

ESTIMACIÓN DE LA APTITUD COMBINATORIA Y HETEROSIS EN HÍBRIDOS NO CONVENCIONALES DE MAÍZ CON ALTO CONTENIDO DE PROTEÍNA

Manuel Guzmán^{1,2}, Daizi Díaz¹, Catalina Ramis³, Rosana Figueroa-Ruiz³ y Rafael Jiménez¹

RESUMEN

Con el objetivo de estimar los efectos de la actitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) y el nivel de heterosis, seis híbridos no convencionales de maíz con alta calidad de proteína (QPM) y sus progenitores fueron evaluados para rendimiento y otras variables de interés agronómico en Maracay, Venezuela. Los parámetros genéticos fueron estimados mediante el diseño dialélico de Griffing, método II, modelo I, bajo un bloque completo al azar, con tres repeticiones. Los resultados indicaron diferencias significativas ($P \leq 0,05$) entre genotipos para rendimiento, floración masculina y femenina, mala cobertura de la mazorca y pudrición de mazorca. El rendimiento medio de los híbridos no convencionales QPM fue de $6709,5 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, lo cual es 15 % superior a la media de sus progenitores ($5810,0 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$). El progenitor con mayor valor favorable de ACG para rendimiento, mala cobertura y mazorcas podridas fue S07TLYAB-2, mientras que los híbridos de mayor ACE para rendimiento fueron S07TLYAB-1/S07TLYAB-2 ($7630,9 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), S07TLYAB-2/S03TLYQAB-05 ($7605,3 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) y S07TLYAB-2/S03TLYQAB-03 ($6693,6 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$). Los dos primeros fueron los que presentaron mayor heterosis (≥ 23 %) y heterobeltiosis (≥ 15 %). Los resultados identifican variedades de maíz QPM que pueden ser incorporadas a los programas de mejoramiento genético para el desarrollo de híbridos no convencionales, poblaciones o generar líneas endocriadas con alta calidad de proteínas.

Palabras claves adicionales: Aptitud combinatoria, QPM, *Zea mays*

ABSTRACT

Estimation of combining ability and heterosis in non-conventional maize hybrids with high quality protein

With the objective of estimating the general combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA) effects and heterosis level, six non-conventional maize hybrids with high quality of protein (QPM), their inbred parents and two local checks were evaluated for grain yield and other agronomic traits at Maracay, Venezuela. The Griffing design, method I model II, was used to estimate GCA and SCA effects, on a complete randomized block design with three replications. The diallel analysis showed significant differences ($P \leq 0.05$) among genotypes for yield, days to anthesis, days to silking, uncovered maize ears and maize ear rot. Yield for non-conventional maize QPM hybrids was $6,709.5 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, 15 % higher than their inbred parents ($5,810 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$). S07TLYAB-2 showed the highest GCA for yield, uncovered maize ears and maize ear rot, and the crosses S07TLYAB-1/S07TLYAB-2 ($7,630.9 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), S07TLYAB-2/S03TLYQAB-05 ($7,605.3 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) and S07TLYAB-2/S03TLYQAB-03 ($6,693.6 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) showed the highest SCA effects. The first two showed the highest mid-parent heterosis (≥ 23 %) and best parent heterosis (≥ 15 %) for yield. These results indicate that it is possible to develop a hybridization program using the best inbred parents to generate non-conventional hybrids, populations and segregating inbred lines with high quality protein.

Additional key words: Combining ability, QPM, *Zea mays*

INTRODUCCIÓN

El maíz (*Zea mays* L.) es uno de los cultivos más importantes en Venezuela, con una producción anual de $1,8 \times 10^6$ Mg (Fedeaagro,

2015); el rubro contribuye con un 62,5 % en la producción de cereales en el país, la cual se destina principalmente a la elaboración de harinas precocidas y alimentos balanceados. En Venezuela, la harina precocida de maíz ocupa el

Recibido: Enero 3, 2017

Aceptado: Julio 31, 2017

¹ Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas. INIA, CENIAP. Maracay, Venezuela.

e-mail: ddiaz@inia.gob.ve ; rjimenez@inia.gob.ve

² Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, CORPOICA, Centro de Investigación La Selva. Rionegro, Colombia. e-mail: maguzman@corpoica.org.co (autor de correspondencia)

³ Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, UCV, Maracay, Venezuela

e-mail: cramis@agr.ucv.ve; rfigueroa@agr.ucv.ve

primer lugar en cuanto al aporte energético diario por persona (76,9 g) y el tercero en el aporte de proteínas totales (7,1 g), siguiendo a las carnes de pollo y bovina (INN, 2014). Este aporte es aún más significativo en los sectores más deprimidos de la sociedad, donde el maíz es una fuente alimenticia primordial (Landaeta et al., 2002; Torres et al., 2011). Sin embargo, es bien conocida la poca calidad proteínica del maíz, debido a los bajos niveles de lisina, triptófano y treonina en sus granos (Lauderdale, 2000), lo cual ha conllevado al desarrollo de numerosas investigaciones para mejorar su calidad de proteínas y productividad (Vasal, 2002; Orlovskaya et al., 2016). El requerimiento diario para la nutrición humana de triptófano y lisina es de 4 y 30 mg por persona-día, respectivamente (FAO, 2001; WHO, 2007), lo cual representa menos de la mitad de la concentración presente en los granos de maíz. El descubrimiento de los efectos bioquímicos del alelo mutante opaco-2 (o2) (Mertz et al., 1964) sirvió como base para el inicio de las actividades de mejoramiento de la calidad proteínica del endospermo de maíz. El maíz homocigoto respecto a la mutación o2 tiene un contenido considerablemente mayor de lisina y triptófano que el maíz heterocigoto (O2o2) y homocigoto dominante (O2O2) en el locus opaco-2, llegando a duplicar las concentraciones presentes en el endospermo (Crow y Kermicle, 2002). Investigadores del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) desarrollaron los maíces QPM (del inglés, quality protein maize) (Vasal et al., 1993) los cuales, en general, contienen 55 % más de triptófano, 30 % más de lisina y 38 % menos de leucina que un maíz de endospermo normal (Pixley y Bjarnason, 1993). Paes y Bicudo, (1995) mostraron la superioridad de la calidad de proteína y su digestibilidad de los maíces QPM sobre los de endospermo normal. El valor biológico procedente de la ingesta de granos de maíz normal es de 40 % comparados con 80 % en los maíces QPM (Panda et al., 2014). San Vicente et al. (2005) y Guimaraes et al. (2007) indican que el desarrollo de nuevos cultivares QPM con alto rendimiento debe ser priorizado a fin de que problemas nutricionales epidémicos sean eliminados de las poblaciones menos favorecidas. A partir del año 2000, Venezuela inició el desarrollo de genotipos QPM a través del INIA poniendo a disposición de

