incompleta para todas o algunas de las variables evaluadas, debido a que las plantas (repeticiones) de dichas líneas o murieron o presentaron un desarrollo de raíces incipiente, posiblemente como resultado de la acumulación de genes letales o deletéreos.

Con base en los resultados del ANDEVA para cada familia (Tabla 5), se pueden establecer los siguientes comentarios generales:

- Los coeficientes de variación ambiental considerablemente altos para RRF y RFF (en la mayoría de los casos por encima del 39%) pueden ser el resultado de variación sistemática en el nivel de fertilidad del lote experimental no controlada por el diseño experimental utilizado, y no a variación genética entre plantas de la misma línea, puesto que ellas fueron obtenidas por propagación vegetativa de la misma planta madre.

Tabla 5. Parámetros genético- estadísticos obtenidos del ANDEVA para los caracteres evaluados en yuca

Familia	Variables	AP	RRF	RFF	IC	MS
AM320	CM de Entradas	1682,69*	273,11**	91,75**	0,079**	100,45NS
	Varianza genética	339,46	71,32	20,53	0,02	3,82
	Varianza ambiental	664,31	59,14	30,15	0,031	88,99
	CV genético	10,66	112,91	57,80	34,19	8,10
	CV ambiental	14,9	102,7	70,02	46,69	39,07
AM 331	CM de Entradas	2055,72**	460,94*	158,37**	0,023*	11,68NS
	Varianza genética	344,98	63,40	30,96	0,004	1,54
	Varianza ambiental	1020,77	270,73	65,49	0,012	7,05
	CV genético	8,05	36,36	38,94	10,62	4,47
	CV ambiental	13,84	75,13	56,6	19,53	9,54
AM 334	CM de Entradas	993,59NS	178,30*	96,96**	0,021*	29,57NS
	Varianza genética	57,43	29,89	19,25	0,0033	0.0(+)
	Varianza ambiental	821,31	88,64	39,2	0,011	74,74
	CV genético	3,43	41,80	41,24	11,10	0,00
	CV ambiental	12,95	71,97	58,81	20,78	33,34
AM 335	CM de Entradas	1143,48**	225,22**	53,92**	0,037**	33,68NS
	Varianza genética	208,33	57,38	12,52	0,01	0,06
	Varianza ambiental	518,95	53,07	16,35	0,014	33,49
	CV genético	7,37	58,36	42,28	15,36	0,77
	Cv ambiental	11,63	56,1	48,28	21,17	17,61
AM 336	CM de Entradas	1538,14**	14,78NS	78,04**	0,029*	53,08NS
	Varianza genética	287,30	0,99	15,77	0,005	0,00
	Varianza ambiental	676,25	11,81	30,73	0,015	92,4
	CV genético	8,55	22,16	31,02	26,27	0,00
	Cv ambiental	13,11	76,44	43,29	47,6	31,81
AM 337	CM de Entradas	1565,53*	189,63**	96,23**	0,023**	28,51*
	Varianza genética	242,14	37,30	18,89	0,01	4,48
	Varianza ambiental	839,11	77,73	39,55	0,0079	15,06
	CV genético	9,46	40,10	30,70	14,48	6,80
	Cv ambiental	17,6	57,88	44,41	18,05	12,46
AM 338	CM de Entradas	1020,66**	291,25**	116,45**	0,031**	6,45NS
	Varianza genética	227,70	77,93	32,56	0,01	0,19
	Varianza ambiental	337,56	57,47	18,76	0,0088	5,88
	CV genético	7,84	72,18	52,55	17,56	1,44
	Cv ambiental	9,55	61,94	39,86	19,02	8
AM 339	CM de Entradas	714,24NS	53,51NS	39,79NS	0,026**	9,28*
	Varianza genética	51,37	2,40	4,88	0,01	1,21
	Varianza ambiental	560,12	46,32	25,16	0,011	5,64
	CV genético	3,92	18,67	28,57	14,14	3,33
	Cv ambiental	12,95	82,05	64,86	21,78	7,17

**P≤0.01; *P≤0.05; NS P>0.05

(+). Valores negativos se asumieron como cero **P<0.01; *P<0.05; NS (P≥0.05)

- Con base en el Índice de Selección IS, se descartaron aquellas líneas que presentaban un índice de selección inferior a 1.00. Las entradas con IS mayor o igual a uno son recomendables para ser incorporadas en futuros programas de mejoramiento genético, por su destacado desempeño en rendimiento de raíces, follaje y materia seca y deseable arquitectura de planta (Tabla 6).
- En algunos casos se encontraron líneas S₁ superiores al padre So, las que bien pudiesen convertirse en nuevos clones élites o ser utilizadas como parentales para la conformación de nuevas combinaciones híbridas.

Tabla 6. Líneas S₁ con Índice de Selección superior a 1.00

Familias	Individuos (valor IS)
AM 320	P (1.77) ; 51 (2.99)
AM 331	4 (1.14); 2 (1.15); 37 (1.73); P (2.21)
AM 334	74 (1.17); 94 (1.35); P (1.41) ; 61 (2.62)
AM 335	100 (1.00); 59 (1.03); 47 (1.13); 36 (1.19); 69 (1.24); 55 (1.55); 87 (1.67); 7 (1.67); 49 (1.79); P (2.00) ; 39 (2.63)
AM 336	41 (1.01); P (1.03) ; 67 (1.07); 43 (1.10); 80 (1.22); 66 (1.53); 42 (1.69); 40 (2.60)
AM 337	5 (1.02); P (1.03) ; 15 (1.06); 78 (1.16); 23 (1.20); 46 (1.23); 14 (2.12); 67 (2.14)
AM 338	71 (1.01); 98 (1.10); 32 (1.17); 84 (1.55); P (3.09)
AM 339	75 (1.02); 47 (1.45); 53 (1.52); P (1.71) ; 83 (1.99); 33 (2.08)

*P. Identifica al clon parental

5. CONCLUSIONES

1. En promedio la depresión endogámica (DE) considerando todas las familias, tuvo su mayor expresión en RRF con 68.52%, lo cual significó una reducción en promedio de 29 t/ha. El RRF con 46.69% de DE para una disminución de 10.44 t/ha. Caracteres de menor complejidad genética como AP y MS presentaron niveles bajos de depresión endogámica (7.40 y 5.57 % respectivamente). El IC arrojó un valor moderado de DE con 21.93%.
2. Para RRF la depresión por endogamia intrafamiliar es una función lineal del promedio de cada entrada. La tasa de reducción para la familia AM331 fue de 1.13 % por cada t/ha de incremento en RRF (para RRF < 60 t/ha) en contraste con AM336 con 11.00 para RRF < 9 t/ha. Entradas con alto RRF presentan efectos menos acentuados en la tasa de reducción del % DE.
3. En general la depresión por endogamia para el Rendimiento de raíces frescas RRF fue acentuada en todas las familias S_1 con 94-100% de las entradas exhibiendo rendimientos inferiores al promedio de su respectivo clon S_0 . Esto lleva a suponer que la selección de los clones parentales S_0 estuvo dirigida hacia plantas altamente vigorosas para RRF (con un nivel de heterosis pronunciado para este carácter).
4. La asimetría observada en la distribución del RRF en S_1 es explicable por el alto porcentaje de entradas que sufrieron depresión por endogamia con respecto al clon parental, es decir a la acumulación de

un alto porcentaje de loci en condición homocigota para genes que reducen el RRF.

