



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**CRUZAMIENTOS DIALÉLICOS E IDENTIFICACIÓN DE HABILIDAD
COMBINATORIA GENERAL Y ESPECÍFICA DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS DE
MAÍZ.**

JULIO QUIROGA CARDONA

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
ESCUELA DE POSTGRADOS
SEDE PALMIRA
Noviembre de 2014**

**CRUZAMIENTOS DIALÉLICOS E IDENTIFICACIÓN DE
HABILIDAD COMBINATORIA GENERAL Y ESPECÍFICA
DE LÍNEAS ENDOGÁMICAS DE MAÍZ.**

JULIO QUIROGA CARDONA

**Tesis de grado para optar al título de:
Magister en Ciencias Agrarias**

**Directores:
EDGAR IVAN ESTRADA., Ms.C.
Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira**

**Línea de Investigación:
Fitomejoramiento**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
ESCUELA DE POSTGRADOS
SEDE PALMIRA
Noviembre de 2014**

A:

Elizabeth Regina Cassalet Bustillo.

El experimentador que no sabe lo que está buscando no comprenderá lo que encuentra.

Claude Bernard.

Agradecimientos

El autor expresa sus agradecimientos a:

La empresa productora de semillas Sem Latam S.A, por permitirme ser partícipe de su área de investigación.

A los Directores de la tesis, Doctor Edgar Iván Estrada Salazar y Doctor José Ariel Gutiérrez Forero, por su instrucción técnica y científica en el desarrollo del presente trabajo.

Especial agradecimiento a la Doctora Elizabeth Regina Cassalet Bustillo y al Doctor Clímaco Cassalet Dávila, por depositar su confianza y creer en mí.

A todas las personas que de alguna u otra forma fueron partícipe en la realización de este trabajo.

Resumen

Las distintas empresas productoras de semillas, desde hace mucho tiempo han estado en la búsqueda de las mejores combinaciones híbridas con aras de obtener rendimientos cada vez más altos. El objetivo base del presente trabajo estuvo encaminado a probar cinco líneas endogámicas (S3) de grano amarillo y cinco de grano blanco y poder detectar en ellas combinaciones híbridas sobresalientes que permitieran en un futuro lograr su explotación comercial.

No obstante, los resultados obtenidos mostraron que los progenitores seleccionados para la evaluación no fueron los más adecuados, ya que las combinaciones híbridas resultantes no fueron significativamente diferentes de cero para el carácter rendimiento, sin embargo con los valores obtenidos se reafirmó que los efectos genéticos aditivos son los que gobiernan la expresión del carácter rendimiento.

Se avanzó en la clasificación de las diez accesiones evaluadas, puesto que se identificó que su manifestación en heterosis no es sobresaliente, permitiendo deducir que su variabilidad genética no es muy amplia, conllevando a que se clasifiquen dentro del mismo grupo heterótico.

Desde esta perspectiva, se hace importante contar con herramientas moleculares que permitan reafirmar que la base genética del germoplasma en estudio es estrecha, y de esta manera poder avanzar en mecanismos que conlleven al enriquecimiento de la variabilidad genética del germoplasma.

Abstract

The various seed companies, have long been in search of the best hybrid combinations with hopes of attaining ever higher yields. The basic objective of the present study was aimed to test five inbred lines (S3) of yellow corn and white corn and five of them outstanding to detect hybrid combinations that allow in the future to achieve its commercial exploitation.

However, the results showed that the parents selected for evaluation were not the most appropriate, since the resulting hybrid combinations were not significantly different from zero for performance character, but with the values obtained reaffirmed that additive genetic effects are those that govern the expression of performance character.

Progress was made in the classification of the ten accessions evaluated, since it was identified that its manifestation in heterosis is not outstanding, allowing conclude that genetic variability is not very large , leading to that are classified within the same heterotic group.

From this perspective, it is important to have molecular tools to reaffirm that the genetic base of the germplasm under study is narrow, and thus to advance mechanisms that lead to the enrichment of the genetic variability of germplasm.

Tabla de contenido

	Pág.
Resumen	VII
Abstract	VIII
Lista de tablas	XI
1. Introducción	13
2. Importancia del Maíz	15
Origen y Distribución	15
Importancia del maíz en Colombia	16
2.1 Mejoramiento Genético del Maíz	19
Hibridación	19
Tipos de Híbridos	20
Híbridos Convencionales	20
Híbridos no Convencionales	21
2.2 Habilidad Combinatoria	22
Habilidad Combinatoria General (H.C.G)	23
Habilidad Combinatoria Específica (H.C.E).....	23
Heterosis y su Importancia	24
Teorías que Explican la Heterosis	25
2.3 Cruzamientos Dialélicos	27
Metodología de Análisis de los Cruzamientos Dialélicos	29
Metodología Griffing.....	29
Modelo I (Fijo).....	29
Modelo II (Aleatorio).....	30
Método 1 Griffing	30
Método 2 Griffing	30
Método 3 Griffing	31
Método 4 Griffing	31
Metodología Hayman	32
Metodología de Gardner y Eberhart.....	33
Metodología de Hallauer y Miranda.....	33
3. Materiales y Métodos	35
Localización.....	35
Establecimiento del Ensayo	35
Características Climáticas	36
Manejo Agronómico	36
Material Genético	37
Variables Evaluadas.....	38
Análisis de Datos.....	41
4. Resultados y Discusión	44
4.1 Genotipos de Grano Amarillo	44
Comportamiento General	44
Análisis de Habilidad Combinatoria General (H.C.G)	48

Análisis de Habilidad Combinatoria Específica (H.C.E)	51
Análisis de la Heterosis y Heterobeltiosis	53
4.2 Genotipos de Grano Blanco	57
Comportamiento General	57
Análisis de Habilidad Combinatoria General (H.C.G)	61
Análisis de Habilidad Combinatoria Específica (H.C.E)	63
Análisis de la Heterosis y Heterobeltiosis	64
5. Conclusiones	67
6. Recomendaciones	69
7. Bibliografía	¡Error! Marcador no definido.

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1. Datos climatológicos zona de influencia estación meteorológica Rozo. Red Meteorológica Automatizada – RMA del Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia (Cenicaña).	36
Tabla 2. Identificación de las líneas amarillas seleccionadas para el establecimiento del ensayo.....	37
Tabla 3. Identificación de las líneas blancas seleccionadas para el establecimiento del ensayo.	38
Tabla 4. Análisis dialélico propuesto por Hallauer y Miranda, (1981) para una sola localidad.....	42
Tabla 5. Cuadrados medios y significancia estadística de variables de líneas de maíz amarillo y sus respectivos cruzamientos.	44
Tabla 6. Cuadrados medios y significancia estadística de variables del componente rendimiento y enfermedades de líneas de maíz amarillo y sus respectivos cruzamientos.	46
Tabla 7. Efectos de Habilidad Combinatoria General (H.C.G) en las cinco líneas de endospermo amarillo evaluadas.	49
Tabla 8. Efectos de Habilidad Combinatoria Especifica (H.C.E) para cada una de las variables respuesta en las cinco líneas de endospermo amarillo evaluadas. ..	52
Tabla 9. Heterosis en temimos de porcentaje (%) para cada una de las variables respuesta evaluadas en cada uno de los cruzamiento de endospermo amarillo. ...	53
Tabla 10. Heterobeltiosis en temimos de porcentaje (%) con respecto al mejor padre (>P) para cada una de las variables respuesta evaluadas en cada uno de los cruzamiento de endospermo amarillo.	55

Tabla 11. Cuadrados medios y significancia estadística de variables de líneas de maíz blanco y sus respectivos cruzamientos.....	58
Tabla 12. Cuadrados medios y significancia estadística de variables del componente rendimiento y enfermedades de líneas de maíz blanco y sus respectivos cruzamientos.	59
Tabla 13. Efectos de Habilidad Combinatoria General (H.C.G) en las cinco líneas de endospermo blanco evaluadas.	62
Tabla 14. Efectos de Habilidad Combinatoria Especifica (H.C.E) para cada una de las variables respuesta en las cinco líneas de endospermo blanco evaluadas.	63
Tabla 15. Heterosis en temimos de porcentaje (%) para cada una de las variables respuesta evaluadas en cada uno de los cruzamiento de endospermo blanco.	64
Tabla 16. Heterobeltiosis en temimos de porcentaje (%) con respecto al mejor padre (>P) para cada una de las variables respuesta evaluadas en cada uno de los cruzamiento de endospermo blanco.	65

1.Introducción

Después del trigo y el arroz, el maíz es el tercer cultivo más importante del mundo tanto en área como en producción. El maíz proporciona el 15% de los requerimientos de proteína en el mundo y 19% de las calorías, siendo el alimento básico de cientos de millones de personas en América Latina, Asia y África (Salazar, 2007).

En Colombia, el cultivo de maíz es de fundamental importancia para la generación de empleo rural y la ocupación del área agrícola nacional (FENALCE, 2004). Para el 2013 la producción nacional de maíz blanco y amarillo correspondió a 1.268.764 toneladas sembradas en 458.654 hectáreas. No obstante, la producción nacional no alcanza a suplir la demanda interna del grano; por lo tanto las importaciones de este cereal son el recurso que suple los requerimientos para el consumo nacional.

En 2013 las importaciones de maíz superaron los 3.5 millones de toneladas, de las cuales 89 mil toneladas correspondieron a importaciones de maíz blanco y 3.4 toneladas fueron de grano amarillo (FENALCE, 2014). La misma fuente reporta que del total de las importaciones registradas de maíz blanco, el 61% procede de Estados Unidos; de igual modo, las importaciones de grano amarillo provinieron en su mayor porcentaje de Argentina, este país aportó el 61% del grano amarillo que ingreso al país en 2013, el restante fue importado de países como Brasil y Estados Unidos. Es importante destacar que la industria de alimentos balanceados consume casi la totalidad de la demanda externa y cerca del 16% de la producción nacional (FENALCE, 2004).

A nivel nacional, los rendimientos por hectárea de maíz tecnificado alcanzaron un promedio de 3.6 toneladas por hectárea en 2014, que comparados con los rendimientos de otros países de zonas tropicales son bastante bajos, como el cerrado brasilero. Pero justamente la experiencia en esas regiones demuestra que el país puede llegar a producciones de más de siete toneladas por hectárea, tal

como hoy lo logran los agricultores líderes que cultivan semillas importadas por las casas multinacionales (FENALCE, 2004).

Por lo tanto, a medida que se logre la identificación de nuevas líneas y la generación de nuevos híbridos con alto potencial de rendimiento, se estima se puede llegar a sustituir parte del grano que ingresa al país a través de las importaciones provenientes de países como Estados Unidos y Argentina.

Bajo este enfoque, el objetivo principal del presente trabajo fue evaluar la capacidad de combinación genética general y específica de germoplasma de origen tropical propiedad la empresa privada SEM LATAM S.A, productora de semillas. Se analizó el comportamiento de cinco líneas endocriadas de endospermo amarillo y un número igual de endospermo blanco al igual que todas sus combinaciones híbridas posibles.

Este objetivo se llevó a cabo mediante la formación de todas las combinaciones híbridas posibles entre las líneas seleccionadas bajo la metodología del dialelo y su análisis se realizó siguiendo el análisis propuesto por Hallauer y Miranda (1981), citado por Salazar (2007). Este análisis permite descomponer las fuentes de variación entre padres, contraste de padres y cruzamientos, análisis de los cruzamientos únicamente y estos a su vez son descompuestos en habilidad combinatoria general (H.C.G) y habilidad combinatoria específica (H.C.E) con el fin de poder predecir las mejores combinaciones híbridas y que a futuro puedan tener la posibilidad de ser aprovechados desde el punto de vista comercial.

2.Importancia del Maíz

Origen y Distribución

Para algunos científicos el maíz proviene del teosinte, a través de la selección hecha por el hombre, pero otros defienden la hipótesis de que el maíz y el teosinte se derivaron de un mismo ancestro común. Independientemente de la corriente científica, hace algunos miles de años los indígenas americanos domesticaron el maíz, sometiéndolo a un proceso continuo de mejoramiento, donde las mejores plantas y semillas eran seleccionadas para ser sembradas nuevamente (Teichert Peske et.al, 2011).

El maíz, *Zea mays* L., es uno de los granos alimenticios más antiguos que se conocen. Pertenece a la familia de las Poáceas (Gramíneas), tribu Maydeas, y es la única especie cultivada de este género. Otras especies del género, comúnmente llamadas “teosinte” y las especies del género *Tripsacum* conocidas como arrocillo o maicillo son formas silvestres parientes de *Zea mays* y son clasificadas como del nuevo mundo porque su centro de origen está en América (Ripusudan L, 2001).