los agricultores las variedades INIA SQ-1 y INIA SQ-2 y el híbrido QPM-2. Paralelamente, Fundación Danac desarrolló los híbridos D-QPM-1, DANAC-022030 y SD-2004.

La heterosis puede ser definida como la diferencia entre el desempeño de un híbrido con respecto a la media de sus padres (Falconer y Mackay, 1996). En efecto, la heterosis restaura el bajo vigor asociado con la endogamia y conduce a un mayor desempeño de las progenies sobre los padres. La identificación de poblaciones como potencial fuente de generación de líneas endocriadas y su incorporación en los programas de fitomejoramiento se fundamenta en su desempeño agronómico, varianza genética adecuada y un alto grado de heterosis cuando son utilizadas en cruzamientos (Melani y Carena, 2005). El estudio de la aptitud combinatoria vía cruza dialélicas es una herramienta usada por los fitomejoradores para el desarrollo de variedades e híbridos, la cual es altamente eficiente en la identificación y selección de combinaciones parentales (Hallauer, 1990).

Los estimados de ACG y ACE proporcionan información de los genotipos en base a su capacidad de combinación y el potencial para producir poblaciones segregantes prometedoras (Okello et al., 2006). El diseño de cruza dialélicas ha sido ampliamente utilizado por los programas de fitomejoramiento para la evaluación del potencial genético de progenitores que abarcan desde líneas endogámicas hasta variedades de amplia base genética (Hallauer et al. 2010). El objetivo de este estudio fue estimar los efectos de la aptitud combinatoria general y específica, heterosis y heterobeltiosis a partir de cruza de variedades de maíz QPM, con el fin de identificar las más sobresalientes y utilizarlas dentro de los programas de mejoramiento genético para la formación de nuevos híbridos no convencionales y generación de líneas segregantes.

MATERIALES Y MÉTODOS

El ensayo fue conducido en el campo experimental del CENIAP perteneciente al Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA), ubicado en Maracay, Venezuela (470 msnm, 10° 15' N, 67° 45' W) durante el periodo comprendido entre junio y octubre de 2015. El suelo es de textura franca, orden Inceptisol. La zona

Guzmán et al. Aptitud combinatoria y heterosis en maíz con alto contenido de proteína

se caracteriza como de Bosque Seco Premontano, con precipitación media de 930 mm al año y temperatura entre 18,2 y 28,9 °C. El material genético evaluado estuvo representado por seis híbridos no convencionales o intervarietales de endospermo amarillo y alta calidad de proteínas (QPM) y sus cuatro progenitores. Adicionalmente,

se incluyeron dos híbridos como testigos, para un total de doce genotipos (Cuadro 1). La elección de los testigos, se fundamentó por ser híbridos de última generación, con tolerancia a las principales enfermedades del cultivo, amplia estabilidad y adaptabilidad a nivel nacional (Himeca 3005) e internacional (DKB-399).

Cuadro 1. Descripción de los genotipos de maíz evaluados en Maracay, Venezuela. Año 2015

Genotipo	Genealogía	Obtentor	Características
P1	S07TLYAB-1	CIMMYT	Variedad
P2	S07TLYAB-2	CIMMYT	Variedad
P3	S03TLYQAB-03	CIMMYT	Variedad, QPM
P4	S03TLYQAB-05	CIMMYT	Variedad, QPM
P1xP2	S07TLYAB-1/S07TLYAB-2	INIA	Híbrido no convencional QPM
P1xP3	S07TLYAB-1/S03TLYQAB-03	INIA	Híbrido no convencional QPM
P1xP4	S07TLYAB-1/S03TLYQAB-05	INIA	Híbrido no convencional QPM
P2xP3	S07TLYAB-2/S03TLYQAB-03	INIA	Híbrido no convencional QPM
P2xP4	S07TLYAB-2/S03TLYQAB-05	INIA	Híbrido no convencional QPM
P3xP4	S03TLYQAB-03/S03TLYQAB-05	INIA	Híbrido no convencional QPM
Test 1	Himeca 3005	Himeca	Híbrido simple comercial
Test 2	DKB-399	Monsanto	Híbrido simple experimental

Los materiales parentales estuvieron conformados por cuatro variedades amarillas de maíz QPM desarrolladas por el Programa de Trópicos del CIMMYT, las cuales fueron seleccionadas en base a su vigor, adaptación y tolerancia a las enfermedades locales en evaluaciones previas. Los cruces directos entre los cuatro genotipos fueron efectuados de manera manual durante la época de sequía comprendida entre los meses de enero a abril del año 2015, en el INIA-CENIAP. El diseño dialélico utilizado para la formación de los híbridos no convencionales, corresponde a un dialélico balanceado con progenitores y sin recíprocos según el modelo $n(n-1)/2$, donde n es el número de progenitores.

El diseño experimental utilizado para la evaluación agronómica correspondió a un bloque completo al azar, con tres repeticiones. La unidad experimental estuvo representada por dos hileras de 4 m de longitud, espaciadas a 0,2 m entre plantas y 0,8 entre hileras, con una densidad de siembra inicial de 62.500 plantas·ha⁻¹. Las prácticas agronómicas empleadas correspondieron con las convencionales para el cultivo.