5. La pronunciada variabilidad genética intrapoblacional medida a través de la varianza genética y el CV genético para los caracteres RRF y RFF abre la posibilidad de seleccionar entradas S_1 contrastantes dentro de cada población para ser cruzadas entre si, en procura de producir nuevos clones con altos valores de heterosis o para promover cruzamientos entre líneas contrastantes provenientes de diferentes familias para aumentar la base genética aprovechable en futuros programas de mejoramiento genético.
6. Los coeficientes de variación ambiental considerablemente altos para RRF y RFF (en la mayoría de los casos por encima del 39%) pueden ser el resultado de variación sistemática en el nivel de fertilidad del lote experimental no controlada por el diseño experimental utilizado.
7. En algunos casos se encontraron líneas S_1 superiores al padre S_0 , las que bien pudiesen convertirse en nuevos clones élites o ser utilizadas como parentales para la conformación de nuevas combinaciones híbridas

6. BIBLIOGRAFIA

Abraham, A. 1970. Breeding work on tapioca (cassava) and a few other tropical tuber crops. 2nd Int. Symp. Trop. Root Crops. Hawaii. Proc. pp. 76-78

Allard, R.W. 1960. Principles of plant breeding. New York: John Willey and Sons. 485 p.

Arraudeau, U. M. 1962. Consideration sur des méthodes d'obtention de nouveaux clones de manioc. Tananarive, Institut de Reserches Agronomiques de Madagascar, Station Agronomique du Lac Alaotra,. 22 p.

Araujo, J. P. P.; Crisostomo, J. R.; Pinheiro, F. F. M.; Barros, L. M.; Cavalcanti, J. J. V. 1993. Efeito da depressão por endogamia no cajueiro anão precoce (*A. occidentale*). In: ENCONTRO DE GENETICA DO NORDESTE, 9., 1993, Teresina, Anais....Teresina: Sociedade Brasileira de Genética, p.99

Barros, L. M.; Crisostomo, J.R. 1995. Melhoramento genetico do cajueiro. In: ARAUJO, J.P.P., SILVA, V.V. Cajucultura: modernas tecnicas de producto. Fortaleza: EMBRAPA- CNPAT, p.73-93

Bruce, A. B. 1910. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. Science 32: 627-628

Buitrago A., J.A. 1990. La yuca en la alimentación animal. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 446 p.

Ceballos, H; and Ospina, B. 2002. La Yuca en el Tercer Milenio: Sistemas Modernos de Producción Procesamiento, Utilización y Comercialización. Centro Internacional de agricultura tropical (CIAT). Publicación N. 327. Apartado aéreo 6718. Cali Colombia.

Ceballos, H; Iglesias C.A; Pérez, J.C; and. Dixon, A.G.O. 2004. Cassava breeding: Opportunities and challenges. *Plant Molecular Biology* 56(4): 503-516.

CIAT. 2003. Annual report from IP3 project: Improved cassava for the developing World. CIAT, Cali, Colombia.

Cravero, V.P.; López Anido, F.S.; Cointry, E.L. 2002. Efecto de una generación de endocría sobre caracteres vegetativos y productivos en dos estructuras familiares de alcaucil. *Horticultura Brasileira*, Brasília, v. 20, n. 3, p. 459-464.

Darwin, C. 1877. Des effets de la fécondation croisée et de la fécondation directe la fégne végétal. Paris : C. Rein Wald,. 496.

Davenporta, C. B. 1908. Degeneration albinism and inbreeding. *Science* 28: 454-455.

East, E. M. 1908. Inbreeding in corn. *Rep. Connecticut Agric. Exp. Sta. for 1907*, 419-428

Falconer, D. S. 1989. Introduction to quantitative genetics. New York. Roland Press,. 438

FAO/FAOSTAT Agricultura. 2005 Superficie, Producción y Rendimiento de yuca en Venezuela. <http://www.fao.org>

Fehr, W. R. 1987. Genetic contribution to yield gains of five major crop plants. Crop Science Society of America, Madison, WI, USA, 101 p.

García P; Vicente S. V; Bejarano A; Quijada P. 2004. Depresión por endocria en poblaciones tropicales de maíz antes y después de la selección recurrente de familias de hermanos completos. Bioagro 16(1): 17-25.

Gardner, C; O. 1965. Teoría de genética estadística aplicable a las medias de las variedades, sus cruces y poblaciones afines. Fitotecnia Latinoamericana, v.2, p. 11- 22

Geraldi, I.O; Vencovsky,R. 1980. Congresso Nacional de Milho e Sorgo: Resumos, p 45,1980.

Gil, V. Y F. A. Vallejo. 1990. Efecto de la endocria sobre la producción y algunos caracteres agronómicos de importancia en el zapallo, *Cucurbita moschata*. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias. Palmira. Tesis Ingeniero agrónomo. P 112.

Giraldo, J. Y Vallejo, F. A. 1989. Modificación del habito de crecimiento rastrero del zapallo, *Cucurbita sp*, mediante la transferencia del gen Bu (habito arbustivo). Acta Agronómica (Colombia 38/ 3-4)

Good, R.L; Hallauer, A.R. Inbreeding depression in maize by selfing and full - sibbing. Crop Science 17: 935-940.

Hallauer, A.R. Miranda Filho, J. B. 1988. Quantitative Genetics in maize breeding. Ames: Iowa State University Press, 468.

Hallauer, A.R; Sears, J.H. 1973. Changes in quantitative traits associated with inbreeding in a synthetic variety of maize. Crop Science. 13: 327-330.

Hahn, S. K; Howland, A.K. Y Terry E. R. 1974. Cassava breeding at I.I.T.A. Ibadan, International Institute Tropical Agriculture, 47 p.

Ho, C. Y. 1979. Contributions to improve the effectiveness of breeding, selection and planting recommendations of *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. Ghent. Belgium: faculteit van de Landbouwwetenschappen- Rijksuniversiteit Gent,. 341 p. tese de Doutorado.

Jaramillo, G., Morante, N., Pérez, J.C., Calle, F., Ceballos, H., Arias, B and Bellotti, A.C. (2005). Diallel analysis in cassava adapted to the midaltitude valleys environment. Crop Sci. 45:1058–1063.

Jones, D.F. 1939. Continued inbreeding in maize. Genetics, Bethesda, v, 24, p 462-473

Kawano K., Narintaraporn K, Narintaraporn P, Sarakarn S, Limsila A, Limsila J, Suparhan D, Sarawat V, and Watananonta, W. 1998. Yield improvement in a multistage breeding program for cassava. Crop Sci. 38 (2): 325-332

Kawano K., Golcalvez Fukuda, W.M, and Cenpukdee, U. 1987. Genetic and environmental effects on dry matter content of cassava root. Crop Sci. 38: 325-332

Kawano, K; Amaya, A; Daza, P; Rios, M. 1978. Factors affecting efficiency of hybridization and selection in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Crop Science. 18: 373-376.

