

## UTILIZACIÓN DEL DISEÑO TTC PARA DETECTAR EPISTASIS EN SOYA

### USE OF THE DISEÑO TTC TO DETECT EPISTASIS IN SOYBEAN

Marco Antonio Acevedo Barona\*, José Manoel Colombari Filho\*\* e Isaiás Olivio Geraldi\*\*\*

\* Investigador. INIA-Guárico. Calabozo, estado Guárico. Venezuela. E-mail: macevedo@inia.gob.ve

\*\* Universidad São Paulo. Escuela Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" Curso de doctorado en Genética y Mejoramiento de Plantas. Piracicaba/SP. Brasil. CEP 13400-970, Caja Postal 83. E-mail: jmcfilho@esalq.usp.br

\*\*\* Profesor Asociado. Universidad São Paulo. E-mail: iogeral@esalq.usp.br.

#### RESUMEN

El estudio de la naturaleza de la variabilidad genética existente en una población es importante, no sólo para la selección del tipo de cultivar, sino también para la escogencia del método de mejoramiento más apropiado. Con el objetivo de estudiar la variancia epistática para el carácter rendimiento en granos en soya, *Glycine max* L., fue utilizando el análisis "Triple Test Cross" (TTC) modificado para especies autógamias por Jinks *et al.*, 1969. El material experimental utilizado en este trabajo estuvo conformado por 32 líneas ( $P_i$ ), escogidas aleatoriamente de una población entre los progenitores PI 123439 y PI 239235; las líneas  $P_i$  fueron posteriormente cruzadas con otras 2 líneas testadoras ( $L_1$  y  $L_2$ ) de la misma población, contrastantes para rendimiento en granos, las cuales fueron usadas como testadoras. Durante el ciclo 2006/2007, fueron evaluados 100 tratamientos en el arreglo experimental látice triple triplicado en parcelas experimentales de 2,00 metros de longitud, separadas 0,50 metros. Considerando la metodología del análisis biométrico, el contraste  $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}_i$  permitió detectar epistasis significativa para rendimiento en grano en soya, por las pruebas F y t. Entonces, es posible concluir que en soya, el carácter rendimiento en granos está afectado por la interacción entre los loci (epistasis) que la determinan.

**Palabras Clave:** Soya; Triple Test Cross TTC; *Glycine max* L.; epistasis.

#### SUMMARY

The study of the nature of the genetic variability present in a population is important, not only for the selection of the type of the cultivar, but also for the selection of the more appropriate breeding method. In order to study the epistatic variation for grain yield in soybean, the "Modified Triple Test Cross" (TTC) method for plant self (Jinks *et al.*, 1969) was used. The experimental material used in this work was conformed by 32 lines ( $P_i$ ), chosen randomly, which later were crossed with other 2 lines of the same population, contrasting for grain yield and used as testers ( $L_1$  and  $L_2$ ). During cycle 2006/2007, 100 treatments were evaluated in the design triple lattice tripled (9 replicates) in experimental plots of 2.00 meters length, separated 0.50 meters. Considering the methodology of biometric analysis, the contrast of the means ( $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}_i$ ) allowed the detection of significant epistasis through F and t tests for grain yield in soybean. Therefore it is possible to conclude that, in soybean, the character grain yield is affected by the interaction between loci (epistasis).

**Key Words:** Soybean; Triple Test Cross TTC; *Glycine max* L.; epistasis.

## INTRODUCCIÓN

El estudio de las poblaciones en los programas de mejoramiento de cualquier especie tiene como objetivo principal conocer la variabilidad de tipo genética y no genética (ambiental). La detección y estimación de los efectos genéticos es necesaria para obtener información sobre la naturaleza de la acción de los loci involucrados en el carácter en estudio y establecer las bases para la selección del método de mejoramiento más apropiado. Los estimados así obtenidos son válidos para la población bajo estudio, del cual el material genético constituye una muestra representativa y para las condiciones ambientales en que el estudio fue conducido.

La mayoría de los caracteres de importancia económica, como el rendimiento en granos, son del tipo cuantitativo; el estudio genético de este tipo de caracteres es realizado adoptando modelos básicos que definen al fenotipo como resultante del genotipo bajo la influencia del ambiente. En consecuencia, la variación genotípica y variación ambiental son parte fundamental de la variación fenotípica.