Durante el desarrollo del experimento se registró el rendimiento de grano (Rend) ajustado al 12 % de humedad y 80 % de desgrane,

tomando en cuenta el peso de campo, la humedad de cosecha, el porcentaje de desgrane y el área de la parcela cosechada. El Rend (kg·ha⁻¹) fue calculado de la siguiente manera:

$$Rend = PGP \cdot 0,8 \cdot \frac{10000 \text{ m}^2}{A} \cdot \left(\frac{(100 - Hum)}{88} \right)$$

donde PGP= peso de grano por parcela (kg); 0,8= porcentaje de desgrane; A= área de la parcela cosechada; Hum= humedad del grano (%) a la cosecha; 88= valor utilizado para calcular rendimiento de grano al 12 %.

Adicionalmente, se registraron las siguientes variables: altura de planta (AP, desde el suelo hasta la base de la hoja bandera), altura de mazorca (AM, desde el suelo hasta el punto de inserción de la mazorca superior), días a floración masculina (FM, desde la siembra hasta que el 50 % de las plantas iniciaron la liberación de polen), días a floración femenina (FF, desde la siembra hasta que el 50 % de las plantas presentaron estigmas receptivos), acame (AC, porcentaje de plantas caídas o quebradas en relación con el número de plantas en la parcela), mala cobertura de la mazorca (MC, porcentaje de mazorcas con cobertura deficiente en la zona apical en relación con el número total de mazorcas) y mazorcas podridas (MP, porcentaje de mazorcas con pudrición en relación con el número total de mazorcas, considerando una

mazorca como podrida cuando el daño fue superior al 10 %). El análisis de la varianza fue realizado en base a la media de cada unidad experimental, utilizando el procedimiento GLM del programa SAS, versión 9.3 (SAS Institute, Cary, NC, USA). Cada variable fue sometida al cumplimiento de los supuestos del análisis de la varianza. En los casos donde fueron detectadas diferencias significativas, se aplicó la prueba de medias de Tukey. Para estimar los efectos de aptitud combinatoria se utilizó el método II, y efectos fijos (modelo I) de Griffing (1956), donde el análisis de los genotipos es descompuesto en su efecto para ACG y ACE, según el modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + G_j + S_{ij} + B_k + (GB)_{ijk} + \left(\frac{1}{rn}\right) \sum_k E_{ijk}$$

donde Y_{ijk} = observación sin distinguir los padres ($i=j$); μ = efecto de la media general; G_i = efecto de ACG del genotipo i ; G_j = efecto de ACG del genotipo j ; S_{ij} = efecto de ACE entre genotipos i y j con $S_{ij}= S_{ji}$; B_k = efecto del bloque; GB = interacciones genotipos ij en el bloque K ; r = repeticiones; n = plantas dentro de la parcela; E_{ijk} = error experimental en observación ij en el bloque k .

La importancia relativa de ACG y ACE fue evaluada con la fórmula $[2*CM_{ACG}] / [2*CM_{ACG}+CM_{ACE}]$ (Baker, 1978), donde CM_{ACG} = cuadrado medio de la ACG, y CM_{ACE} = cuadrado medio de la ACE.

La heterosis (h , %) fue calculada mediante:

$$\left[\frac{F_1 - M_p}{M_p} \right] \cdot 100$$

donde F_1 = valor medio de desempeño del híbrido; M_p = valor medio de los padres para la cruz

La heterobeltiosis (h' , %) fue calculada mediante:

$$\left[\frac{F_1 - M_{mp}}{M_{mp}} \right] \cdot 100$$

donde F_1 = valor medio de desempeño del híbrido; M_{mp} = valor medio del mejor padre involucrado en la cruz

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Desempeño de los genotipos. Se encontraron diferencias significativas ($P \leq 0,05$) entre genotipos para todas las variables, con excepción de altura de planta, altura de mazorca y acame (Cuadro 2), indicando una amplia variabilidad entre los tratamientos. El uso de estas variables es ideal para la elección de genotipos, combinando características como rendimiento y aquellas que van en detrimento del mismo, como es el caso de mazorcas con mala cobertura y podridas.

El rendimiento osciló entre 5217,7 y 9015,4 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ con una media de 6639,0 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ y un coeficiente de variación de 13,39 %, mientras que para los híbridos no convencionales QPM, el rendimiento medio fue de 6709,5 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, siendo un 15 % superior al rendimiento medio de sus progenitores (5810,0 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$). Por otro lado, los testigos presentaron un rendimiento medio de 8085,0 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$.

Al ser comparados los híbridos no convencionales QPM evaluados con los testigos, se evidencia una superioridad de éstos últimos en términos de rendimiento, lo cual se explica al detallar su composición genética donde se observa que son híbridos simples, con progenitores altamente homocigóticos y de grupos heteróticos contrastantes. En tal sentido, para este estudio la elección de éstos no fue la más acertada ya que su desempeño en rendimiento siempre va a ser muy superior al ser comparado con híbridos intervarietales.

Los híbridos S07TLYAB-1/S07TLYAB-2 (7630,9 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) y S07TLYAB-2/S03TLYQAB-05 (7605,3 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) fueron los que mostraron mejor desempeño en rendimiento, siendo sólo superados en un 18 % por el testigo DKB-399 (9015,4 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), el que resultó 35 % superior a la media del ensayo. Igual atención merece el híbrido S07TLYAB-2/S03TLYQAB-03 (6693,6 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) y la variedad S07TLYAB-2 (6607,5 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) al presentar rendimiento superior a la media del ensayo. Esta última es interesante por ser una de las variedades progenitoras, llegando a ser más productiva que otros híbridos no convencionales evaluados (Cuadro 3). De acuerdo a estos resultados, estos híbridos no convencionales deben ser seleccionados para

Guzmán et al. Aptitud combinatoria y heterosis en maíz con alto contenido de proteína

evaluar otras características agronómicas, con el fin de identificar aquellas que continuarían en el proceso de autofecundación.