Keeble, F., and Pellew, C. 1910. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*). Jour. Genetics 1: 47-56

Lima, M., Miranda Filho, J. B., Gallo, P.B. 1984. Inbreeding depression in brasilian populations of maize (*Zea mays* L.). Maydica, v. 29, p. 203-215.

Lower, R.L.; Edwars, M. D. 1986. Cucumber breeding. In: BASSETT, M.J. Breeding vegetable crops. Westport, CT: AVI Pub. Co.. p. 173-204.

Mantilla, J & Villafañe, R. 2000. El cultivo de la yuca (*Manihot esculenta* Crantz) una alternativa de desarrollo agrícola para Venezuela. En: Memorias Primer Seminario Venezolana sobre Plantas Agámicas Tropicales. Centro de Investigaciones de Plantas Agámicas Tropicales. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela.200. p. 105-122.

Marques, J.R.B. 1988. Seleção recorrente com endogamia em duas populações de milho. Dissertação de Mestrado, ESALQ. Piracicaba, São Paulo.145 p.

Montaldo, A. 1979. La yuca o mandioca. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas (IICA), San José, Costa Rica. 386 p.

Montaldo, A. 1989. Los cultivos de raíces y tubérculos. Revista de la Facultad de Agronomía. Raíces y tubérculos. Alcance 38:213-256

Nass, L. L., Miranda Filho, J.B. 1995. Inbreeding depression rates of semi exotic maize (*Zea mays* L.) populations. Brazilian Journal of genetics, Ribeirao Preto, v.18, n. 4, p. 585-592.

Paiva, J. R. 1992. De Variabilidades enzimatica em populacoes naturais de seringueira (*Hevea brasiliensis* (willd. Ex Adr. De Juss) Muell. Arg.). Piracicaba: ESALQ. 145 p. Tese de Doutorado.

Paterniani, E. 1978. Melhoramento e producto de milho no Brasil. São Paulo: Fund. Cargil, 650 p.

Pérez J.C., H. Ceballos, G. Jaramillo, N. Morante, F. Calle, B. Arias, A.C. and Bellotti (2005a). Epistasis in cassava adapted to mid-altitude valley environments. Crop Sci. 45:1491-1496.

Pérez, J.C., H. Ceballos, F. Calle, N. Morante, W. Gaitán, G. Llano and E. Alvarez (2005b). Within-family genetic variation and epistasis in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) adapted to the acid-soils environment. Euphytica 145 (1-2):77-85.

Pinto, L. R. M.; Silva, J.C., Silva, M.A., Sedyama, C.S. 1989. Estimaco da depresso causada péla endogamia e do rendimento de linhagens pela análise das médias de um dialelo entre oito variedades de milho (*Zea mays* L.). Revista Ceres, v. 12, p. 67-80.

Polanco, D. 2000. Tendencias recientes y notas preliminares sobre prospectivas de las raíces y tubérculos en América Latina y el Caribe. I. Caso yuca (*Manihot esculenta* Crantz) en Venezuela. En: Memorias Primer Seminario Venezolana sobre Plantas Agámicas Tropicales. Centro de

Investigaciones de Plantas Agámicas Tropicales. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela.200. p. 123-144.

Quintero, F. 1985. Comportamiento de dos cultivares de yuca en cinco épocas de cosecha. Revista de la Facultad de Agronomía. Alcance 33:101-109.

Rogers, D.J; & Appan, S.G. 1973. Manihot and manihotoides (Euphorbiaceae) a computer – assisted study. New York, Monograph N. 13, Organization for flora Neotropical. Hafner press. 123 p.

Shull, G. H. 1909. A pure line method of corn breeding. Rept. Amer. Breeders Assoc. 4:296-301

Simon, G.A, et al. 2004. Depressão por endogamia em populações de milho-pipoca. Bragantia, Campinas v.63, n.1, p. 55-62

Singh, A., Singh, N. H. 1976. Heterosis and inbreeding depression in the three traits in chilli (*Capsicum annum* L.). Journal of agricultural Research, v. 10, n.2, p. 105-110.

Souza Júnior, C. L; Fernández, J. S. C. 1997. Predicting the range of inbreeding depression of inbred in cross- pollinated populations. Brazilian Journal of Genetics, Riberão Preto, v.20, n.1, p. 35-39.

Vallejo, F. A. 1984. Genética del género *Cucurbita*. Universidad de Sao Paulo, Escola superior de agricultural "Luiz de Queiroz", Piracicaba. P. 47

Vencovsky, R. Herança cuantitativa. In : PATERNIANI, E. & VIEGAS G. P. 1987. Melhoramento e produção de milho, 2^a ed., Campinas, Fundação Cargill, v. 1, cap. 5, p. 137 – 216.

Vencovsky, R.; Barriga, P. 1992. Genética biométrica no fito melhoramento, Riberao Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 496 p.

Vianna, R. T., Gama, E.E.G., Napolini Filho, V., Moro, J.R., Vencovsky, R. 1982. Inbreeding depression of several introduced populations of maize. *Maydica*, v. 27, p. 151-157.

Whitaker, T. W. and Davis, G. N. 1962. Cucurbits, botany cultivation and utilization. New York, Interscience Publishers. p. 250

Williams, W. 1964. Genetical principles and plant breeding. Blackwell Publications, 504 p.

ANEXOS

Anexo 1. Análisis de varianza general para la comparación entre clones parentales

Variables	AP	RRF	RFF	IC	MS
CM entre clones parentales	22111,17**	17580,70**	674,42**	0,53**	319,01**
Varianza genética	7232,40	5692,89	201,94	0,17	102,05
Varianza ambiental	413,96	502,04	68,61	0,007	12,87
Promedio	213,11	42,76	20,72	0,62	31,21
CV genético	39,91	176,45	68,58	67,34	32,37
%CV	9,54	52	39	14,11	11,49
DMS	10,22	11,25	4,16	0,044	1,8