Ramalho *et al.* (1993) presentan que el primer estudio sobre la variancia genética fue realizado por Fisher, en 1918; en dicho trabajo, demostró que la variancia genética esta compuesta por 3 componentes importantes, a saber: (1) la variancia aditiva, referida al efecto medio de los loci, (2) la variancia de dominancia, debida a las interacciones entre alelos del mismo locus y (3) la variancia epistática, producto de las interacciones entre alelos de diferentes loci.

Según Dickerson (1963), la variancia aditiva contribuye en su totalidad a la respuesta a la selección, mientras que las variancias de dominancia y epistática son generalmente aprovechables en la selección clonal y en la selección de híbridos (F1) producto del cruzamiento entre líneas homocigotas. En este sentido, los componentes de la variancia epistática, de tipo aditivo x aditivo, aditivo x dominante e dominante x dominante son capitalizados totalmente en la selección clonal y en híbridos (F1) de cruzamientos de líneas homocigotas y parcialmente en la selección dentro de poblaciones segregantes. Entonces, la naturaleza de la variación genética presente en una población básica es importante, no sólo para la escogencia del tipo de cultivar, sino también para la escogencia del método de selección.

Por su parte, Bernardo (2002) señala que cuando las variancias aditiva, dominante y epistática están

presentes en la expresión de un carácter, no es posible obtener adecuadamente la magnitud de cada uno de los componentes, a través de los diseños cuantitativos convencionales. Para resolver esta limitación, Kearsey y Jinks (1968) desarrollaron el modelo "Triple Test Cross" (TTC), como una extensión del diseño III (Comstock y Robinson, 1952).

El TTC puede ser utilizado en cualquier tipo de población. Posteriormente, Jinks *et al.* (1969) propusieron una modificación en el modelo original de TTC, para utilización en poblaciones de líneas endocriadas. Otra modificación al diseño TTC original fue propuesta por Ketata *et al.* (1976), la cual es utilizada, cuando se desea estudiar la variancia epistática en un conjunto de cultivares o de líneas élites de interés para el programa de mejoramiento.

Estos diseños genéticos de TTC permiten obtener estimados eficientes de variancia epistática, como también de variancia aditiva y de dominancia en ausencia de epistasis. También cobra poca importancia el tipo de sistema de reproducción, nivel de endocría, frecuencia génica y genotípica de la población en estudio.

Numerosos trabajos han sido realizados en diferentes especies, para demostrar la importancia de la epistasis en caracteres de importancia agronómica, como lo muestran en trigo (Ketata *et al.*, 1976 y Goldringer *et al.*, 1997, en maíz (Wolf y Hallauer, 1997 y Parvez *et al.*, 2006, en arroz (Sallem *et al.*, 2005), en algodón (Bhatti *et al.*, 2006), en maní (*Arachis hypogaea*; Upadhyaya y Nigam, 1999) y en soya (Araujo, 2006). Todos estos trabajos han utilizados los distintos modelos de TTC y de manera general concluyen que la variancia epistática es importante en caracteres cualitativos y cuantitativos; que un número restringido de genotipos puede no detectar epistasis y entonces, los estimados de variancias aditiva y dominante para los caracteres estudiados estarían sesgados, cuando no se considera la epistasis en el modelo y finalmente, agregan que la detección, así como la magnitud de la variancia epistática, es afectada por la interacción epistasis x ambientes.

Sin embargo, en soya existe escasa investigación referida a la variancia epistática. En razón de ello, el trabajo tuvo como objetivo estudiar la variancia epistática para el carácter rendimiento en granos en soya, *Glycine max* L., utilizando el diseño TTC modificado por Jinks *et al.* (1969).

## MATERIALES Y MÉTODOS

El material experimental utilizado en este trabajo proviene de una población endocriada de soya oriunda del cruce entre las líneas exóticas PI 123439 y PI 239235 del banco de germoplasma de los Estados Unidos.

De dicha población fueron obtenidas aleatoriamente 32 líneas ( $P_i$ ) de flores rosadas para ser usadas como machos, y otras 2 líneas para ser utilizada como testadoras ( $L_1$  y  $L_2$ ) de flores blancas como progenitoras femeninas. Ambos materiales presentaron comportamiento contrastante para el carácter rendimiento en granos (g parcela<sup>-1</sup>). El color de la flor fue utilizado como marcador morfológico para distinguir híbridos de autofecundación, ya que, según Stephens y Nickell, (1992), este carácter, en soya, presenta herencia monogénica.