Los valores medios de altura de planta oscilaron entre 225,50 y 245,75 cm, mientras que la altura de mazorca osciló entre 115,00 y 128,75 cm. El híbrido S03TLYQAB-03/S03TLYQAB-05 y los progenitores S03TLYQAB-03 y S03TLYQAB-05 fueron los que mostraron menor AP y AM. Desde el punto de vista agronómico es deseable que la inserción de la mazorca esté en el tercio medio de la planta

lo cual coincide con un valor AM/AP de 0,5. Tanto los progenitores como híbridos no convencionales QPM, presentaron valores que oscilaron entre 0,51 y 0,52 (datos no mostrados), siendo estos resultados ideales para la selección de genotipos.

La relación de altura de planta y altura de mazorca tiene una alta correlación con el acame, por lo que los programas de mejoramiento para los trópicos enfocan la selección de genotipos con alturas de mazorca que no sobrepasen 125 cm.

Cuadro 2. Cuadros medios, media y coeficiente de variación para variables de interés agronómico en híbridos no convencionales de maíz QPM. Año 2015

	gl	Rend (kg·ha ⁻¹)	AP (cm)	AM (cm)	FM (dds)	FF (dds)	AC (%)	MC (%)	MP (%)
CM _{Genotipo}	11	4129299**	187,47ns	77,92 ns	1,27*	3,18**	9,09 ns	40,78*	43,16**
CM _{Repetición}	3	4971053	154,68	54,46	2,33	0,35	21,11	23,90	29,17
CM _{Error}	33	790452	102,50	40,88	0,57	0,64	7,92	18,33	13,95
Media _{Híbridos}		6709,53	235,08	120,96	55,96	56,79	2,82	6,11	7,07
Media _{Progenitores}		5810,10	234,63	120,44	56,00	57,19	3,12	3,55	4,57
Media _{Testigos}		8085,00	241,37	125,13	56,13	56,13	2,77	4,29	6,14
Media _{General}		6639,0	235,98	121,48	56,00	56,81	2,91	4,95	6,08
C.V. (%)		13,39	4,29	5,26	1,35	1,41	96,58	86,46	61,42

CM: cuadrado medio; Rend: rendimiento; AP: altura de planta; AMz: altura de mazorca; FM: floración masculina; FF: floración femenina; AC: acame; MC: mala cobertura; MP: mazorcas podridas; dds: días después de siembra.

* y **: significativo para P<0,05 y P<0,01, respectivamente

Cuadro 3. Valores medios de variables de interés agronómico en genotipos no convencionales de maíz QPM. Año 2015

Genotipo	Rend (kg·ha ⁻¹)	AP (cm)	AMz (cm)	FM (dds)	FF (dds)	Acame (%)	MCob (%)	MzPod (%)
P1	5785,6 bc	245,50 a	125,50 a	56,50 ab	58,75 a	1,25 a	4,51 ab	4,47 ab
P2	6607,5 bc	238,50 a	125,00 a	56,00 abc	57,00 abc	3,98 a	2,40 ab	3,49 ab
P3	5217,7 c	226,00 a	115,00 a	55,75 bc	56,25 bc	3,94 a	4,46 ab	5,63ab
P4	5629,6 bc	228,50 a	116,25 a	55,75 bc	56,75 bc	3,30 a	2,83 ab	4,70 ab
P1xP2	7630,9 ab	231,00 a	117,75 a	56,00 abc	57,50 ab	1,93 a	3,35 ab	3,68 ab
P1xP3	6107,6 bc	236,50 a	121,75 a	55,50 bc	57,25 ab	1,73 a	9,81 ab	10,86 ab
P1xP4	6030,7 bc	239,00 a	124,00 a	56,00 abc	56,50 bc	1,79 a	3,95 ab	7,16 ab
P2xP3	6693,6 bc	238,50 a	123,00 a	57,00 a	57,25 ab	6,64 a	5,44 ab	5,58 ab
P2xP4	7605,3 ab	240,00 a	123,75 a	55,50 bc	56,50 bc	2,10 a	2,61 ab	2,87 b
P3xP4	6189,1 bc	225,50 a	115,50 a	55,75 bc	55,75 bc	2,78 a	11,51 a	12,31 a
Test 1	7154,6 abc	237,00 a	121,50 a	55,25 c	55,25 c	3,69 a	7,75 ab	9,89 ab
Test 2	9015,4 a	245,75 a	128,75 a	57,00 a	57,00 abc	1,86 a	0,83 b	2,38 b

Rend: rendimiento; AP: altura de planta; AMz: altura de mazorca; FM: floración masculina; FF: floración femenina; AC: acame; MC: mala cobertura; MP: mazorcas podridas; dds: días después de siembra. Letras diferentes indican diferencias estadísticas entre genotipos según la prueba de Tukey (P<0,05)

La media de floración masculina fue 56,0 dds, con valores que oscilaron entre 55,2 y 57,0 dds, mientras que la floración femenina osciló entre 55,3 y 58,8 dds, con una media de 56,8 dds. El testigo Himeca 3005 fue el más precoz en iniciar la floración. El intervalo antesis-emisión de

estigmas (ASI, por sus siglas en inglés), el cual se deriva de la diferencia a partir de FM y FF, es un indicador de la sincronía existente en la planta para una buena fecundación. Para este estudio, en promedio, ASI fue menor o igual a uno, siendo este un carácter de gran interés a la hora de

seleccionar genotipos para realizar cruzamientos. La alta sincronía entre los materiales evaluados hace que esta variable sea considerada de gran importancia en la selección de genotipos para la realización de cruza, y así mantener altos y eficientes niveles de polinización y fecundación.