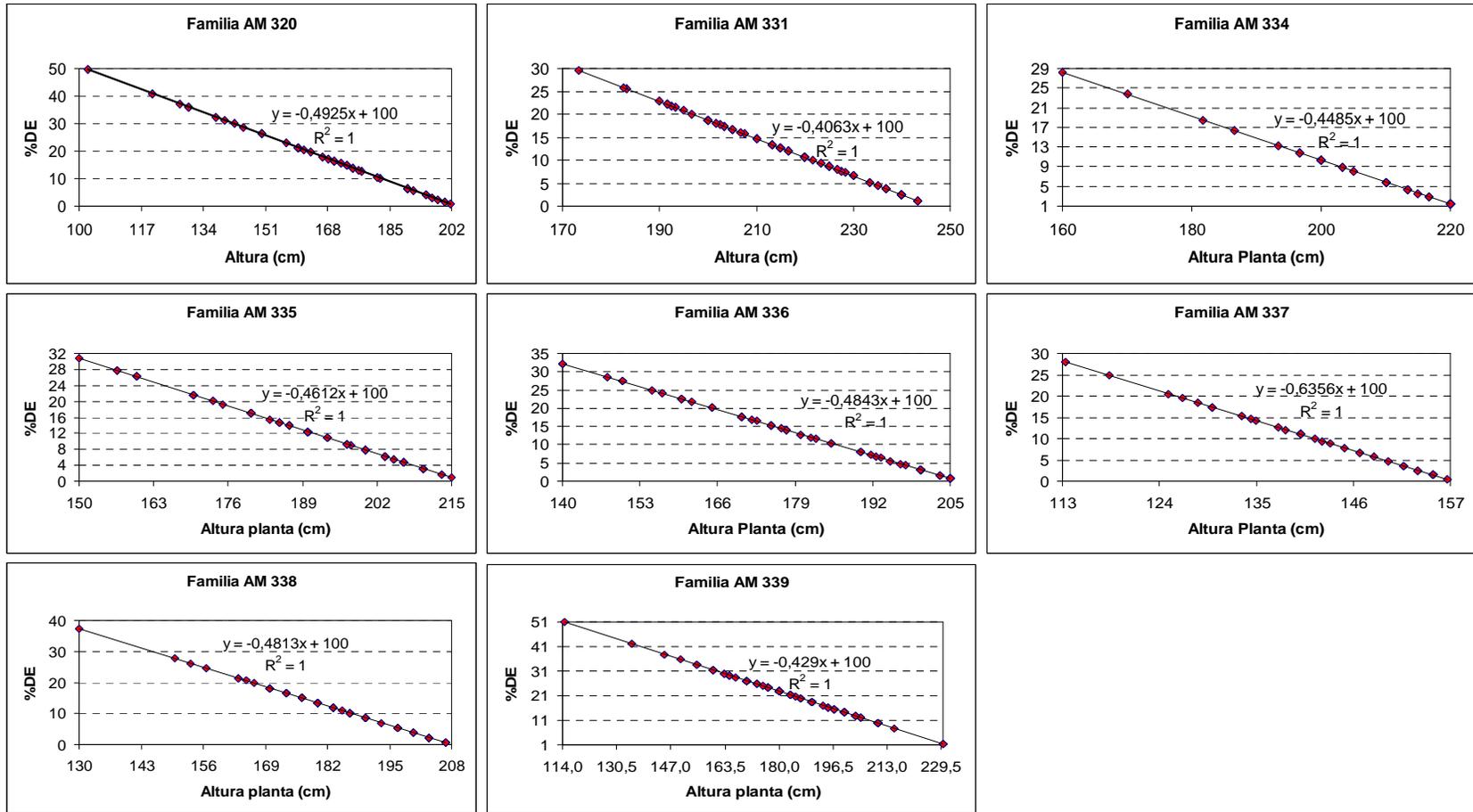
**P≤0.001

Anexo 2. Análisis de varianza general para S1

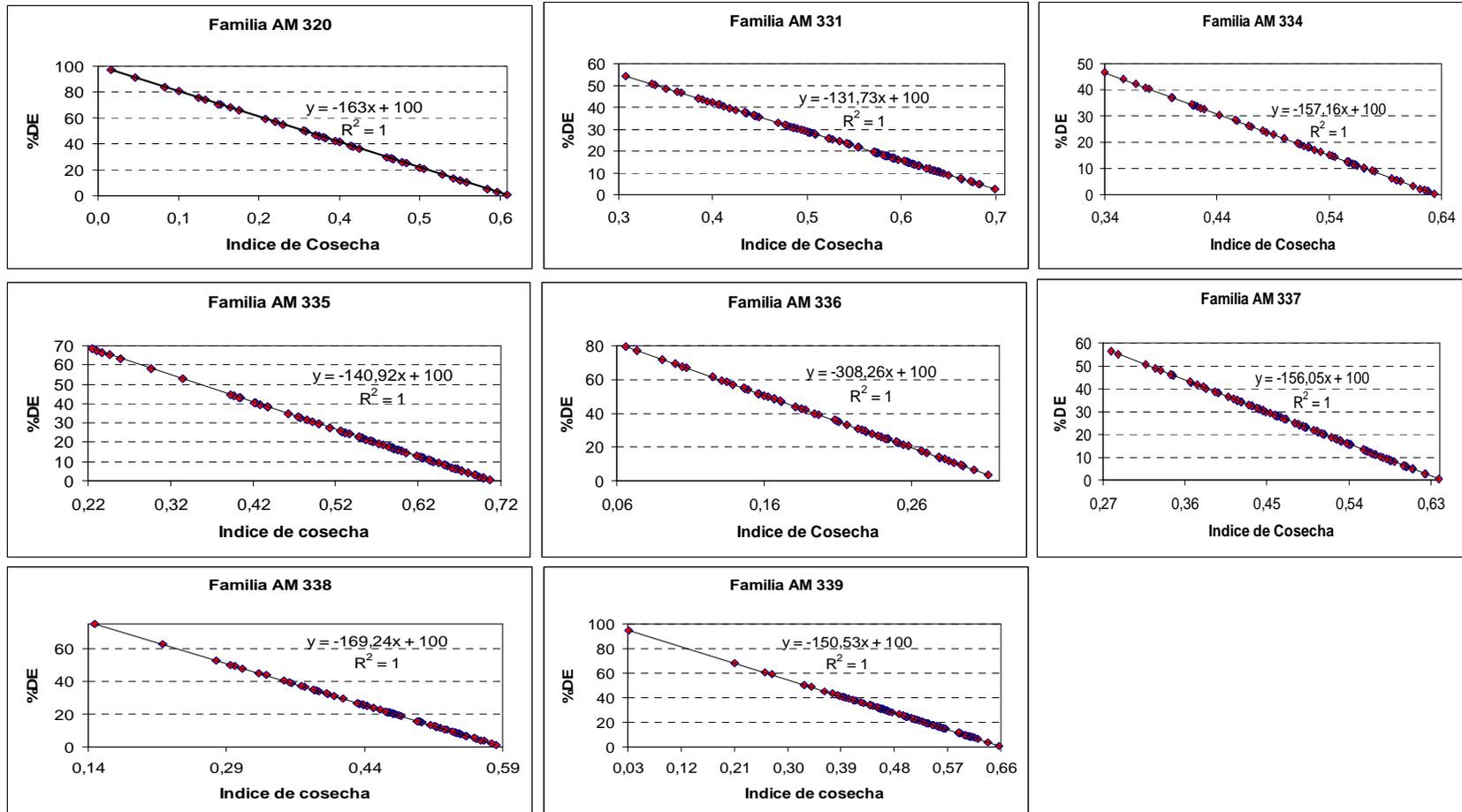
Variables	AP	RRF	RFF	IC	MS
CM entre grupos S1	41717,85**	2341,14**	637,78**	0,90**	784,31**
Promedio	194,83	11,68	10,45	0,48	29,78
%CV	12,03	77,73	57,1	24,52	11,72
DMS	7,24	2,72	1,95	0,037	1,08