El maíz es uno de los cultivos de cereales más importantes del mundo debido a su amplia utilización y gran variedad y la mayor parte del maíz producido en países industrializados se utiliza como alimento para animales o para fines industriales, sin embargo este sigue siendo una importante fuente de alimento en muchas regiones en desarrollo del mundo (Bocanski J., 2011). Hoy en día, el maíz es el segundo cultivo del mundo por su producción, después del trigo, mientras que el arroz ocupa el tercer lugar.

En términos de rendimiento de grano por hectárea, el maíz es el primer cereal y es el segundo, después del trigo en producción total (Ripusudan L, 2001), y debido a su productividad y adaptabilidad, el cultivo del maíz se ha extendido rápidamente a

lo largo de todo el planeta después de que los españoles y otros europeos exportaran la planta desde América durante los siglos XVI y XVII. (Asturias, 2004).

Ripusudan L, (2001), afirma que la diversidad de los ambientes bajo los cuales es cultivado el maíz es mucho mayor que la de cualquier otro cultivo. Habiéndose originado y evolucionado en la zona tropical como una planta de excelentes rendimientos, hoy día se cultiva hasta los 58° de latitud norte en Canadá y en Rusia y hasta los 40° de latitud sur en Argentina y Chile. La mayor parte del maíz es cultivado a altitudes medias, pero se cultiva también por debajo del nivel del mar en las planicies del Caspio y hasta los 3800 msnm en la cordillera de los Andes. Más aún, el cultivo continúa expandiéndose a nuevas áreas y a nuevos ambientes.

Importancia del maíz en Colombia

Sobre la base de la existencia de dos tipos de cultivos, el tradicional y el tecnificado, se habla de que los sembradíos en áreas menores a 5 hectáreas corresponden a explotación tradicional, de la que hace parte aproximadamente, el 85% de la producción nacional. El sistema de siembra tecnificado se efectúa en superficies mayores a 5 hectáreas, en terrenos planos, bajo métodos mecanizados en materia de preparación de terrenos, siembra, aplicación de insumos y recolección, además del uso de semillas mejoradas. (Confecampo, 2014). De igual modo la misma fuente reporta que el cultivo de maíz blanco es el predominante en Colombia y su mayor consumo es debido a la industria de productos para el consumo humano y que ocupa un 65% de la siembra nacional frente a un 35% del maíz amarillo, el cual tiene como principal destino la industria de productos de consumo humano.

En Colombia, el cultivo de maíz es de fundamental importancia para la generación de empleo rural y la ocupación del área agrícola nacional (FENALCE, 2004).

Este es un cultivo caracterizado por su gran dispersión, puesto que se realiza en todos los departamentos del país en forma tradicional y en más de 10 de manera tecnificada (DANE, 2004).

En 2013 las importaciones de maíz superaron los 3.5 millones de toneladas, de las cuales 89 mil toneladas correspondieron a importaciones de maíz blanco y 3.4 millones de toneladas fueron de grano amarillo. (FENALCE, 2014). Observándose un aumento gradual con respecto a las importaciones registradas en 2012 que fueron del orden de 3.1 Millones, siendo Mercosur y Estados Unidos los principales orígenes del maíz importado.

Cabe destacar que son mayores las importaciones de maíz amarillo, las cuales son aproximadamente de 3 Millones de toneladas con tendencia creciente, en contraste con las de maíz blanco que son un poco más de 200 Mil toneladas y presentan una tendencia constante a lo largo del tiempo. (Superintendencia de industria y comercio, 2014).

La industria de alimentos balanceados para animales ha presentado grandes tasas de crecimiento jalado por la cadena avícola (Salazar, 2007). La evolución del sector de alimentos balanceados para animales en Colombia, siendo el maíz amarillo uno de los principales insumos, está asociada a la producción de alimentos para aves de corral, (Superintendencia de industria y comercio, 2014), es por esta razón que la producción de maíz nacional es un renglón tan importante para suplir la demanda de esta industria. De igual manera la utilización del grano amarillo para la producción de alimentos para el levante y engorde avícola destinado a la producción industrial de huevo y pollo se realiza exclusivamente con base en preparados.

No obstante, durante la década pasada, el sector mostró un proceso de diversificación en la producción, lo que le ha permitido entrar con nuevos productos en las líneas de acuicultura, mascotas y porcicultura.

Así mismo, el maíz blanco se utiliza para consumo humano y animal. El consumo humano no es directamente del grano, sino maíz transformado en arepas u otros alimentos que utilizan harina de maíz como materia prima. (Superintendencia de industria y comercio, 2014)

2.1 Mejoramiento Genético del Maíz

El fitomejoramiento ha desempeñado un papel fundamental en el avance de la civilización humana. (Crosbie, 2006), y es la selección como método de mejoramiento, considerada como la columna vertebral de mejoramiento de cultivos, y que podría haber sido la herramienta base, ya sea voluntaria o involuntaria por parte los primeros agricultores o aspirantes a agricultores (Murphy, 2007).

El mejoramiento de plantas es un término utilizado para describir la creación, selección y establecimiento de fenotipos superiores de especies vegetales. El desarrollo de cultivos mejorados debe responder a las necesidades tanto de los productores como de los consumidores. (Tiessen Favier, 2009) y las principales metas del mejoramiento de plantas, incluyendo a los cultivos agrícolas y hortícolas, se han enfocado a mejorar el rendimiento, la calidad nutricional y otras características de valor comercial. Es así que la transición del maíz a partir de una especie de maleza a una especie cultivada requirió años y la paciencia de los primeros mejoradores de maíz en función de las preferencias y entornos de los distintos asentamientos de nativos americanos y diferentes presiones de selección (Hallauer et. al, 2010).

Hibridación

El maíz durante el proceso de domesticación y cultivo, ha sido sometido a diferentes esquemas de mejoramiento, los cuales han mostrado ser eficientes en el desarrollo de las nuevas variedades de polinización libre e híbridos. Así, para finales del siglo pasado y principios del actual, el mejoramiento del maíz consistía únicamente en formas simples de selección masal. Posteriormente, se desarrollaron metodologías más eficientes como la selección de mazorca por surco combinada y la hibridación (Spague y Eberthart, 1977), citados por Yanez Guzman, (1993).

G.H. Shull, probablemente sea el científico público más conocido debido a sus inicios en la investigación de híbridos de maíz, cuyos registros se remontan a 1904, a la vez que la investigación se centraba en la herencia como base para la mejora de plantas y animales. Shull estudió la genética y su aplicación a la mejora vegetal. (Hallauer et. al, 2010)

Según Márquez (1988), citado por Heredia Rengifo, (2011) y Lemus Islas et. al, (2003), define a la hibridación como el aprovechamiento de la generación F1 del cruzamiento de dos poblaciones P1 y P2 (poblaciones parentales), P1 y P2 son dos poblaciones no emparentadas de la misma especie, pueden ser líneas endogámicas, variedades de polinización libre, variedades de polinización cruzada o también las mismas poblaciones F1.

Ripusudan L. (2001). Afirma que el desarrollo del maíz híbrido es indudablemente una de las más refinadas y productivas innovaciones en el ámbito del fitomejoramiento, y que esto ha dado lugar a que el maíz haya sido el principal cultivo alimenticio a ser sometido a transformaciones tecnológicas en su cultivo y en su productividad, rápida y ampliamente difundidas; ha sido también un catalizador para la revolución agrícola en otros cultivos.

Actualmente la revolución híbrida no está limitada a los cultivos de fecundación cruzada, donde se originó exitosamente, y el desarrollo de los híbridos se está difundiendo rápidamente a las especies autógamias (Ripusudan L, 2001).

Tipos de Híbridos

Existen diversos tipos de híbridos, y reciben su nombre dependiendo del tipo de cruzamiento y número de líneas que en este intervienen (FAO, 2000).

Híbridos Convencionales

Son los híbridos cuyos progenitores son endocriados al nivel de líneas puras. En la actualidad los híbridos simples, obtenidos entre dos líneas endocriadas no

relacionadas genéticamente, son los más usados comercialmente en los países desarrollados, los híbridos simples expresan mayor vigor híbrido y por lo general son los de mayor rendimiento. Además, proporcionan una máxima uniformidad en características agronómicas, como altura de planta y antesis que facilita la cosecha. La principal desventaja para cultivos como maíz es la baja producción de semilla del progenitor endocrizado femenino, en comparación con los otros tipos de híbridos. Sin embargo, en la actualidad las empresas de semillas han mejorado los esquemas de selección disminuyendo los efectos de endocria de las líneas progenitoras, manteniendo un mayor vigor de ellas y por lo tanto un incremento en la producción de semilla (FAO, 2000).

Los híbridos dobles y triples se utilizan como alternativa para reducir los costos en el precio de la semilla para sistemas agrícolas de mediana tecnología, y son más estables en rendimiento, menor interacción genotipo por ambiente. Los híbridos triples $(A \times B) \times C$, son producidos por cruzamiento de las líneas endocrizadas no relacionadas $(A \times B)$, usando el híbrido simple como progenitor femenino al cruzarla con una línea endocrizada (C) no relacionada. Los híbridos dobles $(A \times B) \times (C \times D)$, involucran en campo el cruzamiento de dos híbridos simples. (FAO, 2000).

Híbridos no Convencionales

Son híbridos cuyos progenitores no son endocrizados o, como mínimo, uno de los progenitores es endocrizado o una combinación de endocrizados y no endocrizados. Este tipo de híbridos ha sido desarrollado mayormente como una forma de identificar combinaciones híbridas en corto plazo, reducción de costos en la producción de la semilla F1 utilizando el progenitor femenino no endocrizado, y entrar al mercado de híbridos con líneas en proceso de endocria de un programa orientado hacia la obtención de híbridos convencionales. (FAO, 2000).

2.2 Habilidad Combinatoria

Fueron Davis (1927) y Jenkins y Brunson (1932), citados por Yanez Guzman (1993), quienes inicialmente aportaron ideas al respecto de la aptitud combinatoria; propusieron que la selección de líneas con buen comportamiento para la formación de híbridos se podría lograr al evaluar las cruzas de esas líneas con un probador común.

Las variaciones de habilidad combinatoria general y habilidad combinatoria específica proporcionan una estimación acciones de genes aditivos y no aditivos respectivamente, Falconer (1967), citado por Machikowa et.al, (2011).

La habilidad combinatoria es definida por Rojas et. al, (1986), como la capacidad de una línea para transmitir productividad conveniente a su progenie híbrida.

De la Rosa et. al, (2000), afirman que el conocimiento de la habilidad combinatoria, diversidad genética y heterosis del germoplasma de un programa de mejoramiento es esencial para desarrollar híbridos y variedades.

El análisis de la habilidad combinatoria general (H.C.G), permite identificar adecuadamente los progenitores con capacidad para transmitir sus caracteres deseables a la descendencia, y la habilidad combinatoria específica (H.C.E) posibilita conocer aquellas combinaciones híbridas F1 sobresalientes, originadas de cruzamientos entre variedades, línea o líneas por variedad. Igualmente este tipo de análisis facilita información sobre el tipo de acción génica que condiciona la expresión de un carácter, lo cual es básico en la escogencia del método de mejoramiento a seguir (Espitia et. al, 2006).

Mediante la aptitud combinatoria de los progenitores, el mejorador logra mayor eficiencia en su programa de mejoramiento, pues le permite seleccionar progenitores con un comportamiento promedio aceptable en una serie de cruzamientos e identificar combinaciones específicas con un comportamiento

superior a lo esperado, con base en el promedio de los progenitores que intervienen en el cruzamiento (De la Cruz et. al, 2009).

De igual manera, Gutiérrez et al. (2004) y Castañón Nájera et al. (2005), citados por De la Cruz et. al, (2010), mencionan que conocer la aptitud combinatoria de los progenitores, mejora la eficiencia de un programa de mejoramiento y que permite seleccionar progenitores con buen comportamiento promedio en una serie de cruzamientos, e identificar combinaciones específicas con un comportamiento superior a lo esperado.

Habilidad Combinatoria General (H.C.G)

La habilidad combinatoria general (H.C.G) según Sprague y Tatum (1942), citados por (Hernández Pérez et. al, 2011), definen el término como el comportamiento promedio de una línea en combinación híbrida, y Pohelmann (1974), citado por Rojas & Jiménez, (1986), la definen como el comportamiento de una determinada línea en una serie de combinaciones híbridas.