El acame medio no superó el 3 %, siendo el parental S07TLYAB-1 y el híbrido S07TLYAB-1/S03TLYQAB-03 los que presentaron menores valores con 1,25 y 1,13 %, respectivamente. Los híbridos S07TLYAB-1/S07TLYAB-2 y S07TLYAB-2/S03TLYQAB-05 de alto rendimiento mostraron un AC inferior a la media del ensayo. En Venezuela, donde se dispone de grandes áreas de cultivo de maíz, mayormente mecanizadas, es preponderante el desarrollo de genotipos con bajos porcentajes de acame. El acame, mala cobertura y pudrición de mazorca, son características de alto interés para los programas de fitomejoramiento, por ir en detrimento de la producción, causando pérdidas en la cosecha e incrementando los costos de producción.

En los trópicos, generalmente se presentan precipitaciones en época de llenado de grano y maduración fisiológica, por lo tanto, una buena cobertura de mazorca es de gran importancia, ya que su deficiencia predispone un mayor daño de

pudrición de mazorca, por la alta humedad y alta temperatura en el ambiente, promoviendo la aparición de enfermedades en el grano, causadas por hongos principalmente *Fusarium* spp. y *Aspergillus* spp. Se observaron diferencias significativas entre genotipos para mala cobertura de la mazorca y mazorcas podridas. En promedio, los híbridos no convencionales QPM aumentaron ligeramente con respecto a los valores reportados para estas mismas características en los progenitores (Cuadro 3), sin llegar a sobrepasar 7 %, en promedio. El híbrido S07TLYAB-2/S03TLYQAB-05 fue el que presentó menores valores de MC y MP, no siendo mayor a 3 % para ambos casos.

Análisis dialélico

Estimación de la aptitud combinatoria. Se observan diferencias significativas ($P \leq 0,05$) para el efecto de cruza para las variables rendimiento, floración femenina y mazorcas podridas. Con respecto a la ACG, se encontraron diferencias significativas para todas las variables, con excepción de floración masculina, acame y mala cobertura de la mazorca; por otro lado, se encontraron efectos significativos ($P \leq 0,05$) de ACE únicamente para rendimiento (Cuadro 4).

Cuadro 4. Cuadrados medios del análisis dialélico de variables de interés agronómico para seis cruza de maíz y sus cuatro progenitores. Año 2015

FV	gl	Rend	AP	AM	FM	FF	AC	MC	MP
Repetición	3	12911104,15**	237,47	101,70*	2,29*	0,30	23,81*	62,65	28,62
Cruza	9	4659794,04**	181,07	69,38	0,86	2,71**	10,35	348,90	40,24*
ACG	3	6972402,84**	294,67*	106,08*	0,46	5,89**	18,17	129,08	49,26*
ACE	6	3503489,64*	124,27	51,04	1,06	1,12	6,44	219,82	35,73
Error	27	1282335,78	91,32	34,07	0,61	0,69	7,99	584,86	15,54
ACG:ACE		0,80	0,83	0,81	0,46	0,91	0,85	0,54	0,73

Rend: rendimiento; AP: altura de planta; AMz: altura de mazorca; FM: floración masculina; FF: floración femenina; AC: acame; MC: mala cobertura; MP: mazorcas podridas. * y **: significativo para $P \leq 0,05$ y $P \leq 0,01$, respectivamente

Baker (1978) sugirió una relación entre ACG y ACE para inferir la importancia de estas sobre el comportamiento de las progenies. Valores cercanos a la unidad, indican una mayor previsibilidad del comportamiento basado solamente en la ACG. Para este estudio, la contribución de la suma de cuadrados de ACG a la variación fue superior a la presentada por la ACE para todas las variables estudiadas, con excepción de la floración masculina y mazorcas podridas.

Para el resto de las variables, la contribución de ACG fue de 80 % (Rend), 83 % (AP), 81 %

(AM), 91 % (FF), 85 % (AC) y 73 % (MP). La proporción relativa de los efectos de ACG y ACE determinada por los cuadrados medios, indica el tipo de acción génica (Antuna et al., 2003) donde la ACG está asociada principalmente con efectos aditivos y la ACE a efectos no aditivos; por lo tanto, con los resultados presentados se puede inferir que la varianza genética aditiva fue mayor que la no aditiva. En general, el análisis de los cuadrados medios muestra que los efectos genéticos aditivos (ACG) fueron de mayor expresión en el rendimiento de grano y el resto de

Guzmán et al. Aptitud combinatoria y heterosis en maíz con alto contenido de proteína

las variables, con excepción de FM, indicando la importancia relativa de la acción génica aditiva sobre los efectos no aditivos (Pswarayi y Vivek, 2008).

El tipo de acción génica predominante para rendimiento, puede ser variable, y puede verse influenciado por los progenitores, el ambiente y la interacción entre ambos. Beck et al. (1991) reportaron mayores efectos genéticos aditivos en germoplasma QPM subtropical y templado del CIMMYT; igualmente, Vasal et al. (1993) reportaron la existencia de mayores efectos genéticos aditivos en germoplasma QPM tropical y subtropical precoz. Por otro lado, San Vicente et al. (1998) reportaron un alto efecto de genes no aditivos sobre aditivos entre cruza dialélicas de poblaciones tropicales mejoradas de maíz, para la variable rendimiento. De la misma manera, Bhatnagar et al. (2004) señalan mayores efectos genéticos no aditivos en líneas de maíz QPM de zonas subtropicales y templadas.

Un amplio rango de variabilidad fue observado para los efectos de ACG entre los progenitores (Cuadro 5). Para rendimiento, los efectos de la ACG osciló entre -625,63 (S03TLYQAB-03) y 676,7 kg·ha⁻¹ (S07TLYAB-2). Los progenitores con valores positivos de ACG fueron S07TLYAB-2 y S07TLYAB-1. Estos resultados indican que ambas variedades tienen una alta contribución en la expresión del rendimiento en sus progenies, y que los efectos aditivos son los más importantes. Por lo tanto, podrían incluirse en un programa de mejoramiento genético de maíz, para contribuir con alelos superiores para rendimiento (Preciado et al., 2005; Guillén et al., 2009). Ambos progenitores presentaron valores deseables para el resto de las variables evaluadas, con especial énfasis en AC (-1,13 %) para S07TLYAB-1 y MC (-1,54 %) y MP (-1,88 %) para S07TLYAB-2. El progenitor S03TLYQAB-05 presentó valores altos y deseables de ACG para las variables FM y FF, con -0,19 y -0,42 dds, respectivamente.