**P≤0.001

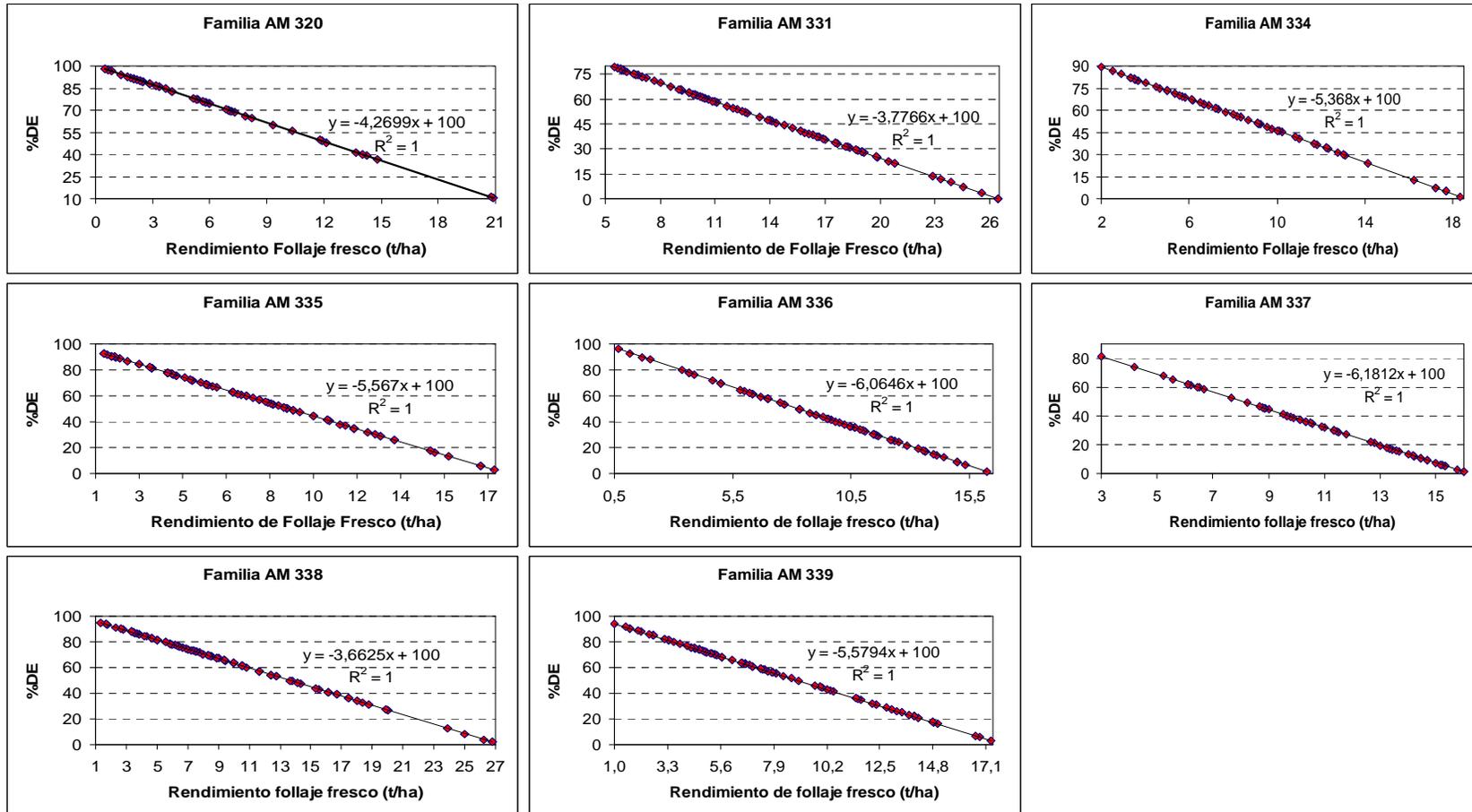
Anexo 3. Comparación de las tasas de reducción del %DE intrafamiliar en AP



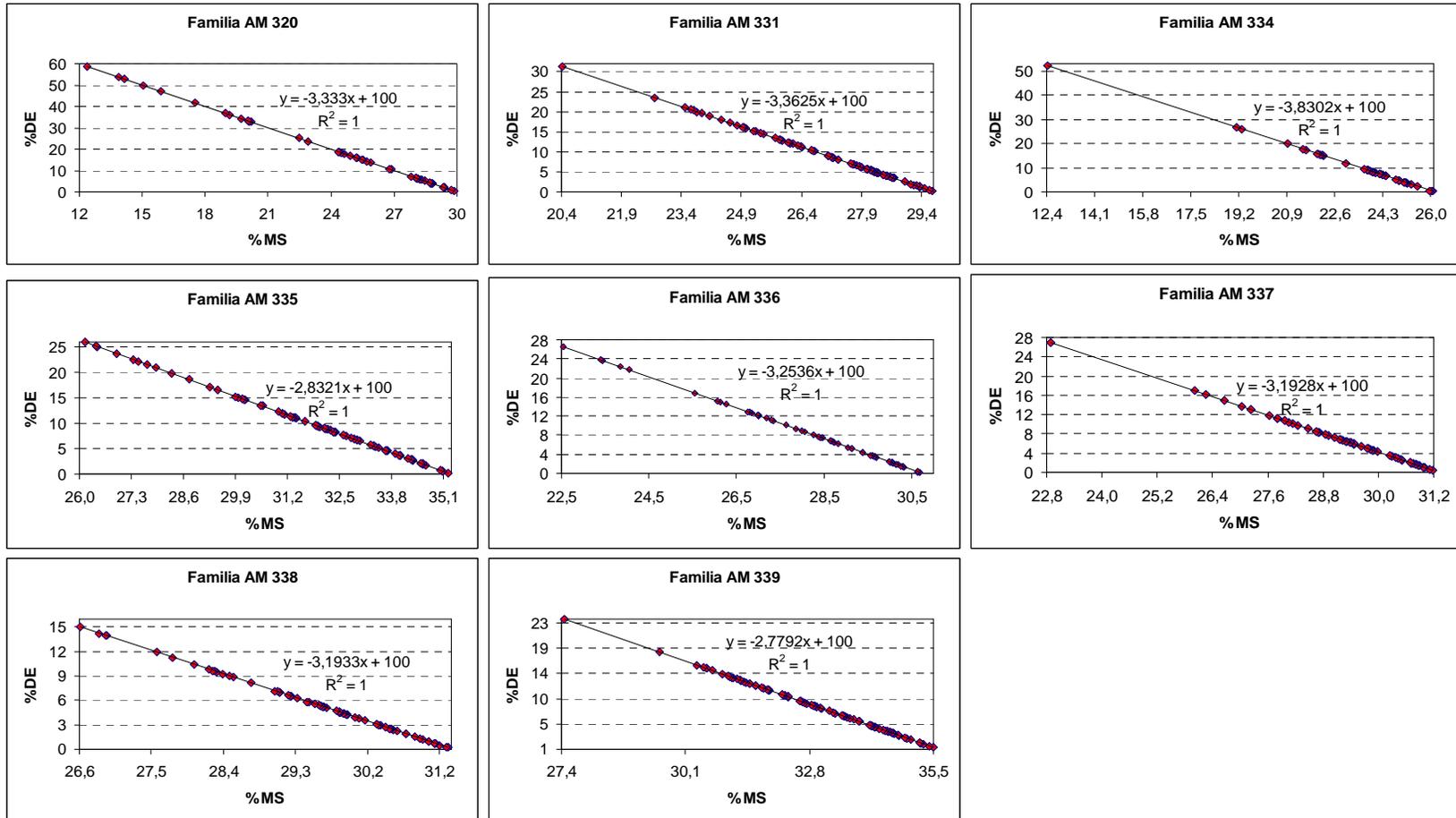
Anexo 4. Comparación de las tasas de reducción del %DE intrafamiliar en IC