Mientras que Brown y Caligari (2008), definen la habilidad combinatoria general (H.C.G) como el parámetro que mide el desempeño promedio de las líneas parentales en combinación cruzada. Por lo tanto, H.C.G está relacionada con la proporción de la variación genética de tipo aditivo

Habilidad Combinatoria Específica (H.C.E)

La habilidad combinatoria específica (H.C.E), hace referencia a aquellos casos en los que ciertas combinaciones son relativamente mejores o peores de lo que se espera sobre la base del comportamiento medio de las líneas progenitoras involucradas según Sprague y Tatum (1942), citados por Hernández Pérez et. al, (2011).

Así mismo Brown y Caligari (2008), la definen como la porción restante del fenotipo observado que no se explica por la aptitud combinatoria general (H.C.G) de ambos padres que constituyen la progenie.

Heterosis y su Importancia

La heterosis es una razón importante para la industria del maíz comercial. Con los años, la mayoría de la comunidad científica ha atribuido heterosis a la dominancia o sobre dominancia, y recientemente los científicos han reportado que la epítasis y la interacción de genes son los principales contribuyentes (Budak et. al, 2002). En los últimos años se han propuesto dos importantes explicaciones de heterosis, estos incluyen la acción de genes sobre dominantes y acción génica de dominancia. Estas hipótesis fueron propuestas por primera vez en la primera parte del siglo 20.

Shull (1908, 1914), citado por Budak et. al, (2002) describió por primera vez este fenómeno después de observar la estimulación de la heterocigosidad en la división celular, crecimiento, y otros caracteres fisiológicos en el maíz (*Zea mays* L.).

Yu et. al, (1997), Graham et. al, (1998) y Tanksle et. al, (2000), citados por Budak et. al, (2002) afirman que la heterosis no es controlada por un único locus, si ese locus se comporta de una manera dominante o sobre dominantes, sino que múltiples loci en interacción y epítasis deben jugar un papel importante en el fenómeno del vigor híbrido.

El rendimiento de un híbrido está en función de los genes que recibe de sus dos padres, pero su fenotipo puede ser juzgado por su rendimiento en términos de la cantidad de heterosis expresada. Muchos mejoradores creen que la magnitud de la heterosis está directamente relacionada con el grado de diversidad genética entre los dos padres. En otras palabras, se supone que cuanto más diferentes sean los padres genéticamente mayor será la heterosis.

Para este fin, es común en la mayoría de los programas de hibridación, endocriar dos o más fuentes de germoplasma (grupos heteróticos), y el desarrollo se lleva a cabo dentro de cada fuente genética y sólo se combinan en la producción de nuevos cultivares híbridos. Por ejemplo, mejoradores de maíz en los Estados Unidos observaron heterosis significativa en el cruce de líneas mejoradas de Iowa tallos rígidos con germoplasma Lancaster. Desde ese descubrimiento, estos dos grupos heteróticos se han cruzado para desarrollar nuevas líneas pero, se han mantenido genéticamente separados para los parentales en desarrollo. (Brown & Caligari, 2008).

Teorías que Explican la Heterosis

La heterosis puede ser definida como el aumento de rendimiento de la descendencia en comparación con sus respectivos padres. Es decir, la progenie resultante de la hibridación es superior a cualquiera de sus dos padres (Budak et. al, 2002), y esta explicada básicamente por tres teorías.

Teoría de la Sobre dominancia

Shull y East (1908) citados por Vallejo et. al, (2002), afirmaron que la heterocigocidad de por sí, es necesaria para la completa expresión del vigor híbrido y por lo tanto el individuo más valioso es aquel que tiene más loci en estado heterocigoto. Esta teoría supone que es una expresión por efectos intralélicos, al interaccionar las reacciones enzimáticas que desencadenan simultáneamente el gen dominante "A" y el recesivo "a", cuya reacción enzimática total es mayor en el híbrido F1 de las de cada gen homólogo dominante y recesivo por separado.

Teoría de la Dominancia

Según esta teoría la heterosis se debe a la acción de genes con dominancia completa. El vigor híbrido es el resultado de reunir genes dominantes favorables. La heterocigocis no se considera favorable para la verdadera expresión de la

heterosis y teóricamente los individuos homocigotos para los genes favorables serán tan vigorosos como los heterocigotos para esos dos genes Vallejo et. al, (2002).

Teoría Epistática

Según Vallejo y Estrada (2002), la teoría epistática se basa en las interacciones enzimáticas de genes que están en diferentes loci para dar una heterosis positiva (transheterosis) o una heterosis negativa (cisheterosis) para la expresión de un carácter.

2.3 Cruzamientos Dialélicos

Los cruzamientos dialélicos son utilizados para estimar los efectos genéticos de las poblaciones en mejoramiento y la información analizada críticamente es valiosa para definir patrones heteróticos, los cuales constituyen una fuente de germoplasma para la generación de líneas élite de gran utilidad en un programa de mejoramiento dinámico (González et. al, 1997).

El término dialélico se ha atribuido a Danish, genetista quien utilizó por primera vez el diseño en el mejoramiento de animales. El término y el diseño en el mejoramiento de las plantas comenzó a ser usado a mediados de la década de 1950 (Brown & Caligari, 2008), y basados en los métodos de Mather (1949), la técnica de análisis de cruzamientos dialélicos entre padres homocigotos fue desarrollado por Jinks y Hayman (1953); Hayman (1954); Jinks (1954), citados por Dickinson et. al, (1956).

Entre los métodos existentes para evaluar las cualidades de un conjunto de progenitores se encuentran los diseños dialélicos propuestos por Griffing (1956), que permiten identificar las mejores combinaciones. Sprague y Tatum (1942) propusieron el método que incluye a las cruas dialélicas y que originó los conceptos de aptitud combinatoria general y específica (Hernández Pérez et. al, 2011).

El diseño de apareamiento en dialélico se ha usado de forma amplia en maíz que en otras especies. Puede ser muy útil si se analiza e interpreta correctamente. Sin embargo el principal inconveniente de este método parece surgir de interpretaciones e inferencias que se puede hacer sobre las estimaciones obtenidas a partir del análisis de los cruzamientos dialélicos (Hallauer et. al, 2010).

Por un sistema de cruzamiento dialélico se entiende aquella en la que se elige un conjunto de **p** líneas puras y se realizan cruas entre estas. (Griffing, 1956).

Un cruzamiento dialélico es el conjunto de todos los posibles apareamientos entre varios genotipos. Los genotipos se pueden definir como individuos, clones, líneas homocigotas, etc. y, si hay n número de ellos, son n^2 combinaciones o apareamientos posibles (Hayman, 1954). El interés de algunos mejoradores se encuentra en un conjunto particular de líneas puras pero otros están interesados en una población de la que estas líneas podrían ser consideradas una muestra (Hayman, 1960)

Yordanov (1983), citado por Echeverri et. al, (1999), define el dialélico como los cruzamientos donde participan un conjunto de líneas o variedades homocigotas o no y con alta homogeneidad, realizando todas las posibles combinaciones entre sí. El dialélicos puede ser completo o parcial. El dialélicos proporciona una estimación más exacta de la aptitud combinatoria general (H.C.G) y de la aptitud combinatoria específica (H.C.E).

Vallejo y Estrada (2002), lo define como un sistema de apareamiento en donde p progenitores se cruzan entre sí para producir un número determinado de progenies $(p-1)$ si se incluyen los cruzamientos recíprocos y $p(p-1)/2$ si no se incluyen.

Los cruzamientos dialélicos son los sistemas de apareamiento más empleados en los programas de fitomejoramiento, ya que permiten conocer las propiedades genéticas del material en estudio, posibilitando además detectar progenitores y cruzamientos superiores, Sprague y Tatum (1942), citado por Echeverri et. al, (1999).

Este método de análisis genético, ha sido ampliamente utilizado para evaluar la capacidad de combinación de los padres en los híbridos, Miller et al. (1980); Kadkol et. al, (1984); Sherrif et. al, (1985), citados por Machikowa et. al, (2011).

Metodología de Análisis de los Cruzamientos Dialélicos

Según Vallejo y Estrada (2002), los cruzamientos dialélicos pueden ser analizados usando diferentes metodologías, sin embargo las más utilizadas por los programas de mejoramiento son las propuestas por Griffing (1956) y Hayman (1954).

Metodología Griffing

Este procedimiento da lugar a un máximo de p^2 combinaciones. Los datos de estas combinaciones pueden ser más convenientemente presentados en una tabla $p \times p$ en la que x_{ii} representa el valor medio de la i línea endogámica, x_{ij} el valor F1 medio resultante de cruzar i con j padres y x_{ji} representa los cruzamientos recíprocos. De esta manera las p^2 combinaciones pueden ser divididas en tres grupos: (1). Las p líneas parentales, (2). Un grupo de $p(p-1)/2$ que corresponde a las F1 y (3). Un grupo de $p(p-1)/2$ que corresponde a las F1 recíprocas (Griffing, 1956).

En el análisis de cruzamientos dialélicos se pueden generar cuatro métodos de análisis, dependiendo del tipo de material experimental que se utilice, Vallejo y Estrada (2002).

Con relación a la manera de obtener la muestra de progenitores Griffing (1956) propone dos modelos:

Modelo I (Fijo)

Los progenitores son deliberadamente escogidos y constituyen la totalidad de la población. Los objetivos son la comparación de las habilidades combinatorias de los padres, cuando los mismos padres son usados como probadores y la identificación de híbridos de la más alta producción. Así el mayor interés es estimar los efectos de habilidad combinatoria y obtener desviaciones estándares para probar las diferencias entre los efectos.

Modelo II (Aleatorio)

Los progenitores son considerados como una muestra al azar de una población y las conclusiones no son hechas sobre progenitores individuales de la muestra, sino que se usan para hacer inferencias sobre los parámetros de la población de referencia. El mayor interés es estimar los componentes genéticos y ambientales de la varianza de la población.

Método 1 Griffing

Incluye los progenitores, cruzamientos directos y cruzamientos recíprocos (todas las p^2 combinaciones). Este método trabaja con los datos de padres, F1 directos y recíprocos. El modelo es:

$$Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ij}$$

En donde:

Y_{ij} = Es el comportamiento de cualquier observación.

μ = Es la media general.

g_i = Es el efecto de H.C.G asociado al progenitor i .

g_j = Es el efecto de H.C.G asociado al progenitor j .

s_{ij} = Es el efecto de H.C.E entre los progenitores ij .

r_{ij} = Es el efecto recíproco manifestado en el cruzamiento ij .

e_{ij} = Es el error medio aleatorio asociado a tratamiento o genotipos (P + F1's directas + F1's recíprocos).

Método 2 Griffing

Incluye los progenitores y cruzamientos directos, pero no tiene en cuenta los recíprocos.

$$Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + e_{ij}$$

Y_{ij} = Es el comportamiento de cualquier observación.

μ = Es la media general.

g_i = Es el efecto de H.C.G asociado al progenitor i .

g_j = Es el efecto de H.C.G asociado al progenitor j .

S_{ij} = Es el efecto de H.C.E entre los progenitores ij .

e_{ij} = Es el error medio aleatorio asociado a tratamiento o genotipos (P + F1's directas).

Método 3 Griffing

Incluye los cruzamientos directos y recíprocos pero no tiene en cuenta los progenitores.

$$Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ij}$$

Y_{ij} = Es el comportamiento de cualquier observación.

μ = Es la media general.

g_i = Es el efecto de H.C.G asociado al progenitor i .

g_j = Es el efecto de H.C.G asociado al progenitor j .

S_{ij} = Es el efecto de H.C.E entre los progenitores ij .

r_{ij} = Es el efecto recíproco manifestado en el cruzamiento ij .

e_{ij} = Es el error medio aleatorio asociado a tratamiento o genotipos (F1's directas + F1's recíprocos).

Método 4 Griffing

Incluye únicamente los cruzamientos directos. No tiene en cuenta progenitores ni cruzamientos recíprocos.

$$Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + e_{ij}$$

Y_{ij} = Es el comportamiento de cualquier observación.

μ = Es la media general.

g_i = Es el efecto de H.C.G asociado al progenitor i .

g_j = Es el efecto de H.C.G asociado al progenitor j .

S_{ij} = Es el efecto de H.C.E entre los progenitores ij .

e_{ij} = Es el error medio aleatorio asociado a tratamiento o genotipos (F1's directas).

Metodología Hayman

La metodología Hayman (1954), tiene en cuenta los siguientes aspectos para el análisis de los cruzamientos dialélicos.