Cuadro 5. Efectos de la actitud combinatoria general (ACG) de cuatro genotipos de maíz progenitores para variables de interés agronómico

Genotipo	Rend	AP	AM	FM	FF	AC	MC	MP
S07TLYAB-1	76,72	3,83	1,79	0,10	0,67	-1,13	0,12	0,05
S07TLYAB-2	676,70*	2,00	1,79	0,10	0,08	0,65	-1,54	-1,88
S03TLYQAB-03	-625,63	-3,66	-2,25	-0,02	-0,33	0,72	1,71	1,60
S03TLYQAB-05	-127,78	-2,16	-1,33	-0,19	-0,42	-0,24	-0,28	0,23
Error estándar (SE)	200,18	1,68	1,03	0,13	0,14	0,49	0,82	0,69

Rend: rendimiento; AP: altura de planta; AMz: altura de mazorca; FM: floración masculina; FF: floración femenina; AC: acame; MC: mala cobertura; MP: mazorcas podridas. * = significativo para P≤0,05

El efecto de la ACE para las características estudiadas fue variable para la mayoría de las cruza (Cuadro 6). Cinco de los híbridos mostraron efecto positivo de ACE para rendimiento. Las cruza de mayor ACE fueron S07TLYAB-1/S07TLYAB-2 (1089,77 kg·ha⁻¹), S07TLYAB-2/S03TLYQAB-05 (911,04 kg·ha⁻¹) y S03TLYQAB-03/S03TLYQAB-05 (643,86 kg·ha⁻¹). Como se esperaba, la cruza de mayor rendimiento fue la resultante de cruzar dos progenitores con alta ACG; sin embargo, este resultado puede ser visto como un falso positivo por el bajo número de localidades evaluadas. El híbrido S07TLYAB-1/S07TLYAB-2 presentó valores deseables de ACE para AP (-9,73 cm), AM (-6,58 cm), AC (-0,54 %), MC (-0,31%) y MP (-0,56 %).

La variable días a floración masculina y femenina, en su mayoría presentó valores negativos para ACE, lo cual indica que la

precocidad de los genotipos está controlada por efectos genéticos no aditivos y de tipo negativo, ya que las cruza fueron más precoces que sus progenitores. Los valores oscilaron entre -0,56 (S07TLYAB-1/S03TLYQAB-03) y 0,94 dds (S07TLYAB-2/S03TLYQAB-03) para FM y entre -0,70 (S07TLYAB-1/S03TLYQAB-05) y 0,55 dds (S07TLYAB-2/S03TLYQAB-03) para FF. La cruza con el valor más deseable de ACE para acame y mazorcas podridas fue S07TLYAB-2/S03TLYQAB-05, con valores de -1,26 y -1,56 %, respectivamente, mientras que para mala cobertura fue S07TLYAB-1/S03TLYQAB-05 con -0,97 %. La cruza S03TLYQAB-03/S03TLYQAB-05 incrementó en 4,7 % en promedio para MC y MP, lo cual es desfavorable por ir en detrimento del rendimiento. Para las variables acame, mala cobertura de mazorca y mazorcas podridas, es importante destacar que se deben seleccionar

aquellos progenitores o cruza con menor ACG y ACE, ya que así se estarían seleccionando aquellos genotipos que presentarían menores

porcentajes de estas características desfavorables para la producción.

Cuadro 6. Efectos de la actitud combinatoria específica (ACE) en genotipos progenitores y cruza híbridas de maíz QPM para variables de interés agronómico

Genotipo	Rend	AP	AM	FM	FF	AC	MC	MP
P1xP1	-870,84	2,93	1,17	0,32	0,47	0,57	-0,81	-1,69
P2xP2	-891,30	-0,40	0,67	-0,18	-0,12	-0,26	0,39	1,17
P3xP3	-391,74	-1,57	-1,25	-0,18	-0,03	-0,44	-4,04	-3,66
P4xP4	-924,48	-2,07	-1,83	0,15	0,63	0,84	-1,69	-1,83
P1xP2	1089,77	-9,73	-6,58	-0,18	-0,20	-0,54	-0,31	-0,56
P1xP3	357,84	1,43	1,46	-0,56	-0,03	-0,80	2,90	3,13
P1xP4	294,06	2,43	2,79	0,11	-0,70	0,21	-0,97	0,81
P2xP3	-218,21	5,27	2,71	0,94	0,55	2,32	0,19	-0,22
P2xP4	911,04	5,27	2,54	-0,39	-0,12	-1,26	-0,66	-1,56
P3xP4	643,86	-3,57	-1,67	-0,02	-0,45	-0,64	5,00	4,40

Rend: rendimiento; AP: altura de planta; AMz: altura de mazorca; FM: floración masculina; FF: floración femenina; AC: acame; MC: mala cobertura; MP: mazorcas podridas

Estimación de heterosis. La heterosis en relación con la media de los progenitores (h) y con el progenitor superior (h') se presentan en el Cuadro 7. Para la variable rendimiento, tanto la h y h' mostraron valores positivos para todas las cruza, con valores medio de 15,2 y 8,6 %, respectivamente. Las cruza que presentaron mayor heterosis fueron S07TLYAB-2/S03TLYQAB-05 (24,30 %) y S07TLYAB-1/S07TLYAB-2 (23,15 %); igualmente, éstas fueron las de mayor heterobeltiosis (≥ 15 %). Es importante destacar,

que ambas cruza fueron las de mayor ACE y poseen en su composición al progenitor S07TLYAB-2, que fue el que presentó mayor ACG. Resultados similares fueron reportados por Vancetovic et al. (2015) a partir de cruzamiento de razas tolerantes a sequía quienes señalan que las razas con mayor rendimiento *per se* fueron simultáneamente las de mayor heterosis. Según Miranda (1999), al trabajar con poblaciones de amplia base genética no consanguíneas, la heterosis no debería exceder el 20 %.