Los materiales fueron hibridados dando seguimiento a la metodología propuesta por Jinks *et al.* (1969), para el diseño de "TTC" modificado donde las 32 líneas  $P_i$  fueron cruzadas con las líneas testadoras  $L_1$  y  $L_2$  para obtener un total de 64 cruces  $F_1$ ; estos cruces se realizaron en el ciclo 2002/2003 en casa de vegetación, la técnica, equipamientos y horario para la hibridación son ampliamente discutidas por Vello (1992). Durante los ciclos 2003, 2003/2004 y 2004/2005 se realizó el avance de las generaciones  $F_2$ ,  $F_3$  y  $F_4$ , respectivamente.

El experimento de evaluación del material F4 fue conducido en el ciclo 2006/2007 en el campo experimental del Departamento de Genética, Escuela Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidad de São Paulo, localizada en el municipio Piracicaba/SP, a 22° 42' 30" de latitud sur y 47° 38' 00" de longitud oeste, a 537 metros de altitud. El tipo de suelo es LATOSSOLO VERMELHO AMARELO (EMBRAPA, 1999), DISTROFICO, con 30% de arena, 10% de limo y 60% de arcilla, y pH de 5,6; (Santos da Silva, 2005).

El arreglo experimental utilizado fue "Lattice Triple Triplicado" (LTT) con 9 repeticiones y 100 tratamientos distribuidos de la siguiente manera: 32 cruces ( $L_1 \times P_i$ ), 32 cruces ( $L_2 \times P_i$ ), 32  $P_i$ , las 2 líneas testadoras ( $L_1$  y  $L_2$ ) y 2 testigos comerciales (IAC 5 y IAC 12). Las parcelas experimentales estaban conformadas por hilera de 2,0 metros de longitud, separadas 0,50 metros, conteniendo 35 plantas; en la maduración, fue evaluado el carácter rendimiento de granos, en gramos por parcela.

## Análisis estadístico genético

Los datos experimentales fueron sometidos al análisis de variancia del arreglo LTT, según el modelo lineal presentado en la (ecuación 1), considerando un modelo aleatorio:

$$Y_{ijk} = \mu + t_i + r_j + b_{k(j)} + e_{ijk} \quad (1)$$

donde,  $Y_{ijk}$  es el valor fenotípico observado del tratamiento  $i$  en el intra-bloque  $k$ , dentro de la repetición  $j$ ;  $\mu$  es la media general;  $t_i$  es el efecto del tratamiento  $i$ , con  $i$  variando de 1 a 100;  $r_j$  es el efecto de la repetición  $j$ , con  $j$  variando de 1 a 9;  $b_{k(j)}$  es el efecto del intra-bloque  $k$ , jerarquizado dentro de la repetición  $j$ , con  $k$  variando de 1 a 10; y  $e_{ijk}$  está referido al error experimental asociado a la parcela  $ijk$ .

## Modelo biométrico

Las medias ajustadas y corregidas por número de plantas por parcelas obtenidas del análisis de variancia fueron posteriormente sometidas al análisis biométrico propuesto por Jinks *et al.* (1969), para detección de epistasis.

La prueba para detectar epistasia, según la metodología es realizada tomando como base la variancia entre las medias para carácter estudiado (rendimiento en granos), de acuerdo al contraste  $(\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}_i)$ , donde  $\bar{L}_{1i}$  es la media del cruzamiento entre la  $i$ -ésima línea y la línea testadora  $L_1$ ,  $\bar{L}_{2i}$  se refiere a la media del cruzamiento entre la  $i$ -ésima línea con el testador  $L_2$ , mientras que  $\bar{P}_i$  es la media de la  $i$ -ésima línea, siendo  $i = 1, 2, \dots, 32$  en este trabajo. Cuando este contraste de medias es constante, es decir, no presenta variación significativa entre el conjunto total de líneas ( $P_i$ ) utilizadas en el análisis, se dice que no existe epistasia y la variancia genética del carácter sigue un modelo aditivo-dominante. Caso contrario, cuando ese contraste de medias presenta variación significativa, se entiende que existe epistasia y las variancias genéticas aditiva y dominante estimadas por el modelo están sesgadas.