1. Los progenitores, deben ser homocigotos.
2. Deben presentar segregación diploide,
3. No deben existir diferencias entre híbridos F1 y sus recíprocos.
4. No presentar ligamiento.
5. No presentar alelismo múltiple.
6. Ausencia de interacción alélica (herencia simple en cada locus) y,
7. Distribución independiente de genes.

Las tres primeras, son usuales y se cumplen probablemente. En cuanto a la número cuatro, se puede decir que no hay carácter cuantitativo que no presente ligamiento, lo cual la convierte en una restricción difícil de cumplir en la práctica: con respecto a la condición número cinco, se puede mencionar que es posible restringir un sistema génico a dos alelos por locus, sin perjuicio de los análisis; la sexta restricción, es comprobada por la metodología de Hayman (1958) según Echeverri et. al, (1999).

Este método posibilita analizar los datos en tres formas básicas;

- 1). Análisis de varianza a través de las medias de los tratamientos (interacción genotipo x bloque).
- 2). Estimación de componentes genéticos de variación y de parámetros genéticos a partir de:
 - a). Grado medio de dominancia.
 - b). Frecuencia de alelos dominantes y recesivos.
 - c). Número de genes o bloques génicos que exhiben dominancia en las líneas parentales.
 - d). Heredabilidad en sentido amplio y estrecho.
- 3). Determinación de las constituciones génicas relativas de los cultivares, por medio de análisis gráfico y límites de selección de genotipos dominantes y recesivos. Este método trabaja con los datos de los padres y F1's directos (Vallejo et. al, 2005).

Metodología de Gardner y Eberhart

Típicamente requiere de la evaluación de los padres y las cruzas directas, es decir, que es equivalente al método 2 de Griffing en este sentido. El método considera solo los modelos fijos y por lo tanto no tiene sentido aplicarlo para la estimación de componentes de varianza genética (modelo aleatorio). Esta metodología está diseñada para un modelo de herencia simple (Vallejo et. al, 2005).

Metodología de Hallauer y Miranda

Según Vallejo et. al, (2005). El método de análisis propuesto por Hallauer y Miranda (1988), es una combinación de distintas propuestas e involucra las ventajas de las metodologías de Gardner y Eberhart (1966), y las de Griffing (1956), pero no sus respectivas desventajas. La suma de cuadrados debida a genotipos se divide en tres componentes: variación entre padres, entre

cruzamientos y el contraste padres vs cruzamientos. Este último es idéntico a la heterosis promedio del método de Gardner y Eberhart. La suma de cuadrados debida a la variación entre cruzamientos se analiza de forma idéntica al método 4 de Griffing, pero ya no se incluye a los padres aunque estos hayan participado en la evaluación de campo.

$$X_{ijk} = \mu + r_k + g_i + g_j + s_{ij} + e_{ijk}$$

X_{ij} = Es el comportamiento de cualquier observación.

μ = Es la media general.

r_k = Es el efecto de la replicación k .

g_j y g_i = Es el efecto de H.C.G.

S_{ij} = Es el efecto de H.C.E.

e_{ijk} = Es el error experimental para las X_{ijk} observación, con $K=1, 2, \dots, r$ repeticiones; $i = j 1, 2, \dots, n$ padres.

3. Materiales y Métodos

Localización

El trabajo se realizó en dos etapas, la primera consistió en el aumento de las líneas parentales (blancas y amarillas) y la conformación de los cruzamientos respectivamente. La segunda etapa estuvo relacionada con la evaluación de las diferentes familias que conformaron el dialélo en campo. La primera etapa llevó a cabo en el primer semestre de 2013 y la segunda en el segundo semestre de 2013 en la Estación Experimental Algarrobo, ubicada en el corregimiento de Rozo, Municipio de Palmira en el Valle del Cauca.

Establecimiento del Ensayo

El establecimiento en campo de los cruzamientos y los padres se realizaron empleando un diseño de bloques completos al azar con 4 repeticiones. Cada unidad experimental estuvo constituida por cuatro surcos de cinco metros cada uno, espaciados a 0,80 metros entre ellos, se usó una distancia entre plantas de 0,20 metros, dejando una planta por sitio. Total de cada unidad experimental 16 metros cuadrados y 100 plantas en cada una de ellas. La parcela útil estuvo constituida por los dos surcos centrales de cada unidad experimental.

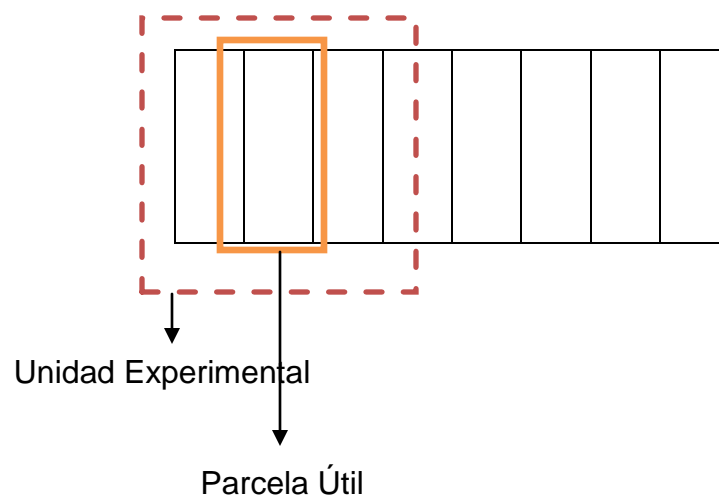


Ilustración 1. Diagramación de unidad experimental y parcela útil empleada.

Como la evaluación consistía en genotipos de endospermo blanco y amarillo, las siembras de cada ensayo se realizaron con 25 días de diferencia una de la otra a fin de evitar la manifestación de xenia en la cosecha. Para comprender el término xenia, es importante tener en cuenta que: el polen que fertiliza el grano aporta uno de los tres alelos; si es dominante, se expresa en el grano (xenia). Si el pericarpio y la aleurona son incoloros, se expresa el color del endospermo. Cuando hay efecto del polen que fertilizó el grano, se dice que hay xenia (Chávez et. al, 2006).

Características Climáticas

Las características climáticas de la zona donde se realizó la evaluación fueron tomadas de consultas a la base de datos de la Red Meteorológica Automatizada – RMA de Cenicaña (Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia, s.f.) estación meteorológica de referencia Rozo. Se tomaron como referentes los datos registrados por la estación desde el año 1993 hasta 2013. Los datos se registran en la siguiente tabla.

Tabla 1. Datos climatológicos zona de influencia estación meteorológica Rozo. Red Meteorológica Automatizada – RMA del Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia (Cenicaña).

	Temp. Aire °C	HR %	Precipitación mm
Mínima	7.1	0.0	0.0
Media	23.5	77.6	0.1
Máxima	34.9	100.0	52.4

Manejo Agronómico

La preparación del terreno se realizó con maquinaria agrícola y el establecimiento del ensayo se realizó forma manual, la aplicación de fertilizantes se llevó a cabo de forma fraccionada en dos aplicaciones, la primera transcurridos los primeros 15 días después de germinado y la segunda un mes después de la primera

aplicación. La cantidad de fertilizante aplicado fue el indicado según los requerimientos de la zona para el cultivo (García Montealegre, 2008) y el análisis químico de suelo.

El requerimiento hídrico fue suplido mediante la aplicación de riego por gravedad según la necesidad del cultivo, de igual modo los controles fitosanitarios y manejo de malezas se realizaron según la necesidad que se presentó en campo.

Material Genético

Durante años anteriores al establecimiento del presente ensayo, se desarrollaron y evaluaron diversas líneas blancas y amarillas, dicha evaluación y selección estuvo a cargo del Dr. Clímaco Cassalet Dávila con germoplasma perteneciente a la empresa SEM LATAM S.A, empresa productora de semillas.

Los genotipos evaluados, tanto de grano amarillo como blanco, estuvieron conformados por líneas en estado S3 de endocría y sus respectivos híbridos sencillos formados mediante la metodología de dialelo.

Se evaluaron cinco (5) líneas amarillas y los híbridos conformados por estas en forma directa y en igual cantidad las líneas blancas y sus híbridos. En total se evaluaron 30 genotipos, 15 correspondientes a grano amarillo (5 líneas y 10 híbridos) y 15 de grano blanco (5 líneas y 10 híbridos).

Tabla 2. Identificación de las líneas amarillas seleccionadas para el establecimiento del ensayo.

Cod. Interno	Numero de Línea	Nivel de Endocría	Genealogía
201101415-3	1	S3	(DTF-7-1 X Ham)-13-3-1-#
20110111565	2	S3	(((1026 X TF)-7-#) X (FCC-4-#))-25-1-2-#
20110111529	3	S3	((L X Ham-7-#) X Tur01DMR10-#-7)-23-4-1-#

20110111756	4	S3	P2P3-17-2-1-#
20110111998	5	S3	SV1035-36-2-1-#

Tabla 3. Identificación de las líneas blancas seleccionadas para el establecimiento del ensayo.

Cod. Interno	Numero de Línea	Nivel de Endocría	Genealogía
20110111225	1	S3	(LCNN-40 X HBL)-34-3-1-#
2011011170	2	S3	CymPob6-16-3-5-#
20110111206	3	S3	Cassa2-91-4-5-#
20110111220	4	S3	(DLCK-14 X Cassa2-3-#)-58-12-4-#
201102010	5	S3	LHC-51-2-14-#

Variables Evaluadas

1. DÍAS A FLORACIÓN MASCULINA Y FEMENINA (DFM - DFF). Se tomaron diez plantas al azar y se midió los días transcurridos desde la emergencia en campo hasta la aparición de las inflorescencias masculina y femenina. Este dato se tomó cuando el 50% de las plantas seleccionadas llegaron al periodo de antesis.
2. ALTURA DE PLANTA (Alt. Planta). Esta variable se le tomó a las diez plantas seleccionadas, se midió en metros, desde el suelo hasta la punta de la inflorescencia masculina.
3. ALTURA DE MAZORCA (Alt. Mzca). Se registró en las diez plantas tomadas al azar en cada unidad experimental, se midió desde la base de la planta al nudo con la mazorca más alta. La medida se tomó dos semanas antes de la cosecha. La unidad de medida fue metros.

4. LARGO DE MAZORCA (Larg. Mzca). Se tomó el dato de las diez plantas tomadas al azar en cada unidad experimental. La medida se obtuvo al momento de la cosecha. La unidad de medida fue centímetros.
5. DIAMETROS (Diam. Mzca y Diam. Tusa). Se tomaron las mazorcas de las diez plantas seleccionadas y se midieron sus diámetros antes de desgranar y después de desgranadas. La medida empleada fue centímetros.
6. EVALUACIÓN POR ENFERMEDADES (Fus. Mzca=Fusarium en Mazorca, Phys=*Physoderma maydis*). Se evaluó la presencia de enfermedades mediante escalas de evaluación establecidas por CIMMYT (CIMMYT, 2004).
7. NÚMERO DE PLANTAS COSECHADAS. Se contó el número de plantas cosechadas por parcela útil.
8. NÚMERO DE MAZORCAS COSECHADAS. Se contó el número de mazorcas cosechadas de cada parcela útil en cada parcela experimental.
9. PUDRICIÓN DE MAZORCAS. Se contó el número de mazorcas que presentaban pudriciones y se tuvo como referente las escalas de evaluación establecidas por CIMMYT (CIMMYT, 2004).
10. NÚMERO DE HILERAS POR MAZORCA (Num. Hill). Se contó el número de hileras con granos presentes en cada mazorca cosechada de las diez plantas seleccionadas inicialmente.

11. NUMERO DE GRANOS POR HILERA (Grn. Hill). De las mismas diez plantas tomadas al azar se realizó el conteo de los granos de las mazorcas para sacar el promedio general.
12. PESO DE CAMPO. En cada parcela y sin desgranar, se tomó el peso de las mazorcas de cada parcela útil.
13. RELACIÓN GRANO/TUSA (Grn/Ts). Las mazorcas por parcela experimental útil se desgranaron y pesaron separadamente grano y tusa para determinar su relación.
14. PESO DE GRANO. Se tomó el peso del grano de las mazorcas pesadas anteriormente.
15. PESO DE 1000 GRANOS (P. 1000 Grn). Mediante el uso de una balanza de precisión, se cuantificó el peso promedio de 1000 semillas de los genotipos evaluados.
16. RENDIMIENTO POR PARCELA (Rend). Estuvo determinado por el peso de los granos provenientes de cada parcela útil, Los pesos fueron corregidos por población y uniformizados al 15% de humedad y convertidos a kilogramos por hectárea mediante al formula:

$$Kg. ha^{-1} = \frac{10000 * RP * (100 - HC) * (Pi - 0.3 * PF)}{85 * PC * AP}$$

Donde:

- RP = Rendimiento de la parcela útil
- HC = Humedad de campo
- Pi = Población ideal en la parcela útil

- PF = Población faltante en la parcela útil
- PC = Población de campo en la parcela útil
- AP = Área de la parcela útil

Análisis de Datos

Los datos generados se analizaron usando el programa estadístico SAS (SAS Institute Inc, 1997) y GENES (Cruz, 1998), siguiendo las recomendaciones de Vallejo et. al, (2005).