Cuadro 7. Heterosis (h) y heterobeltiosis (h') de seis cruza híbridas de maíz QPM para variables de interés agronómico

Cruza		Rend	AP	AM	FM	FF	AC	MC	MP
P1xP2	h	23,15	-4,55	-5,99	-0,44	-0,65	-26,42	-2,88	-7,64
	h'	15,49	-5,91	-6,18	-0,88	-2,13	-51,66	-25,62	-17,84
P1xP3	h	11,01	0,32	1,25	-1,11	-0,43	-33,46	118,97	114,99
	h'	5,57	-3,67	-2,99	-1,77	-2,55	-56,16	117,68	92,98
P1xP4	h	5,66	0,84	2,59	-0,22	-1,74	-21,58	7,48	56,04
	h'	4,24	-2,65	-1,20	-0,88	-3,83	-45,95	-12,49	52,28
P2xP3	h	13,21	2,69	2,50	2,01	1,10	67,60	58,73	22,39
	h'	1,30	0,00	-1,60	1,79	0,44	66,60	22,07	-0,89
P2xP4	h	24,30	2,78	2,59	-0,67	-0,22	-42,35	-0,38	-29,99
	h'	15,10	0,63	-1,00	-0,89	-0,88	-47,27	-8,05	-39,04
P3xP4	h	14,11	-0,77	-0,11	0,00	-0,89	-23,25	215,72	138,41
	h'	9,94	-1,31	-0,65	0,00	-0,89	-29,42	158,25	118,81

Rend: rendimiento; AP: altura de planta; AMz: altura de mazorca; FM: floración masculina; FF: floración femenina; AC: acame; MC: mala cobertura; MP: mazorcas podridas

Según Ordas (1991) y Hallauer et al., (2010), la magnitud de la heterosis mostrada por un híbrido depende en gran parte de la divergencia genética de las variedades progenitoras de las cuales se derivaron; por tanto, la respuesta heterótica en este estudio fue

alta si se consideran las complejas mezclas y la amplia base genética de los materiales utilizados. Niveles similares de heterosis han sido señalados Hallauer et al. (2010), quienes resumieron 47 estudios independientes, con germoplasma mayormente templado y

encontraron que para rendimiento la heterobeltiosis promedio fue de 8,2 %.

En AP y AM se presentan valores de similar magnitud y signo para h y h' entre las cruzas, no superando el 2 % en promedio, lo cual es favorable ya que indica que los progenitores cuentan con una altura de planta y mazorca ideal para maíces tropicales. Las variables FM y FF mostraron valores de h y h' de igual magnitud tanto positivos como negativos en todas las cruzas. Por lo tanto, el ASI no se vio afectado, sin repercusiones negativas entre la aparición de estigmas y la anthesis. Resultados similares han sido reportados previamente por Saleh et al. (2002). Para la variable acame, se encontraron valores favorables de h y h' en todas las cruzas, a excepción del híbrido S07TLYAB-2/S03TLYQAB-03, donde la heterosis se vio incrementada en 66 %. En mala cobertura de mazorca y pudrición de mazorca sólo se encontraron valores de h y h' favorables para los híbridos S07TLYAB-1/S07TLYAB-2 y S07TLYAB-2/S03TLYQAB-05, siendo en esta última la disminución en casi un 30 % para MP. Por el contrario, el híbrido S03TLYQAB-03/S03TLYQAB-05 vio incrementarse la h y h' en 215,7 y 158,2 % para MC y en 138,4 y 118,8 % para MP, respectivamente.

CONCLUSIONES

Se reveló la existencia de variabilidad en rendimiento, floración masculina y femenina, cobertura de mazorca y mazorcas podridas entre los híbridos no convencionales QPM evaluados. El rendimiento medio fue 15 % superior a la media de sus progenitores. Los progenitores S07TLYAB-2 y S07TLYAB-1 mostraron valores favorables de ACG para rendimiento. Así mismo, presentaron buenos valores de ACG para las variables MC y MP en S07TLYAB-2, y AC para S07TLYAB-1. Ambas variedades son genéticamente complementarias, lo cual es de interés para futuros desarrollos de poblaciones e híbridos mediante métodos inter-poblacionales. Los mejores híbridos por su ACE para rendimiento fueron S07TLYAB-1/S07TLYAB-2, S07TLYAB/S03TLYQAB-05 y S07TLYAB-2/S03TLYQAB-03. Igualmente, estos híbridos fueron los de mayor heterosis y heterobeltiosis, y en su composición poseen al progenitor S07TLYAB-2. Se destaca la importancia de los efectos aditivos sobre los no aditivos para los genotipos evaluados. Los

resultados señalan genotipos potenciales que podrían sentar bases el desarrollo de nuevas variedades e híbridos con alta calidad de proteínas.