La epistasia con 31 grado de libertad fue calculada utilizando la suma de cuadrados corregida (ecuación 2), según Kearsey y Pooni (1996).

$$[\sum(\bar{L}_{1i} 3\otimes + \bar{L}_{2i} (3\otimes) - \bar{P}_i)^2/3 - (\sum\bar{L}_{1i} 3\otimes + \bar{L}_{2i} (3\otimes) - \bar{P}_i)^2/3n] \quad (2)$$

Ambos términos de la ecuación están divididos por 3 y el mismo está referido a la suma de los cuadrados de

los coeficientes del contraste ( $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}$ ) es decir,  $1^2 + 1^2 + (-1)^2$ , y n corresponde al número de líneas ( $P_i$ ) utilizadas, mientras que  $3 \otimes$ , se refiere al número de autofecundaciones para obtener las progenies  $F_{2:4}$ . Los cuadrados medios obtenidos del análisis de variancia para epistasis fueron corregidos por el número de repeticiones (r), ya que estaban calculados usando valores medios.

Finalmente, el desvío total del contraste [ $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}$ ] fue probado usando la (ecuación 3) prueba t, de acuerdo con lo propuesto por Ketata *et al.* (1976),

$$t = \text{media } (\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}) / \sigma, \quad (3)$$

siendo que  $\sigma$  el desvío padrón del error intra-bloques del análisis de variancia.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los valores correspondientes a la significancia de los cuadrados medios de las diferentes fuentes de variación, medias generales, eficiencia del diseño látice y el coeficiente de variación del análisis de variancia son mostrados en el Cuadro 1.

El análisis de variancia reveló diferencias altamente significativas ( $P < 0,01$ ) para todas las fuentes de variación, excepto para bloques dentro de repeticiones y corrección del número de plantas por parcela. Para la fuente de variación tratamientos las diferencias estadísticas encontradas sugiere la existencia de suficiente variación genética para rendimiento en granos en la población evaluada. El desdoblamiento de ésta fuente en cruzamientos y líneas muestra también suficiente variabilidad genética entre ellos, incluso para las líneas testadoras ( $L_1$  vs.,  $L_2$ ), lo cual resulta satisfactorio para la detección de epistasis utilizando el TTC modificado, ya que las líneas testadoras, además de presentar diferencias genéticas deben ser contrastantes; este resultado es posible corroborarlo cuando se analizan las medias alcanzadas entre ambas líneas testadoras:  $L_1$  alcanzó 156,67 g parcela<sup>-1</sup>, y la línea  $L_2$ , 97,04 g parcela<sup>-1</sup>, mostrando diferencia de 60 g parcela<sup>-1</sup>, entre ellas.

El coeficiente de variación obtenido para el carácter rendimiento en granos fue de 32,37%, como lo señala Pimentel-Gomes (200) este parámetro está afectado por varios factores, entre ellos por el tamaño, forma de la parcela utilizada y más importante, el tipo del carácter estudiado. Los caracteres cuantitativos, como rendimiento en granos, son gobernados por muchos loci, y

son altamente influenciado por el ambiente, pudiendo esto explicar el alto valor aquí mostrado. Sin embargo, valores similares son estudiados por (Santos da Silva, 2005), utilizando parcelas de igual dimensión a la de este trabajo. También fue observado eficiencia del diseño látice (EL) sobre el diseño bloques completos al azar del orden de 102%.

Las medias ajustadas obtenidas del análisis de variancia para los diferentes grupos de tratamientos están presentadas en el, Cuadro 2.

De modo general, los valores de las medias variaron entre 72,90 y 248,81 g parcela<sup>-1</sup> para los genotipos línea 2 y cruzamiento 55x14, respectivamente. Mientras que las medias de los testigos fueron 106,00 g parcela<sup>-1</sup> (IAC 12) y 203,65 g parcela<sup>-1</sup> (IAC 5). Es de hacer notar que 44% de los genotipos mostraron una media superior a la media general del experimento (144,13 g parcela<sup>-1</sup>).

**CUADRO 1.** Análisis de variancia del diseño látice triple triplicado para tratamientos y su desdoblamiento para el carácter rendimiento de granos (g parcela<sup>-1</sup>), año 2006/2007.