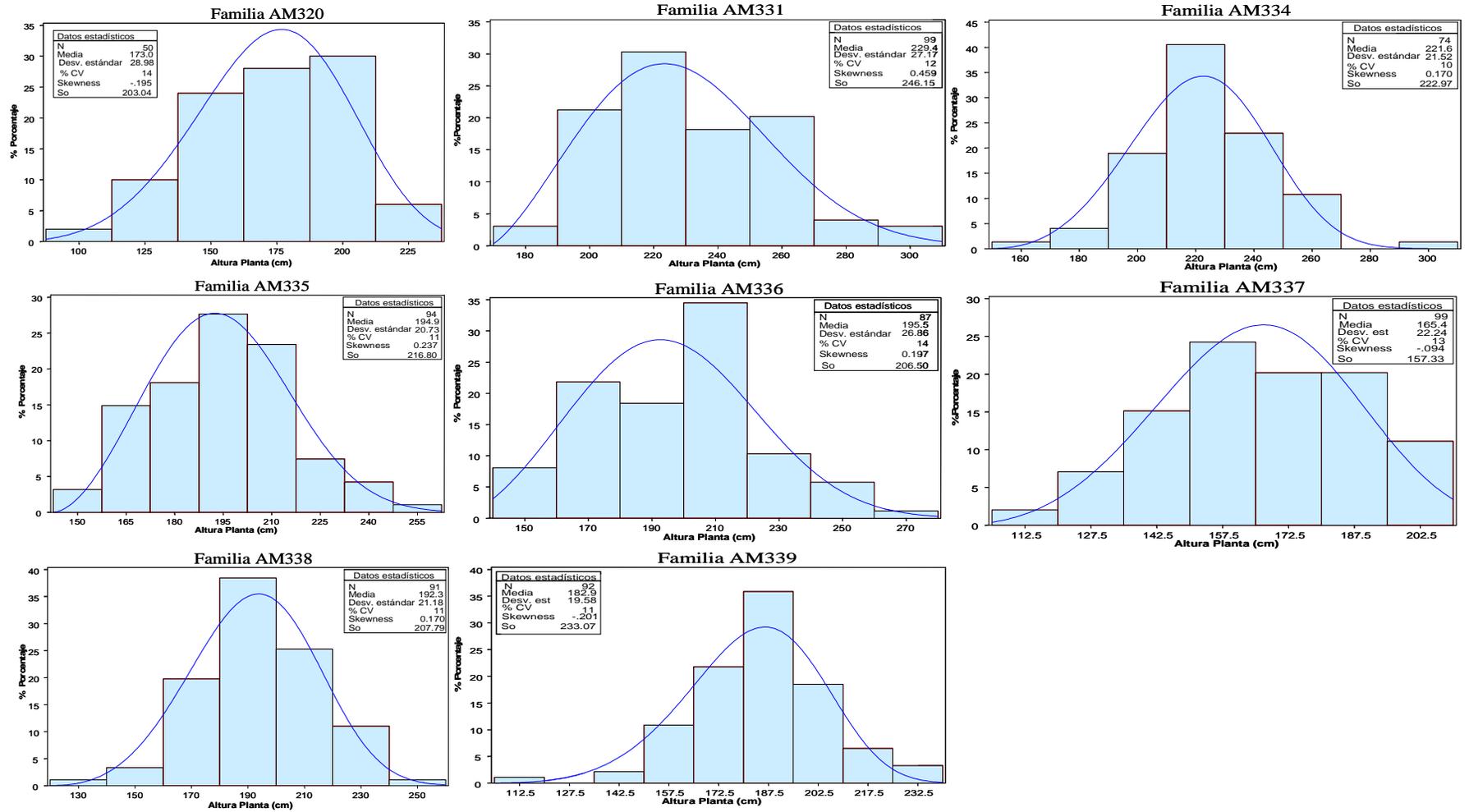
Anexo 5. Comparación de las tasas de reducción del %DE intrafamiliar en RFF



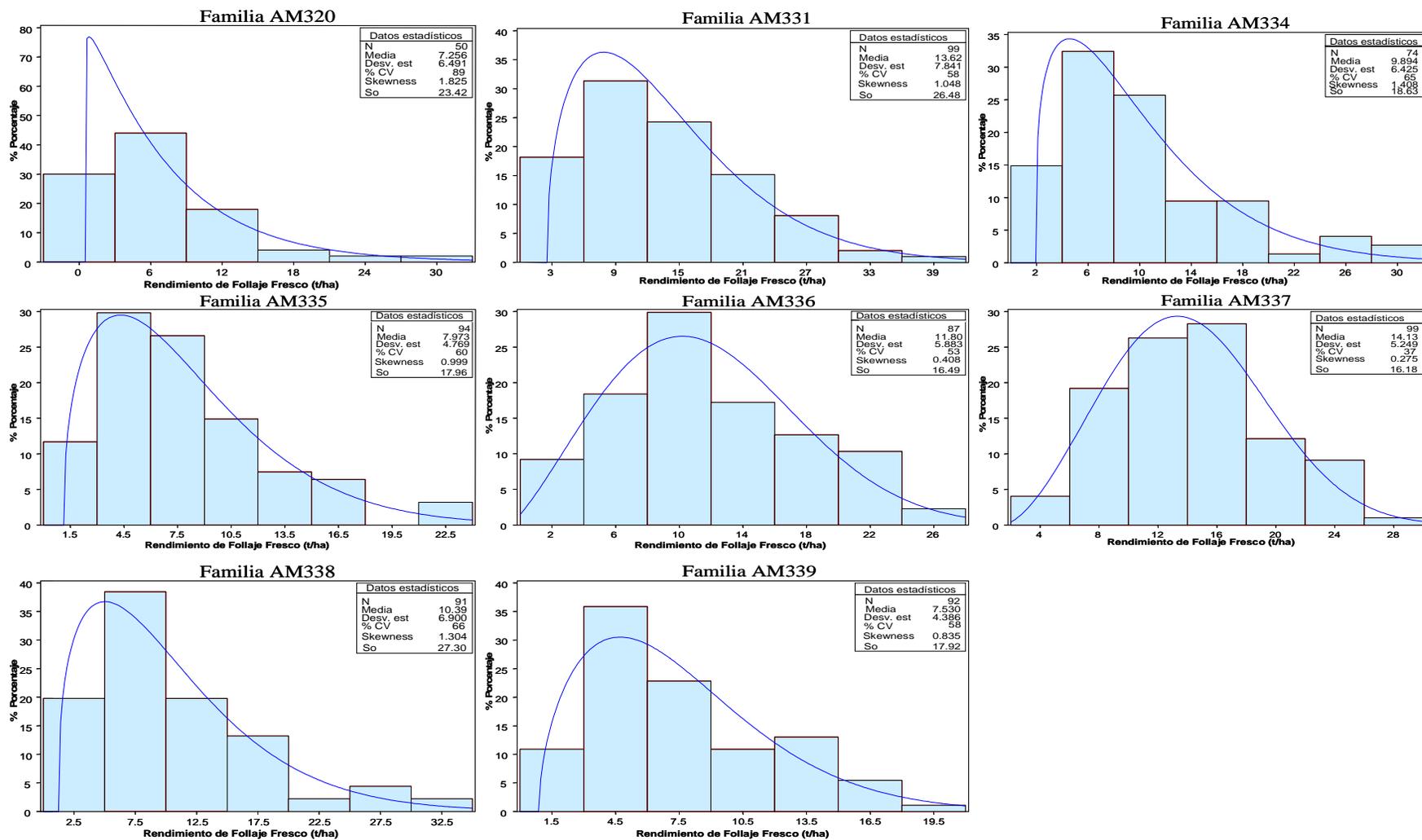
Anexo 6. Comparación de las tasas de reducción del %DE intrafamiliar en %MS