LITERATURA CITADA

1. Antuna, G., F. Rincón, E. Gutiérrez, N. Ruiz y L. Bustamante. 2003. Componentes genéticos de caracteres agronómicos y de calidad fisiológica de semillas de líneas de maíz. *Rev. Fitotecnia Mexicana* 26: 11-17.
2. Baker, R. 1978. Issues in diallel analysis. *Crop Sci.* 18: 533-536.
3. Beck, D.L., S.K. Vasal y J. Crossa. 1991. Heterosis and combining ability among subtropical and temperate intermediate maturity maize germplasm. *Crop Sci.* 31: 68-73.
4. Bhatnagar, S., F.J. Betran y L.W. Rooney. 2004. Combining abilities of quality protein maize inbreds. *Crop Sci.* 44: 1997-2005.
5. Crow, J.F. y J. Kermicle. 2002. Oliver Nelson and quality protein maize. *Genetics* 160: 819-821.
6. Falconer, D. y T. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman, Harlow, UK.
7. FAO. 2001. Human energy requirements. Report of a joint FAO/WHO/UNU expert consultation. Food and Nutrition Technical Report Series No. 1. FAO, Rome. 103 p.
8. Fedegro. 2015. Indicadores de la producción. <http://www.fedegro.org/produccion> (consulta del 28/07/2017).
9. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Aust. J. Biol. Sci.* 9: 463-493.
10. Guillén-de La Cruz, P., E. de La Cruz-Lázaro, G. Castañón-Nájera, R. Osorio-Osorio, N.P. Brito-Manzano, A. Lozano-del Río y U. López-Noverola. 2009. Aptitud combinatoria general y específica de germoplasma tropical de maíz. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 10: 101-107.
11. Guimaraes, P., M. Paes y C. Pacheco. 2007. Retrospectiva dos quarenta anos do milho Opaco 2. *EMBRAPA* 68. Sete Lagoas, Brazil. 29 p.
12. Hallauer, A. 1990. Methods used in developing maize inbreds. *Maydica.* 35: 1-16.
13. Hallauer, A., M. Carena y J. Miranda-Filho. 2010. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Handbook of Plant Breeding 6.

- Springer. New York.
14. INN. 2014. Hoja de balance de alimentos 2010-2013. Instituto Nacional de Nutrición. Caracas. 279 p.
 15. Landaeta-Jiménez, M., C. Macías-Tomei, M. Fossi, M. García, M. Layrisse y H. Méndez-Castellano. 2002. Tendencia en el crecimiento físico y estado nutricional del niño venezolano. Arch. Venez. Puer. Pediatr. 65(1): 13-20.
 16. Lauderdale, J. 2000. Issues regarding targeting and adoption of quality protein maize (QPM). International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT). Mexico D.F. 30 p.
 17. Melani, M. y M. Carena. 2005. Alternative maize heterotic patterns for the Northern Corn Belt. Crop Sci. 45: 2186-2194.
 18. Mertz, E., L. Bates y O. Nelson. 1964. Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm. Science 145: 279-280.
 19. Miranda-Filho, J. 1999. Inbreeding depression and heterosis. In: J. Coors y S. Pandey (eds.) Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. ASA. Madison. WI. pp. 69-80.
 20. Okello, D.K., R. Manna, J. Imanywoha, K. Pixley y R. Edema. 2006. Agronomic performance and breeding potential of selected inbred lines for improvement of protein quality of adapted Ugandan maize germplasm. Afr. Crop Sci. J. 14(1): 37-47.
 21. Ordas, A. 1991. Heterosis in crosses between American and Spanish population of maize. Crop Sci. 31: 931-935.
 22. Orlovskaya, O., S. Kubrak, S. Vakula, L. Khotyleva y A. Kilchevsky. 2016. Marker-assisted identification of maize genotypes with improved protein quality. Russ. J. Genet. Appl. Res. 6:(4): 367-372.
 23. Paes, M. y M. Bicudo. 1995. Nutritional perspectives of quality protein maize. In: B. Larkins y E. Mertz (eds.). Proc. Inter. Symp. on Quality Protein Maize. 1964-1994. EMBRAPA/CNPMS. Sete Lagoas, Brazil. pp. 65-78.
 24. Panda, A., P. Zaidi, S. Rao y M. Raju. 2014. Efficacy of quality protein maize in meeting energy and essential amino acid requirements in broiler chicken production. J. Appl. Anim. Res. 42: 133-139.
 25. Pixley, K. y M. Bjarnason. 1993. Combining ability for yield and protein quality among modified endosperm opaque-2 tropical maize inbreds. Crop Sci. 33: 1229-1234.
 26. Preciado, R., A. Terrón, N. Gómez y E. Robledo. 2005. Componentes genéticos en poblaciones heteróticamente contrastantes de maíz de origen tropical y subtropical. Agronomía Mesoamericana 16(2): 145-151.
 27. Pswarayi, A. y B. Vivek. 2008. Combining ability amongst CIMMYT's early maturing maize (*Zea mays* L.) germplasm under stress and non-stress conditions and identification of testers. Euphytica 162: 353-362.
 28. Saleh G., D. Abdullah y A. Anuar. 2002. Performance, heterosis and heritability in selected tropical maize single, double and three-way cross hybrids. J. Agr. Sci. 138: 21-28.
 29. San Vicente, F., C. Marín y D. Díaz. 2005. Estabilidad del rendimiento y potencial agronómico de híbridos de maíz de alta calidad de proteínas (QPM) en Venezuela. Agronomía Tropical 55(3): 397-410.
 30. San Vicente, F., A. Bejarano, C. Marín y J. Crossa. 1998. Analysis of diallel crosses among improved tropical white endosperm maize population. Maydica 43: 147-153.
 31. Torres-Cárdenas, M., B. Pérez, M. Landaeta-Jiménez y M. Vásquez-Ramírez. 2011. Consumo de alimentos y estado nutricional según estrato socioeconómico en una población infantil de Caracas. Arch. Venez. Puer. Ped. 74(2): 54-61.
 32. Vasal, S., G. Srinivasan, S. Pandey, F. González, J. Crossa, J. y D. Beck. 1993. Heterosis and combining ability of CIMMYT's quality protein maize germplasm. Crop Sci. 33: 46-51.
 33. Vasal, S. 2002. Quality protein maize: overcoming the hurdles. J. Crop Prod. 6:193- 227.
 34. Vancetovic, J., S. Bozinovic, D. Ignjatovic-Micic, N. Delic, N. Kravic y A. Nikolic. 2015. A diallel cross among drought tolerant maize populations. Euphytica 205: 1-16.
 35. WHO (World Health Organization). 2007. Protein and amino acid requirements in human nutrition. 1764 Report of a joint WHO/FAO/UNU expert consultation. WHO Technical Report Series No. 935. Geneve, Italy. 265 p.