FV	GL	QM
Repetición (R)	8	20 267,00**
Bloques/R	81	2 705,02N.S.
Número de plantas/parcela	1	513,10ns
Tratamientos	99	9 237,36**
Cruzamientos ( $L_{1i}$ )	31	9 609,64**
Cruzamientos ( $L_{2i}$ )	31	4 523,91**
Líneas ( $P_i$ + Testadores)	33	10 788,00**
Líneas ( $P_i$ )	31	10 037,00**
Testadores $L_1$ vs. $L_2$	1	38 678,00**
Error intra-bloques	702	2 174,95
EL%		102,95
Media		144,13
CV%		32,37
Media testador $L_1$		156,67
Media testador $L_2$		97,04
Media Testigo (IAC 12)		203,65
Media Testigo (IAC 5)		106,00

\*\*, \* y N.S.: teste F significativo al 1%, 5% y no significativo, respectivamente.

**CUADRO 2.** Medias ajustadas del carácter rendimiento en granos (g parcela<sup>-1</sup>) para los genotipos (cruzamientos y líneas) del diseño TTC.

Genotipo	Rendimiento en grano	Genotipo	Rendimiento en grano
2x14	132,78	43x38	154,25
4x14	170,09	44x38	127,55
7x14	207,34	45x38	140,62
8x14	159,56	46x38	189,96
9x14	118,09	47x38	142,23
10x14	153,30	49x38	123,54
13x14	116,27	50x38	153,46
19x14	201,88	51x38	139,78
22x14	161,88	52x38	188,64
23x14	163,43	53x38	186,92
29x14	198,91	54x38	133,14
31x14	160,95	55x38	98,55
32x14	171,58	56x38	142,82
34x14	180,43	57x38	111,33
35x14	165,37	2	72,90
36x14	127,72	4	131,41
37x14	135,59	7	181,15
42x14	167,93	8	115,88
43x14	127,39	9	138,09
44x14	145,35	10	145,67
45x14	165,69	13	130,30
46x14	84,77	19	113,11
47x14	200,17	22	99,23
49x14	128,42	23	146,61
50x14	141,29	29	156,84
51x14	148,16	31	155,75
52x14	227,22	32	109,97
53x14	171,88	34	146,58

./... continúa

./... Continuación CUADRO 2.

Genotipo	Rendimiento en grano	Genotipo	Rendimiento en grano
54x14	163,19	35	120,78
55x14	248,81	36	160,86
56x14	192,26	37	105,04
57x14	144,38	42	129,71
2x38	127,93	43	138,49
4x38	127,01	44	78,66
7x38	141,88	45	139,34
8x38	128,83	46	119,52
9x38	125,94	47	131,61
10x38	144,38	49	133,66
13x38	94,71	50	188,33
19x38	109,27	51	155,12
22x38	128,80	52	220,54
23x38	110,48	53	175,32
29x38	137,43	54	231,86
31x38	117,32	55	139,98
32x38	145,87	56	81,78
34x38	103,76	57	153,14
35x38	114,39	<b>14 (L<sub>1</sub>)</b>	156,67
36x38	132,66	<b>38 (L<sub>2</sub>)</b>	97,04
37x38	107,25	<b>IAC 12 (T<sub>1</sub>)</b>	203,65
42x38	88,80	<b>IAC 5 (T<sub>2</sub>)</b>	106,95

El análisis de las medias por grupos mostró que el tratamiento ( $L_{2i}$ ) tuvo una media de  $131,85 \pm 24,94$  g parcela<sup>-1</sup>, para el grupo ( $P_i$ )  $138,97 \pm 35,73$  g parcela<sup>-1</sup>, ya para el grupo ( $L_{1i}$ ) donde se utilizó la línea de superior comportamiento, la media fue de  $161,94 \pm 34,35$  g parcela<sup>-1</sup>, siendo incluso superior a la media del experimento como un todo, del testigo IAC 5 e incluso superior al desempeño *per se* de la línea testadora  $L_1$ , cuya media fue  $156,67$  g parcela<sup>-1</sup>.

### Detección de epistasis para rendimiento en granos

Los valores referidos a la magnitud y significancia de los cuadrados medios por las pruebas F y t están mostradas en el Cuadro 3, para el carácter rendimiento en grano en gramos por parcela.

El análisis de variancia para epistasis detectó diferencias altamente significativas ( $P < 0,01$ ) por ambas pruebas F y t para el carácter rendimiento en granos. Estos resultados sugieren en primer lugar que las 32 líneas utilizadas en este estudio contribuyen de manera diferencial a la epistasis para el carácter rendimiento en granos; además, la prueba t confirma que el desvío medio de la epistasis total del conjunto de líneas ( $P_i$ ) muestra interacción inter alélica para la expresión de rendimiento de grano. Estos resultados permiten establecer lo siguiente en soya, el rendimiento en granos está determinado por la interacción entre los loci que determinan el carácter, y que la epistasis no podría ser excluida de la estimación de la variancia genética, en otras palabras, el modelo aditivo dominante no explica toda la variación de este carácter, y los estimados de variancias aditiva y dominante obtenidas mediante modelo estadísticos genéticos que no consideren la variancia epistática estarían sesgados en soya.