En el análisis o comparación de medias, solo se usaron aquellas variables en las cuales el análisis de varianza mostro diferencias estadísticamente significativas.

Para la comparación de medias se usó el estadístico de LSD. (Salazar 2007).

$$LSD = t_{(\alpha=0.005)} \sqrt{\frac{2 * CMerror}{r}}$$

Dónde:

- LSD = Diferencia Mínima Significativa
- CMerror = Cuadrado Medio del Error
- $t(\alpha=0.05)$ = valor de probabilidad de t, a un nivel de significancia del 5%.
- r = número de repeticiones o número de datos que dieron origen a la media.

El análisis genético se realizó usando la metodología propuesta por Hallauer y Miranda (1981), la cual es una combinación de las ventajas de las metodologías de Gardner y Eberhart (1966) con las metodologías de Griffing (1956), en donde la suma de cuadrados de las entradas se divide en tres componentes, uno debido a padres, otro a cruza y el tercero al contraste de padres vs cruzamientos, éste último componente es similar a la heterosis media del método de Gardner y Eberhart (1966).

La suma de cuadrados debida a la variación de las cruzas se analizó de manera similar a la metodología 4 de Griffing (1956), en donde sólo se usó para el análisis las cruzas F1's sin tener en cuenta los padres.

El modelo estadístico para el análisis de varianza fue:

$$X_{ijk} = \mu + r_k + g_i + g_j + s_{ij} + e_{ijk}$$

X_{ij} = Es el comportamiento de cualquier observación.

μ = Es la media general.

r_k = Es el efecto de la replicación k .

g_i y g_j = Es el efecto de H.C.G.

s_{ij} = Es el efecto de H.C.E.

e_{ijk} = Es el error experimental para las X_{ijk} observaciones, con $K=1, 2, \dots, r$ repeticiones; $i = j = 1, 2, \dots, n$ padres.

Tabla 4. Análisis dialéctico propuesto por Hallauer y Miranda, (1981) para una sola localidad.

Fuente de Variación	gl General	Cuadrados Medios
Repeticiones	r-1	
Entradas	$[p(p+1)/2]-1$	M2
Padres (P)	p-1	M21
Padres Vs Cruzas	1	M22
Cruzas F1's	$[p(p-1)/2]-1$	M23
H.C.G	p-1	M231
H.C.E	$p(p-3)/2$	M232
Error	$(r-1) \{[p(p+1)/2]-1\}$	M1
Total	$[rp(p+1)/2]-1$	

La heterosis y heterobeltiosis, expresada en porcentaje se cuantificó a través del software GENES, sin embargo el procedimiento para su cálculo se puede definir como:

$$H = \frac{F1 - P}{P} \times 100$$

Dónde:

H = Heterosis promedio

P = Promedio parental de cada progenitor

$$HB = \frac{F1}{PMC} \times 100$$

Dónde:

HB = Heterobeltiosis

PMC = Promedio parental de mejor comportamiento

4. Resultados y Discusión

4.1 Genotipos de Grano Amarillo

Comportamiento General

En la tabla 5 se consignan los valores medios para algunas de las variables analizadas en el presente trabajo. En términos generales, para la variable rendimiento los valores medios más altos corresponden a los genotipos seis (6), siete (7), once (11) y trece (13), cuyas medias experimentales estuvieron por encima de nueve (9) toneladas por hectárea. Estos genotipos pertenecen a los cruzamientos (3x5), (1x3), (5x5) y (1x2) respectivamente.

Tabla 5. Valores medios para altura de mazorca, altura de planta, días a floración femenina y masculina y rendimiento expresado en ton.has⁻¹ de los padres y los respectivos cruzamientos de genotipos de endospermo amarillo.

Genotipo	AltMzca (cms)	AltPlanta (cms)	DFP	DFM	Rend
1-Linea	56.47	128.77	62.25	60.75	4.75
2-Linea	55.47	127.45	58.25	57.25	5.61
3-Linea	56.75	134.75	61.00	61.25	5.38
4-Linea	54.30	134.60	58.75	56.75	4.76
5-Linea	72.92	132.90	60.25	58.50	5.54
6-(3x5)	72.92	155.87	60.00	62.00	9.29
7-(1x3)	77.58	171.92	59.50	60.00	9.46
8-(2x3)	72.27	167.35	58.25	56.50	8.65
9-(3x4)	73.60	164.00	59.25	60.25	8.20
10-(1x5)	69.57	157.12	58.75	59.00	8.92
11-(2x5)	67.95	150.77	57.50	56.75	9.00
12-(4x5)	68.45	151.45	62.00	60.50	7.92
13-(1X2)	71.95	167.52	59.25	58.25	9.35
14-(1X4)	79.60	168.85	60.00	58.75	8.13
15-(2x4)	67.45	158.35	58.50	56.75	8.57
DMS	2.08	1.74	11.45	15.38	1.98
CV	5.45	2.07	12.05	7.11	8.90

DMS: Diferencia mínima significativa. CV: Coeficiente de variación.

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre genotipos, esto radica en el contraste que hay entre los distintos genotipos homocigotos de los progenitores que corresponden a líneas endogámicas (S3) y los genotipos híbridos generados a través de los cruzamientos. Estas diferencias de expresiones fenotípicas, también pueden ser explicadas por la heterosis que se genera en los híbridos.

Tabla 6. Cuadrados medios y significancia estadística de variables de líneas de maíz amarillo y sus respectivos cruzamientos.

Fuentes de Variación	G.L	Alt Mzca	Alt Planta	DFF	DFM	Diam. Mzca	Diam. Tusa	Lar. Mzca
Cuadrados Medios								
Repetición	3	130,80	231,17	8,37*	8,95*	0,01	0,01	0,19
Genotipo	14	308,51*	993,55*	7,55*	13,45*	0,46*	0,23*	9,65*
Padres	4	5,21	45,77	10,70*	16,45*	0,55*	0,26*	0,47
P Vs C	1	3704,07*	11684,10*	8,53	0,01	2,90*	0,85*	124,15*
Cruzas	9	66,02	229,29	6,04*	13,62*	0,15*	0,15*	0,99
H.C.G	4	113,34	503,36*	7,14*	23,83*	0,33*	0,31*	1,19
H.C.E	5	28,17	10,05	5,16	5,45*	0,01	0,02	0,83
Error	42	64,46	116,18	2,13	1,49	0,02	0,01	0,50
Media		72,14	161,32	59,30	58,87	4,53	2,71	15,94
C.V.		12,05	7,11	2,45	2,07	2,73	3,92	4,43

*Significativo al nivel de probabilidad de 0.05.

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre genotipos parentales para algunos de los caracteres evaluados, sin embargo, para la variable rendimiento (Rend), no presentaron expresiones diferentes muy posiblemente por tratarse de líneas homocigotas que no generaron suficiente contraste genético capaz de producir diferencias sobresalientes.

No obstante, caracteres relacionados con al fenología de la planta como días a floración femenina (DFF) y días a floración masculina (DFM), sus cuadrados medios si presentaron diferencias estadísticas significativas a un nivel de probabilidad del 0.05.

De igual modo, para los componentes relacionados con el rendimiento/planta como son; granos por hilera (Grn.Hill), número de hileras (Num.Hill) y peso de 1000 granos (P.1000Grn), se encontró que existen diferencias entre los padres, Para estos mismos componentes del rendimiento , el análisis en el contraste de padres versus cruzamientos (P vs C) presentan diferencias estadísticas significativas a un nivel de confianza del 0.05, y esta atribuido a que los padres son líneas endogámicas y las cruzas son una manifestación del vigor híbrido de los cruzamientos entre progenitores.

Tabla 7. Cuadrados medios y significancia estadística de variables del componente rendimiento y enfermedades de líneas de maíz amarillo y sus respectivos cruzamientos.

<i>Fuentes de Variación</i>	<i>G.L</i>	<i>Grn. Hill</i>	<i>Num. Hill</i>	<i>P. 1000 Grn</i>	<i>Grn/Ts</i>	<i>Rend</i>	<i>Fus. Mzca</i>	<i>Phys.</i>
Cuadrados Medios								
Repetición	3	0,79	0,48	827,02	0,15	0,93	0,99	0,19
Genotipo	14	62,24*	5,22*	5277,94*	1,50*	12,65*	0,94	0,53*
Padres	4	11,84*	10,53*	5403,93*	0,07	0,71	0,30	0,20
P Vs C	1	654,83*	9,96*	17451,94*	13,64*	164,31*	0,01	0,40
Cruzas	9	18,83*	2,35*	4036,72*	0,82*	1,18*	1,33	0,69*
H.C.G	4	37,92*	4,69*	6229,14*	1,29*	2,07*	2,81	0,94*
H.C.E	5	3,57	0,48	2282,79	0,45*	0,48	0,16*	0,49*
Error	42	2,73	0,48	1120,35	0,22	0,45	1,07	0,20
Media		34,13	14,13	312,05	4,28	7,54	1,82	2,21
C.V.		4,83	4,92	10,72	10,96	8,9	56,82	19,89

*Significativo al nivel de probabilidad de 0.05.

El valor de los cuadrados medios de la habilidad combinatoria general (H.C.G) en todas las variables analizadas fue mayor que los de habilidad combinatoria específica (H.C.E), lo que indica que la variación genética del tipo aditivo está gobernando en mayor proporción la repuesta de las variables analizadas.

La suma de cuadrados para habilidad combinatoria general (H.C.G), la cual está relacionada con el componente genético aditivo presentó significancia en las

variables evaluadas exceptuando altura de mazorca (Alt Mzca) y largo de la misma (Larg Mzca). En este mismo componente se presentaron diferencias significativas en la variable días a floración femenina, rendimiento y altura de la planta.

Estos resultados son congruentes con los reportados por San Vicente et. al, (2001), quienes analizaron la aptitud combinatoria y patrones heteróticos entre poblaciones tropicales de maíz de endospermo amarillo, encontrando que los efectos aditivos contribuyen a la expresión de los caracteres días a floración femenina, la altura de la planta y el rendimiento.

No obstante, para el caso específico de la respuesta al rendimiento, los resultados son disimiles a los encontrados por de la Rosa et. al, (2000), quienes en su estudio hallaron que la contribución a la varianza del rendimiento atribuible a los cruzamientos está constituida por un mayor porcentaje a los efectos no aditivos (H.C.E) que a los efectos aditivos (H.C.G).

Para este estudio en particular se encontró que para la característica expresión del rendimiento se observaron mayores efectos del tipo aditivo (H.C.G), con una participación del 77% del total del componente y una participación del 23% debido a los efectos de tipo no aditivo o dominante. Estos resultados se deben a que en este carácter no se presentó como se esperaba un alto beneficio y manifestación de la heterosis.

Estos resultados son similares a los hallados por Ortiz et. al, (1993), quienes atribuyen la importancia de partición de la variación entre las cruzas y que la partición revela que los cuadrados medios de la habilidad combinatoria general (H.C.G) y específica (H.C.E) son significativamente diferentes. En este contexto, se encontró que el valor de los cuadrados medios de la H.C.G fue más del doble que los de la H.C.E. Indicando que la variación genética de tipo aditivo está gobernando la repuesta para el carácter rendimiento.

Para el caso de los efectos genéticos no aditivos o los relacionados con la habilidad combinatoria específica (H.C.E), se encontró que el cuadrado medio de este componente es significativo para la variable días de floración masculina (DFM), pudrición por fusarium en la mazorca (Fus.Mzca) y enfermedades de campo como *Physoderma sp.* (Phys).