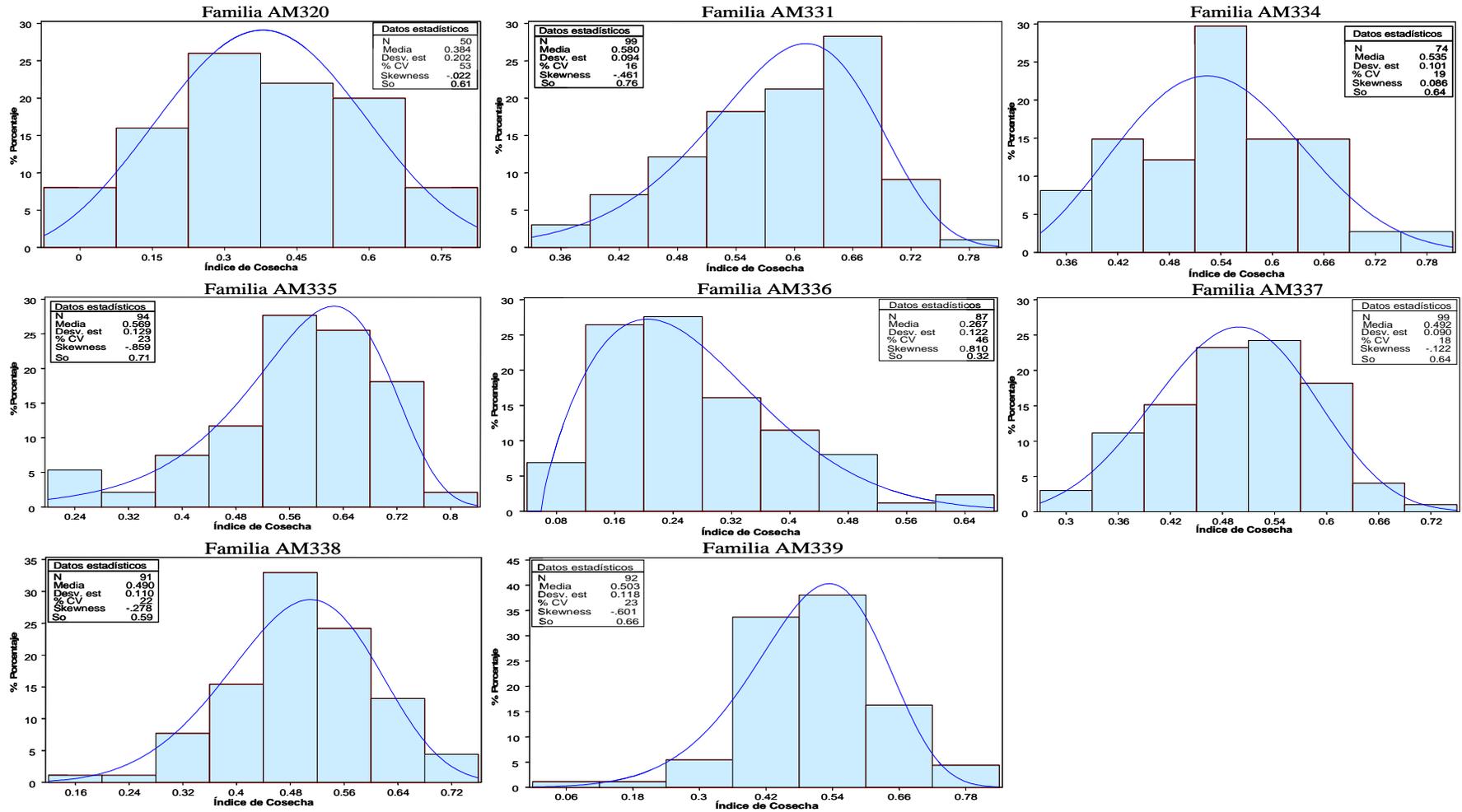
Anexo 7. Comportamiento de la variable Altura planta (AP) entre las líneas S1