**CUADRO 3.** Análisis de variancia de epistasis para el carácter rendimiento en granos (g parcela<sup>-1</sup>), en soya, año 2006/2007.

FV	GL	QM
Epistasia	31	5 551,09**
Error intra-bloques	702	2 174,95
Desvío de la epistasia total ‡		154,82**

\*\* , prueba F significativa al 1%.

‡ , prueba t significativa al 1% con 702 GL.

Con sus observaciones Vega (1988) señala que en plantas autógamias como soya, los tipos de epistasis más importantes serían los aditivo x aditivo, por ser cultivares homocigotos, y la presencia de este tipo de epistasis puede contribuir para la obtención de líneas superiores. El mismo autor agrega que los métodos de mejoramiento genético utilizados para el desarrollo de líneas puras como cultivares explotan básicamente la variancia aditiva y la epistática de tipo aditiva x aditiva presente en la población objeto de selección.

Hallauer y Miranda Filho (1988) señalan que los estudios de variación genética son fundamentales para la planificación y conducción del programa de mejoramiento, y agregan que en especies autógamias como soya, los primeros estudios realizados por (Brim y Cockerham, 1961, Hanson y Weber, 1962; y Loiselle *et al.*, en 1991), demostraron que la variancia genética aditiva fue el componente principal para la mayoría de los caracteres evaluados. Ya estudios más recientes, realizados por Toledo *et al.* (2000) y Kusterer *et al.* (2007), utilizando líneas endocriadas, segregantes y marcadores moleculares, ratificaron los resultados obtenidos en los primeros trabajos, pero además detectaron efectos de epistasis, dominancia, ligamiento entre loci e interacción genotipos x ambientes.

Bernardo (2002) señala que las principales limitantes del diseño TTC está referida a que la epistasis detectada es debida solamente a los loci para los cuales las líneas testadoras son diferentes, y también la dificultad de encontrar líneas testadoras contrastantes para varios caracteres simultáneamente. Es pertinente aclarar que cuando no se cumple la primera exigencia del diseño (líneas contrastantes), las consecuencias genéticas son la ambigüedad de la prueba y la detección de interacción no alélica cuando no existe (Jinks y Virk, 1977).

El contraste de medias por línea, no fue posible realizar, ya que dicho contraste, contiene además de efectos epistáticos efecto de tipo dominante; los cuales darían interpretaciones erróneas de dicho análisis. Aunque, se puede presumir que la presencia de epistasis está determinada de alguna manera por el genotipo expresado por cada línea *per se*, y por tratarse de un carácter cuantitativo altamente afectado por el ambiente, es posible inferir que estos resultados pueden variar debido a la interacción genotipos x ambientes, como fue presentado por Ketata *et al.* (1976); Parvez *et al.* (2006), Silva Da Fanuel y Alves (1983); Upadhyaya y Nigam (1998), y Kusterer *et al.* (2007).

## CONCLUSIONES

- En soya, el rendimiento en granos está determinado por la interacción no alélica entre los loci que determinan y la variancia debida a la epistasis no podría ser excluida de la estimación de la variancia genética. Las estimaciones de variancia genética utilizando los diseños de cruzamientos genéticos tradicionales podrían obtener estimados de variancia aditiva y dominante sesgadas.
- Es evidente que la variancia epistática para el carácter rendimiento en granos está determinada por el genotipo de las líneas evaluadas, y posiblemente, los estimados obtenidos en una localidad estarían afectados por la interacción genotipos x ambientes, lo cual hace necesario la evaluación en varios ambientes.