El componente aditivo para la variable (Fus.Mzca), tiene una participación de 93%, el 7% restante es atribuible al componente no aditivo, este es un resultado favorable ya que permite hacer inferencia que no hay participación de la heterosis o que su efecto es mínimo en la expresión de la pudrición de la mazorca atribuida a *Fusarium sp.*

Estos resultados, aunque no son iguales, se asemejan a los reportados por Reid, Zhu et. al, (2009), quienes encontraron que la pudrición por *Fusarium sp.*, estaba asociada a genes de tipo aditivo y un porcentaje menor a los de tipo dominante.

Para la expresión de la enfermedad *Physoderma maydis* (Phys), al igual que para (Fus.Mzca) los mayores efectos son de tipo aditivo, 61 por ciento de la varianza es atribuible los efectos de tipo aditivo y el restante 39 por ciento de participación pertenece a los efectos de tipo dominante.

En los cuadros anteriores también relaciona la media y los coeficientes de variación de las características evaluadas. Se puede observar que los coeficientes de variación son muy bajos por lo tanto aceptables para las comparaciones en cada uno de los parámetros de la evaluación.

Análisis de Habilidad Combinatoria General (H.C.G)

En el análisis de los efectos aditivos, sólo unas pocas de las variables analizadas mostraron efecto significativos al 5% inherente a la habilidad combinatoria general (H.C.G.).

La significancia de los efectos para habilidad combinatoria general (H.C.G), se determinaron mediante el uso de la varianza ($\sigma^2(gi)$), lo que permitió determinar si cada uno de los estimados era o no estadísticamente diferente de cero.

Como regla general si un estimado es mayor a dos veces la ($\sigma(gi)$), entonces es estadísticamente diferente de cero al 5%, y si es 2.5 veces más grande, la significancia será al 1% (Ceballos, s.f).

El test para validar si un efecto es o no significativamente distinto de cero es:

$$Test t (H_0: gi = 0) \rightarrow t = gi - 0/\sigma(gi)$$

Tabla 8. Efectos de Habilidad Combinatoria General (H.C.G) en las cinco líneas de endospermo amarillo evaluadas a un nivel de significancia del 0.05.

Variables Evaluadas	Líneas Evaluadas					Efectos	
	1	2	3	4	5	Gi	Gi - Gj
Alt. Mzca	3,40 *	-2,98 ns	2,62 ns	0,17 ns	-3,22 ns	2,07	3,27
Alt. Planta	6,71 *	-0,43 ns	4,62 ns	-0,87 ns	-10,02 ns	2,78	4,40
DFP	0,10 ns	-1,23 ns	-0,06 ns	0,85 ns	0,35 ns	0,37	0,59
DFM	0,16 ns	-2,41 ns	1,08 ns	0,25 ns	0,91 ns	0,27	0,43
Diam. Mzca	-0,06 *	0,01 *	0,08 *	-0,23 *	0,20 *	0,03	0,05
Diam.Tusa	-0,14 *	-0,04 *	0,15 *	-0,15 *	0,18 *	0,02	0,04
Larg. Mzca	0,11 ns	-0,35 ns	0,36 ns	-0,3 ns	0,17 ns	0,18	0,28
Grn.Hill	1,68 ns	1,42 ns	-1,54 ns	-2,22 ns	0,65 ns	0,42	0,65
Num.Hill	0,16 ns	-0,38 ns	-0,66 ns	-0,09 ns	0,96 ns	0,17	0,28
P.1000Grn	-11,75 ns	-4,08 ns	40,08 *	-15,38 ns	-8,85 ns	8,64	13,66
Grn/Ts	0,50 ns	0,07 ns	-0,08 ns	-0,09 ns	-0,39 ns	0,12	0,19
Rend	0,28 ns	0,18 ns	0,20 ns	-0,72 ns	0,04 ns	0,17	0,27
Fus.Mzca	-0,76 *	-0,01 *	0,31 *	0,48 *	0,66 *	0,26	0,42
Phys	0,30 ns	0,13 ns	-0,03 ns	0,05 ns	-0,45 ns	0,11	0,17

*Significativo al nivel de probabilidad de 0.05, ns= no significativo

Para los caracteres en evaluación, altura de mazorca (Alt.Mzca) y altura de planta (Alt.Planta) el progenitor número uno (1), mostró que es capaz de transferir la

característica a su descendencia. Los efectos fueron estadísticamente significativos a un nivel de probabilidad de 0.05.

Teniendo como referente el genotipo número uno (1) que presento valores significativos para (Alt.Mzca) y (Alt.Planta), y comparando las medias del cruzamiento este genotipo participó como padre (genotipos 7-10-13-14) Tabla 5., se puede observar que los valores medios para (Alt.Mzca) y (Alt.Planta) no son todos los más altos siendo el efecto para habilidad combinatoria general significativo, por lo cual, permite interferir que el carácter está controlado por una combinación de genes de tipo aditivo y no aditivo.

Según Montenegro Torres et. al (2002), los valores de H.C.G ayudan a identificar los genotipos que en promedio combinan mejor con otros. Sin embargo en la tabla de valores para los efectos de habilidad combinatoria general (H.C.G) se puede ver que la mayoría de los valores fueron no significativos o no diferentes de cero, solo se presentaron valores significativos para el carácter diámetro de mazorca (Diam.Mzca), diámetro de tusa (Diam,Tusa) y pudrición de la mazorca por *fusarium sp.*

No obstante, la no significancia de los valores para los efectos de habilidad combinatoria general y los valores de varianza bajos para estos efectos puede ser un indicio de que las líneas evaluadas están emparentadas genéticamente y por lo tanto su distancia genética es mínima. Bajo el supuesto de emparentamiento de las líneas y hacerse un cruzamiento entre ellas se logra un efecto de endogamia y es posiblemente la razón por la cual los valores mostrados son no significativos.

Otra posible causa de los valores bajos para los efectos de habilidad combinatoria general (H.C.G), puede ser el bajo nivel de endocría de las líneas, sería adecuado avanzar en el nivel de endocría para poder involucrarlas en un programa de mejoramiento genético con fines a desarrollar híbridos de interés comercial.

Análisis de Habilidad Combinatoria Específica (H.C.E)

La significancia de los efectos para habilidad combinatoria específica (H.C.E), se determinaron mediante el uso de la varianza ($\sigma^2(sij)$), lo que permitió determinar si cada uno de los estimados era o no estadísticamente diferente de cero.

Para confirmar la significancia estadística de cada uno de los efectos de habilidad combinatoria específica (H.C.E), se empleó la desviación estándar ($\sigma(sij)$), y de igual modo se aplica la regla general de significancia, por lo tanto si es mayor dos veces es estadísticamente diferente de cero al 5%, y si es 2.5 veces más grande, la significancia será al 1% (Ceballos, s.f).

El test para validar si un efecto es o no significativamente distinto de cero es:

$$Test t (H_0: sij/sji = 0) \rightarrow t = sij - 0/\sigma(sij)$$

Siguiendo esta regla se encontró que la mayoría de los efectos de habilidad combinatoria específica (H.C.E) fueron no significativos o iguales a cero estadísticamente a un nivel de probabilidad del 5%. Lo que es congruente con lo hallado en los estimativos para habilidad combinatoria general (H.C.G), donde la mayoría de los valores fueron no significativos solo en casos específicos se mostró significancia.

Mediante los efectos de habilidad combinatoria específica se pueden determinar dos grupos heteróticos de líneas "A" y "B" que forman el patrón heterótico de las líneas bajo análisis. González et. al, (1997), afirman que cruza con efectos de habilidad combinatoria específica (H.C.E) negativos significa que las líneas pertenecen a un mismo grupo heterótico y cruza con efectos de habilidad combinatoria específica (H.C.E) positivos significa que pertenecen a grupos heteróticos opuestos.

Por lo tanto, teniendo en cuenta esta premisa y los resultados obtenidos en la tabla 9., asociados a los valores bajos en la varianza se puede con un alto grado de certeza inferir que no existe patrón heterótico entre las líneas evaluadas, y que por lo tanto la manifestación de valores positivos o significativos en los efectos para habilidad combinatoria específica son escasos. Es decir, que probablemente pertenecen al mismo grupo heterótico.

Al no existir el patrón heterótico, se hace más fuerte la teoría expuesta en el análisis para habilidad combinatoria general (H.C.G), donde se enunció la posibilidad de un posible emparentamiento entre las líneas evaluadas.

Tabla 9. Efectos de Habilidad Combinatoria Especifica (H.C.E) para cada una de las variables respuesta en las cinco líneas de endospermo amarillo evaluadas.

	(1-2)	(1-3)	(1-4)	(1-5)	(2-3)	(2-4)	(2-5)	(3-4)	(3-5)	(4-5)	Sij
Alt. Mzca	-0,61 ns	-0,52 ns	3,87 *	-2,74 ns	0,48 *	-1,88 ns	2,01 *	-1,34 ns	1,37 *	-0,64 ns	2,83
Alt. Planta	-0,08 ns	-0,73 ns	1,69 *	-0,88 ns	1,84 *	-1,66 ns	-0,09 ns	-1,06 ns	-0,04 *	1,03 *	3,81
DFE	1,08 ns	0,16 ns	-0,25 ns	-1,00 ns	0,25 ns	-0,41 ns	-0,91 ns	-0,83 ns	0,41 ns	1,5 ns	0,51
DFM	1,62 ns	-0,12 ns	-0,54 ns	-0,95 ns	-1,04 ns	0,04 ns	-0,62 ns	0,04 ns	1,12 ns	0,45 ns	0,37
Diam. Mzca	0,01 ns	0,00 ns	-0,02 ns	0,00 ns	-0,05 ns	0,01 ns	0,02 ns	0,04 ns	0,00 ns	-0,02 ns	0,04
Diam.Tusa	0,06 ns	-0,05 ns	0,00 ns	0,00 ns	0,03 ns	-0,02 ns	-0,08 ns	-0,02 ns	0,04 ns	0,05 ns	0,03
Larg. Mzca	0,12 ns	-0,29 ns	-0,44 ns	0,6 ns	0,18 ns	0,1 ns	-0,42 ns	0,31 ns	-0,2 ns	0,02 ns	0,24
Grn.Hill	0,65 ns	-0,87 ns	-0,44 ns	0,65 ns	0,59 ns	0,14 ns	-1,4 ns	-0,08 ns	0,36 ns	0,37 ns	0,58
Num.Hill	0,00 ns	0,07 *	-0,07 ns	0,00 ns	0,37 *	-0,29 ns	-0,07 ns	-0,08 ns	-0,37 ns	0,45 *	0,24
P.1000Grn	14,30 *	4,23 *	-27,3 ns	8,76 *	-29,03 ns	21,73 *	-7,00 ns	16,06 *	8,73 *	-10,5 ns	11,83
Grn/Ts	0,42 ns	0,10 ns	-0,39 ns	-0,14 ns	-0,21 ns	-0,04 ns	-0,17 ns	0,11 ns	0,00 ns	0,32 ns	0,16
Rend	0,11 ns	0,22 ns	-0,18 ns	-0,16 ns	-0,48 ns	0,35 ns	0,01 ns	-0,02 ns	0,29 ns	-0,14 ns	0,23
Fus.Mzca	0,04 ns	0,12 ns	-0,04 ns	-0,12 ns	-0,04 ns	-0,2 ns	0,2 ns	0,12 ns	-0,2 ns	0,12 ns	0,36
Phys	-0,45 *	-0,04 *	0,37 *	0,12 *	0,37 *	0,04 *	0,04 *	-0,29 *	-0,04 *	-0,12 *	0,15

*Significativo al nivel de probabilidad de 0.05, ns= no significativo

La escasa manifestación de valores significativos en los valores para H.C.E se puede corroborar con los obtenidos en la expresión de la heterosis, que aunque arrojaron algunos datos con valores estadísticamente significativos no son generalizados ni representativos en la expresión del carácter en estudio.

En conclusión, la escasa significancia de efectos de habilidad combinatoria específica indica la escasa capitalización de los efectos genéticos no aditivos o dominantes en el proceso de selección genealógica y el beneficio en la heterosis de las combinaciones híbridas resultantes.

Análisis de la Heterosis y Heterobeltiosis

La heterosis se origina en la hibridación, pero no es un fenómeno universal ni fácilmente observable. Se presenta cuando se cruzan padres genéticamente diferentes. El efecto principal de la heterosis, en general, está relacionado con un aumento significativo de la productividad. Sin embargo, un gran número de caracteres agrónomicamente importantes, también han sido mejorados a través de la heterosis (Vallejo et. al, 2010).

Tabla 10. Heterosis en términos de porcentaje (%) para cada una de las variables respuesta evaluadas en cada uno de los cruzamientos de endospermo amarillo.