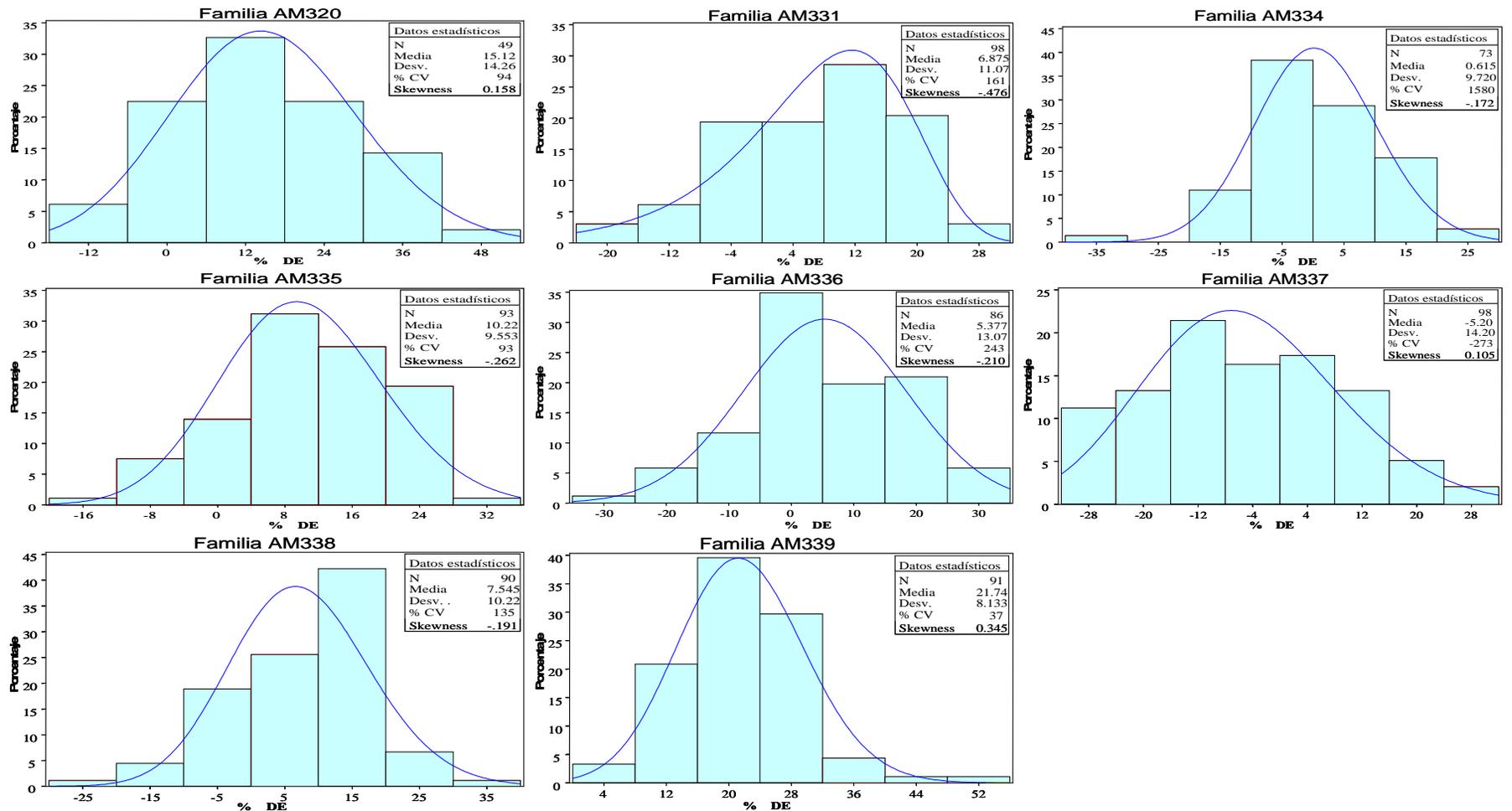
Anexo 8. Comportamiento de la variable Rendimiento de follaje fresco (RFF) entre las líneas S1



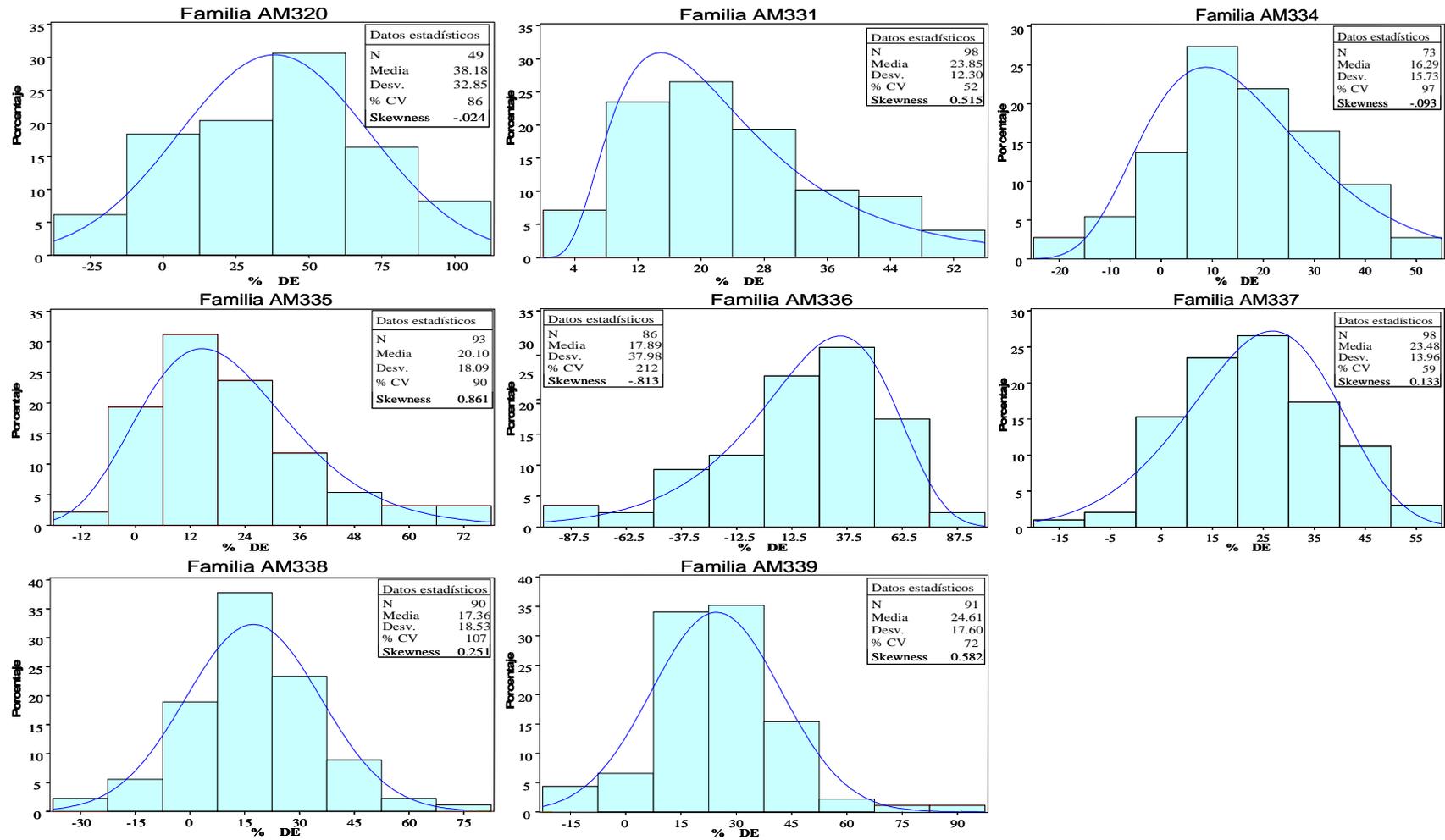
Anexo 9. Comportamiento de la variable Índice de cosecha (IC) entre las líneas S1



Anexo 10. Comportamiento de la variable %DE para Altura planta (AP) en las poblaciones S1



Anexo 11. Comportamiento de la variable %DE para Índice Cosecha (IC) en las poblaciones S1



Anexo 12. Comportamiento de la variable %DE para Rendimiento de Follaje Fresco (RFF) en las poblaciones S1