## BIBLIOGRAFÍA

- Araújo, P. A. 2006. Detecção da epistasia para produção de grãos e caracteres agrônômicos em soja. Piracicaba, Tese (Doutorado) Piracicaba, Brasil. Universidade de São Paulo.- Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 78p.
- Bernardo, R. 2002. Breeding for quantitative traits in plants. Stemma Press, Woodburg. p. 141.
- Bhatti, M., F. M. Azhar, A. W. Albi, and M. Ayub. 2006. Triple test cross analysis of seed cotton (*Gossypium hirsutum* L.) yield and its components grown in salinized conditions. International Journal of Agriculture and Biology, 8(6):820-823.
- Dickerson, G. 1963. Biological interpretation of genetic parameters of population. In: W. D. Hanson, y H. F. Robinson. Statistical genetic and plant breeding. Washington, D. C: NAS-NCR. Pub. pp 95-107.
- Goldringer, I., P. Brabant and A. Gallais. 1997. Estimation of additive, and epistatic genetic variances for agronomic traits in a population of doubled haploid lines of wheat. Heredity, London, v 79, p. 60-71.
- Hallauer, A. R. and J. B. Miranda Filho. 1988. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa: State Univ. Press, 468 p.
- Jinks, J. L., J. M. Perkins and E. L. Bresse. 1969. A general method of detecting additive, dominance and epistatic components of variation for metrical traits: II. Application to inbred lines. Heredity, 24, p. 45-57.
- Jinks, J. L. and D. S. Virk. 1977. A modified Triple Test Cross analysis to test and allow for inadequate testers. Heredity, London, 39:165-170.
- Kearsey, M. J. and J. L. Jinks. 1968. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metric traits. I. Theory. Heredity. 23:403-409.
- Kearsey, M. J. and H. S. 1996. Pooni, H.S. The genetical analysis of quantitative traits. United Kingdom: Stanley Thones, 381 pp.
- Ketata, H., E. L. Smith, L. H. Edwards and R. W. McNew. 1976. Detection of epistatic, additive and dominance variation in winter wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell). Crop Science, 16:1-4.
- Kusterer, B., J. Muminovic, H. Utz, H. Piepho, S. Barth, M. Heckenberger, R. Meyer, T. Altmann and A. Melchinger. 2007. A. Analysis of a triple testcross design with recombinant inbred lines reveals a significant role of epistasis in heterosis for biomass-related traits in Arabidopsis. Genetics, Pittsburgh, 175(4):2 009-2 017.
- Parvez, A., A. G. Rather and S. Venkatesh, S. 2006. Triple test cross analysis for detection of epistasis for ear characteristics in maize (*Zea mays* L.). Pakistan Journal of Biological Sciences, 9 (10): 1983-1986.
- Pimentel-Gomes, F. 2000. Curso de Estatística Experimental. 14.ed. Piracicaba: ESALQ/USP, 417 p.
- Ramalho, M. A., J. B. Santos e M. J. O. Zimmermann. 1993. Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro. Goiânia: UFG, 271p.
- Sallem, M. Y., B. Atta, A. Cheema, Z. Mukhtar and D. Haq. 2005. Detection of epistasis and estimation of additive and dominance components of genetic variation using triple test cross analysis in rice (*Oryza sativa* L.). Caderno de Pesquisa Série. Biologica. 17 (1):37-50.

- Santos da Silva, V. S. 2005. Seleção de pré-cultivares de soja baseada em índices. Tese (Doutorado), Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, Brasil. 104 p.
- Silva da Fanuel P. and J. F. Alaves. 1983. Estimation the epistatic, additive and dominance variation in cotton (*Gossypium hirsutum* L. r. *latifolium* Hutch). Revista Brasileira de Genética. Brasília. 6(3):491-504.
- Stephens, P. A. C. D. and Nickell. 1992. Inheritance of pink flower in soybean. Crop Science, Madison, 32:1 131-1 132.
- Toledo J., F., C. A. Arias, M. Oliveira, C. Triller and Z. Miranda. 2000. Genetical and environmental analyses of yield in six biparental soybean crosses. Pesquisa agropecuária brasileira, Brasília, 35(9):1 783-1 796.
- Upadhyaya, H. D. and S. N. Nigam. 1999. Detection of epistasis for protein and oil contents and oil quality parameters in peanut. Crop Science. 39:115-118.
- Vega, U. A. 1988. Mejoramiento genético de plantas. Caracas: editorial América. 200 p.
- Vello, N. A. 1992. Ampliação da base genética do germoplasma e melhoramento da soja. **In:** SIMPÓSIO SOBRE CULTURA E PRODUTIVIDADE DA SOJA, 1991, Piracicaba. Anais: Piracicaba: FEALQ, p. 60-81.
- Wolf, D. P. and A. R. Hallauer. 1997. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. Crop Science, Madison, 37:763-770.