	(1-2)	(1-3)	(1-4)	(1-5)	(2-3)	(2-4)	(2-5)	(3-4)	(3-5)	(4-5)
Alt. Mzca	28,55**	37,05**	43,72**	25,54**	28,80**	22,89**	23,72**	32,55**	31,25**	25,97**
Alt. Planta	30,76**	30,62**	28,22**	20,09**	27,79**	20,85**	15,82**	21,91**	16,60**	13,23**
DFF	-1,65 ns	-3,44**	-0,82 ns	-4,08**	-2,30*	0,00 ns	-2,95**	-1,04 ns	-1,03 ns	4,20**
DFM	-1,47 ns	-1,63 ns	0,00 ns	-1,04 ns	-4,84**	-0,65 ns	-2,15*	2,11*	3,54**	4,98**
Diam. Mzca	13,33 ns	13,81 ns	14,05 ns	15,04 ns	6,87 ns	9,00 ns	9,79 ns	10,58 ns	10,03 ns	10,09 ns
Diam.Tusa	12,10 ns	10,13 ns	9,04 ns	11,83 ns	11,11 ns	5,40 ns	6,50 ns	8,70 ns	13,77 ns	11,38 ns
Larg. Mzca	-41,88**	22,09**	16,19**	26,11**	-39,99**	-42,88**	-43,03**	25,84**	25,66**	21,32**
Grn.Hill	37,10**	28,30**	19,11**	31,44**	30,65**	18,51**	21,98**	13,56**	24,15**	14,14**
Num.Hill	4,99 ns	7,69 ns	16,80**	7,05 ns	1,66 ns	6,01 ns	-0,83 ns	9,91*	-1,20 ns	13,51**
P.1000Grn	9,43**	20,77**	-13,84**	20,88**	1,23**	-5,61**	4,57**	5,57**	25,2**	-6,43**
Grn/Ts	56,44**	45,96*	33,62 ns	27,60 ns	20,16 ns	26,41 ns	10,96 ns	28,91 ns	13,07 ns	23,65 ns
Rend	80,50**	86,77**	70,97**	73,37**	57,41**	65,28**	61,43**	61,73**	70,14**	53,78**
Fus.Mzca	-42,85 ns	-14,28 ns	0,00 ns	-42,85 ns	0,00 ns	14,28 ns	0,00 ns	57,14 ns	0,00 ns	42,85 ns
Phys	0,00 ns	25,00 ns	33,33 ns	5,88 ns	37,50 ns	11,11 ns	-5,88 ns	0,00 ns	-6,66 ns	-17,64 ns

“ * ” y “ ** ” Significativo al nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01 respectivamente, “ns” No significativo.

Aunque en los cruzamientos producto de las líneas bajo estudio en este trabajo presentaron para algunos caracteres heterosis positiva y estadísticamente significativa, sus valores no son tan altos como se esperaría para una muy buena combinación híbrida.

Estos resultados son congruentes a los encontrados en los valores para los efectos de habilidad combinatoria específica (H.C.E), cuyos valores fueron muy bajos y estadísticamente no diferentes de cero en su gran mayoría, esto debido posiblemente a la presencia de líneas emparentadas o a su bajo nivel de endocria lo que concuerda con enunciado por Vallejo et. al, (2002).

El carácter altura de planta (Alt.Planta) y altura de mazorca (Alt.Mzca), en todas las combinaciones híbridas evaluadas, presento heterosis altamente significativa, sin embargo los valores no superan el 50%.

De igual modo, para los demás valores evaluados se presenta heterosis de tipo positivo o trans-heterosis y valores de tipo negativo o cis-heterosis. Y, aunque se presentó heterosis en los caracteres evaluados, sea de tipo positivo o tipo negativo y con significancia estadística, todos los valores se encuentran por debajo del 50% en su expresión a excepción del carácter rendimiento que obtuvo valores muy superiores y estadísticamente significativos.

La relación entre los valores de heterosis y habilidad combinatoria específica (H.C.E) para rendimiento concuerdan con los resultados expuestos por Morales et. al, (2007), citado por De la Cruz et. al, (2010), quienes mencionan que los mayores valores de heterosis, corresponden a las mayores H.C.E.

Estos mismos autores afirman que la estimación de la heterosis de las cruza puede estar favorecida por los bajos rendimientos de ambos progenitores, cosa que no se presenta tan clara en el presente estudio, ya que los progenitores evaluados tienen medias de rendimiento muy similares. Se infiere que el grado de expresión de la heterosis está relacionado con el nivel de endocria de las líneas

parentales, menor nivel de endocría generara menor expresión en el porcentaje de la heterosis para el carácter rendimiento.

De igual manera se puede inferir que el bajo grado de expresión de caracteres de interés comercial se debe a que el germoplasma está emparentado genéticamente, de modo que es necesario adicionar nuevos alelos favorables contrastantes entre progenitores que al ser nuevamente cruzados promuevan la expresión de la heterosis en la progenie.

Tabla 11. Heterobeltiosis en temimos de porcentaje (%) con respecto al mejor padre (>P) para cada una de las variables respuesta evaluadas en cada uno de los cruzamientos de endospermo amarillo.

	(1-2)	(1-3)	(1-4)	(1-5)	(2-3)	(2-4)	(2-5)	(3-4)	(3-5)	(4-5)
Alt. Mzca	27,41**	36,72**	40,95**	23,20**	27,35**	21,56**	22,49**	29,69**	28,50**	25,89**
Alt. Planta	30,09**	27,86**	25,44**	18,22**	24,47**	17,64**	13,44**	21,84**	15,93**	12,51**
DFF	-4,81**	-4,41**	-3,61**	-5,62**	-4,50**	-0,42 ns	-4,56**	-2,86*	-1,63 ns	2,90*
DFM	-4,11**	-2,04 ns	-3,29**	-2,88*	-7,75**	-1,30 ns	-2,99*	-1,63 ns	1,22 ns	3,41**
Diam. Mzca	5,97 ns	5,43 ns	13,90 ns	5,39 ns	5,80 ns	2,05 ns	7,40 ns	2,56 ns	8,71 ns	0,98 ns
Diam.Tusa	5,29 ns	-0,24 ns	6,48 ns	0,17 ns	6,88 ns	1,27 ns	1,23 ns	0,63 ns	12,36 ns	1,94 ns
Larg. Mzca	-61,29**	18,68**	13,04**	23,63**	-60,59**	-62,31**	-62,43**	-24,63**	24,58**	21,19**
Grn.Hill	35,15**	23,54**	15,71**	26,80**	24,07**	16,77**	19,34**	6,35**	15,48**	13,32**
Num.Hill	1,06 ns	7,69 ns	10,96*	-3,11 ns	-2,13 ns	-2,84 ns	-7,00 ns	4,42 ns	-10,59*	-1,86 ns
P.1000Grn	-1,45**	8,86**	-25,92**	19,12**	-10,40**	-7,05**	0,11**	11,40**	-20,52**	-6,43**
Grn/Ts	50,80**	43,33*	33,23 ns	22,99 ns	17,91 ns	22,19 ns	10,96 ns	26,94 ns	10,96 ns	19,51 ns
Rend	66,66**	75,83**	70,79**	61,01**	54,18**	52,76**	60,42**	52,41**	67,68**	42,96**
Fus.Mzca	-50,00 ns	-25,00 ns	0,00 ns	-50,00 ns	0,00 ns	0,00 ns	0,00 ns	37,5 ns	0,00 ns	25,00 ns
Phys	0,00 ns	11,11 ns	33,33 ns	0,00 ns	22,22 ns	11,11 ns	-11,11 ns	-11,11 ns	-12,50 ns	-22,22 ns

“ * ” y “ ** ” Significativo al nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01 respectivamente, “ns” No significativo.

La heterosis basada en el promedio de los progenitores tiene su importancia desde el punto de vista biológico y genético en razón a que considera el aporte genético de los dos progenitores.

En el mismo sentido que la heterosis, la heterobeltiosis se calculó respecto al progenitor superior presentando datos altamente significativos y presentan similitud a los encontrados respecto a la heterosis.

Para las variables altura de mazorca y altura de planta, se presentan los valores más altos respecto a la expresión en porcentaje de la heterobeltiosis. Los valores para el carácter rendimiento en las cruzas evaluadas poseen una alta expresión respecto a sus progenitores, dando como resultado valores de heterobeltiosis altos y altamente significativos.

4.2 Genotipos de Grano Blanco

Comportamiento General

Para el caso de los valores medios en los genotipos de endospermo blanco (Tabla 12) los valores más altos para el rendimiento fueron los obtenidos por los genotipos seis (6), nueve (9), doce (12) y quince (15) respectivamente.

Estos genotipos en su orden corresponden a los cruzamientos realizados entre las líneas (3x5), (3x4), (4x5) y (2x4). Se destaca que en los cruzamientos se presenta en común la línea cuatro (4) y cinco (5), que permite inferir que estas líneas presentan una buena habilidad combinatoria específica (H.C.E).

Tabla 12. Medias de altura de mazorca, altura de planta, días a floración femenina y masculina y rendimiento expresado en ton.ha^{-1} de los padres y los respectivos cruzamientos de genotipos de endospermo blanco.

Genotipo	AltMzca (cms)	AltPlanta (cms)	DFF	DFM	Rend
1-Linea	78.28	180.05	54.25	55.25	6.20
2-Linea	78.15	173.43	56.00	53.75	6.26
3-Linea	78.00	179.50	55.00	54.25	6.34
4-Linea	79.43	175.30	54.75	55.75	5.76
5-Linea	78.45	179.93	57.75	55.25	5.14
6-(3x5)	87.82	183.80	57.50	54.50	9.32
7-(1x3)	85.12	187.50	57.00	54.00	7.79
8-(2x3)	86.05	187.90	55.25	53.75	8.21
9-(3x4)	87.02	192.55	56.75	54.75	9.37
10-(1x5)	86.22	184.20	55.50	52.75	8.07
11-(2x5)	86.55	183.45	56.50	54.75	8.34
12-(4x5)	84.97	184.07	55.50	56.75	9.92
13-(1X2)	85.22	191.85	54.00	51.75	6.96
14-(1X4)	86.35	183.22	56.00	55.75	7.23
15-(2x4)	85.77	197.32	55.25	55.75	8.98
DMS	2.89	12.91	1.63	1.43	1.26
CV	2.43	4.91	2.06	1.84	11.71

DMS: Diferencia mínima significativa. CV: Coeficiente de variación.

Los coeficientes de variación, al igual que los obtenidos en los datos para maíces de grano amarillo son muy bajos por lo tanto adecuados para este tipo de datos.

Tabla 13. Cuadrados medios y significancia estadística de variables de líneas de maíz blanco y sus respectivos cruzamientos.

<i>Fuentes de Variación</i>	<i>G.L</i>	<i>Alt Mzca</i>	<i>Alt Planta</i>	<i>DFF</i>	<i>DFM</i>	<i>Diam. Mzca</i>	<i>Diam. Tusa</i>	<i>Lar. Mzca</i>
Cuadrados Medios								
Repetición	3	15,35*	837,42*	3,69	4,06*	0,13*	0,04*	4,86*
Genotipo	14	58,19*	165,60*	5,07*	6,56*	0,21*	0,01	2,19*
Padres	4	1,27	37,73	7,67*	2,70*	0,01	0,01	1,12
P Vs C	1	780,81*	1319,37*	1,87	2,13	2,94*	0,07*	23,97*
Cruzas	9	3,20	94,23	4,28*	8,77*	0,03	0,00	0,25
H.C.G	4	2,30	128,17	6,10*	14,81*	0,003	0,01	0,24
H.C.E	5	3,92	67,07	2,82	3,93*	0,003	0,01	0,26
Error	42	4,12	81,93	1,32	1,01	0,02	0,01	0,90
Media		83,56	184,27	55,80	54,58	4,76	2,97	16,04
C.V.		2,43	4,91	2,06	1,84	2,90	0,07	5,90

*Significativo al nivel de probabilidad de 0.05.

Para el caso de los maíces de endospermo blanco, se obtuvieron valores muy similares en términos de significancia comparados con los de endospermo amarillo. Este factor puede estar relacionado con el nivel de endocria de sus líneas parentales, que en ambos genotipos (amarillos y blancos) el grado de homocigosis en las líneas evaluadas fue el mismo (S3).

El componente genético aditivo solo presentó significancia para las variables referentes a los días de floración masculina y femenina. La suma de cuadrados para la variable días a floración femenina (DFF) se distribuyó en 63% de participación para el componente aditivo y 37% para el componente no aditivo. El comportamiento en la distribución de la suma de cuadrados fue similar a la presentada en los maíces amarillos 53% para el componente aditivo y 47% para el componente no aditivo.

En el mismo sentido, la participación de la suma de cuadrados para el componente aditivo respecto a la variable días a floración femenina (DFM) fue de 75% y el restante 25% de participación correspondió al componente no aditivo o dominante. Estos datos se asemejan con un alto grado de precisión a los registrados por el análisis de varianza para los maíces amarillos, cuya participación fue de 78% para el componente aditivo y 22% para el componente no aditivo.

Los resultados encontrados presentan similitud con los encontrados por San Vicente et. al, (2001), quienes reportaron que los efectos aditivos son los que en mayor porcentaje contribuyen a la expresión de los caracteres días a floración. No obstante, estos mismos resultados son disimiles a los hallados por De la Cruz et. al, (2010), quienes evaluaron siete poblaciones de maíces tropicales del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) y en las conclusiones de su trabajo afirman que los efectos de tipo no aditivo fueron los efectos más importantes para días a floración. Bajo estos resultados, se observa que la variación genética de tipo aditivo (H.C.G), es la que predomina en la respuesta al carácter días a floración.

Tabla 14. Cuadrados medios y significancia estadística de variables del componente rendimiento y enfermedades de líneas de maíz blanco y sus respectivos cruzamientos.

<i>Fuentes de Variación</i>	<i>G.L</i>	<i>Grn. Hill</i>	<i>Num. Hill</i>	<i>P. 1000 Grn</i>	<i>Grn/Ts</i>	<i>Rend</i>	<i>Fus. Mzca</i>	<i>Phys.</i>
Cuadrados Medios								
Repetición	3	3,28*	0,28*	600,66	0,12	1,10	1,60*	0,46
Genotipo	14	4,23*	0,23*	6391,06*	1,04*	8,54*	0,82	0,27
Padres	4	0,02	0,10	4385,18*	0,60	1,00	0,55	0,18
P Vs C	1	56,71*	2,52*	30778,90*	2,5*	82,08*	0,83	2,13*
Cruzas	9	0,26	0,03	4572,80*	1,06*	3,72*	0,93	0,10
H.C.G	4	0,41	0,05	7292,89*	2,13*	7,58*	1,10	0,14
H.C.E	5	0,14	0,01	2396,63	0,20	0,63	0,80	0,06
Error	42	1,08	0,07	1134,75	0,29	0,79	0,57	0,23

Media	35,41	13,94	335,98	3,39	7,59	1,38	2,18
C.V.	2,92	1,90	10,02	15,95	11,71	54,53	22,19

**Significativo al nivel de probabilidad de 0.05.*

El componente genético aditivo solo mostro diferencias estadísticas significativas en las variables peso de 1000 granos, relación granos tusa y rendimiento, las demás variables evaluadas no mostraron diferencia alguna a un nivel de probabilidad de 0.05.

Para las variables relacionadas al componente de rendimiento de los genotipos de endospermo blanco evaluados en el presente trabajo, el contraste entre Padres y Cruzamientos mostró diferencia significativa. Este mismo componente de variación expresó comportamiento diferencial en la evaluación para enfermedades en la enfermedad causada por Physoderma (Phys).

La participación de la suma de cuadrados para rendimiento (Rend) fue 91% para el componente aditivo (H.C.G) y el restante 9% para el componente no aditivo (H.C.E). Se presentó similitud entre los valores hallados en el ensayo de endospermo amarillo donde la mayor proporción fue debida a componente aditivo.

En este mismo sentido los resultados hallados son congruentes a los encontrados por González et. al, (1997), quienes hallaron en su trabajo de investigación que la contribución de la variabilidad en la suma de cuadrados (S.C) para el rendimiento atribuible a las cruza F1 estuvo constituida en un 4,93% para los efectos de habilidad combinatoria general (H.C.G) y 95,07% para habilidad combinatoria especifica (H.C.E).

No obstante, se presentaron diferencias a los datos hallados por De la Rosa et. al, (2000), quienes hallaron que la contribución a la varianza del rendimiento atribuible a las cruza se encontraba constituida por un 40,4% de efectos aditivos (H.C.G) y un 59,6% de efectos no aditivos (H.C.E).

Sin embargo ambos autores al igual que este estudio muestran la superioridad de los efectos aditivos sobre los no aditivos para el carácter rendimiento.

Ante los resultados obtenidos y como la suma de cuadrados del componente aditivo (H.C.G) son más del doble de los del componente no aditivo o dominante (H.C.E) se puede concluir que los efectos genéticos aditivos son los que gobiernan la expresión del carácter rendimiento en los maíces evaluados. Sin embargo, los valores obtenidos son disimiles a los encontrados por De la Cruz et al, (2009), quienes en su estudio en germoplasma tropical de maíz hallaron que los efectos no aditivos fueron el componente principal en la expresión del rendimiento de grano de las poblaciones que fueron estudiadas.

En la tabla 14, específicamente en el componente no aditivo ninguna de las variables evaluadas mostraron contraste alguno por lo tanto no se observó significancia al nivel de probabilidad de 0.05. Todas las variables evaluadas presentaron comportamiento estadístico similar al encontrado en los datos de la evaluación de genotipos de color amarillo.

Análisis de Habilidad Combinatoria General (H.C.G)

La significancia de los efectos para habilidad combinatoria general (H.C.G), se determinaron bajo la misma metodología empleada en el análisis para maíces amarillos. De igual modo como regla general se determinó que si un estimado es mayor a dos veces la varianza ($\sigma(gi)$), entonces es estadísticamente diferente de cero al 5%, y si es 2.5 veces más grande, la significancia será al 1% (Ceballos, s.f).

El test para validar si un efecto es o no significativamente distinto de cero es:

$$\text{Test } t (H_0: gi = 0) \rightarrow t = gi - 0 / \sigma(gi)$$

Tabla 15. Efectos de Habilidad Combinatoria General (H.C.G) en las cinco líneas de endospermo blanco evaluadas.

Variables Evaluadas	Líneas					Efectos	
	1	2	3	4	5	Gi	Gi - Gj
Alt. Mzca	-0,10 *	0,37 *	-0,50 ns	-0,28 *	0,52 *	0,52	0,82
Alt. Plata	2,27 *	-4,94 ns	-1,19 ns	3,39 *	0,46 ns	2,33	3,69
DFF	-0,06 *	0,43 *	-0,40 *	-0,90 ns	0,93 *	0,29	0,46
DFM	1,73 ns	0,31 ns	-1,18 ns	-0,60 ns	-0,26 ns	0,25	0,41
Diam. Mzca	-0,01 *	0,03 *	-0,01 *	-0,01 *	0,01 *	0,03	0,05
Diam.Tusa	-0,01 *	0,01 *	0,00 *	0,00 *	0,00 *	0,01	0,02
Larg. Mzca	-0,05 *	-0,08 *	0,15 *	-0,16 *	0,14 *	0,24	0,38
Grn.Hill	0,22 ns	-0,08 ns	-0,12 ns	0,17 ns	-0,18 ns	0,26	0,42
Num.Hill	-0,06 *	0,07 *	0,04 *	0,00 *	-0,05 *	0,06	0,10
P.1000Grn	22,83 *	-13,73 ns	-16,56 ns	-22,9 ns	30,36 *	8,69	13,7
Grn/Ts	0,13 ns	0,23 ns	-0,74 ns	0,15 ns	0,23 ns	0,13	0,22
Rend	0,60 ns	0,65 ns	-1,20 ns	-0,39 ns	0,33 ns	0,22	0,36
Fus.Mzca	0,26 ns	0,26 ns	0,10 ns	-0,23 ns	-0,40 ns	0,19	0,30
Phys	0,01 ns	-0,15 ns	0,10 ns	0,10 ns	-0,06 ns	0,12	0,19

*Significativo al nivel de probabilidad de 0.05, ns= no significativo

Al revisar los valores de los efectos habilidad combinatoria general (H.C.G), se observa que la mayoría fueron no significativos o no diferentes de cero; por lo tanto se puede concluir que los progenitores empleados no son los más adecuados ya que no transmiten los caracteres a su descendencia en una gran parte de las variables evaluadas.

Para el carácter altura de la mazorca, las líneas dos (2) y cinco (5) fueron las que presentaron valores más altos y significativamente distintos de cero. La línea uno (1) y cuatro (4) fueron las que mejor valores para habilidad combinatoria general (H.C.G) presentaron, siendo estos valores, estadísticamente distintos de cero.

Para las variables relacionadas con el componente rendimiento no se encontraron valores distintos de cero, por lo tanto los valores hallados fueron no significativos o iguales a cero. Ante los valores hallados y teniendo en cuenta que el componente rendimiento es uno de los factores de mayor importancia a la hora de desarrollar

híbridos de interés comercial, se puede concluir al igual que con los maíces amarillos que las líneas evaluadas posiblemente se encuentra emparentadas o no hay una distancia genética suficiente para que haya una manifestación de significancia en los valores obtenidos. Por lo tanto no se pudo identificar líneas que combinaran bien con las demás para el carácter rendimiento puesto que sus valores no presentaron significancia estadística.

Los resultados hallados son congruentes a los reportados en varios estudios de capacidad combinatoria a nivel poblacional, en los cuales se señala la predominancia de los efectos genéticos aditivos sobre los no aditivos en la expresión del rendimiento según Becket *et al.*, 1990; Mungoma y Pollak, 1988; Vasal *et al.*, 1992; Sinobas y Monteagudo, 1994 citados por Malacarne *et. al.*, (2003).

Análisis de Habilidad Combinatoria Específica (H.C.E)

Tabla 16. Efectos de Habilidad Combinatoria Especifica (H.C.E) para cada una de las variables respuesta en las cinco líneas de endospermo blanco evaluadas.

	(1-2)	(1-3)	(1-4)	(1-5)	(2-3)	(2-4)	(2-5)	(3-4)	(3-5)	(4-5)	Sij
Alt. Mzca	-1,40 *	0,85 *	0,05 *	0,49 *	0,24 *	0,34 *	0,81 *	-0,09 *	-1,00 *	-0,3 *	0,71
Alt. Planta	-0,84 ns	-5,44 ns	4,07 *	2,22 *	2,74 *	-2,58 ns	0,68 *	2,06 *	0,63 *	-3,54 ns	3,20
DFP	-0,79 *	0,54 *	0,29 *	-0,04 *	-0,45 *	1,04 *	0,2 *	-0,62 *	0,54 *	-0,70 *	0,40
DFM	0,25 ns	0,75 ns	0,16 ns	-1,16 ns	-0,83 ns	0,58 ns	0,00 ns	-0,91 ns	1,00 ns	0,16 ns	0,35
Diam. Mzca	-0,03 *	0,01 *	0,00 *	0,02 *	0,01 *	0,00 *	0,02 *	0,01 *	-0,03 *	-0,01 *	0,04
Diam.Tusa	-0,01 *	0,00 *	0,01 *	0,00 *	0,00 *	0,00 *	0,01 *	0,00 *	0,00 *	-0,01 *	0,02
Larg. Mzca	-0,12 *	0,25 *	-0,05 *	-0,06 *	0,10 *	0,17 *	-0,15 *	0,34 *	0,01 *	0,23 *	0,33
Grn.Hill	0,19 ns	0,07 ns	-0,19 ns	-0,07 ns	-0,21 ns	0,11 ns	0,09 ns	0,02 ns	0,11 ns	0,06 ns	0,36
Num.Hill	0,07 ns	0,00 ns	-0,04 ns	-0,04 ns	0,00 ns	-0,03 ns	-0,03 ns	0,00 ns	0,00 ns	0,07 ns	0,09
P.1000Grn	-17,25 ns	-20,11 ns	24,5 1*	12,85 *	9,55 *	12,58 *	-4,88 ns	-9,28 ns	19,85 *	-27,81ns	11,90
Grn/Ts	-0,05 *	-0,01 *	-0,01 *	0,08 *	0,18 *	-0,24 *	0,12 *	0,15 *	-0,31 *	0,1 *	0,19
Rend	0,23 ns	-0,58 ns	0,34 ns	0,00 ns	0,20 ns	-0,34 ns	-0,9 ns	0,14 ns	0,23 ns	-0,15 ns	0,31
Phys	0,08 ns	0,08 ns	-0,16 ns	0,00 ns	0,00 ns	0,00 ns	-0,08 ns	0,00 ns	-0,08 ns	0,16 ns	0,17

*Significativo al nivel de probabilidad de 0.05, ns= no significativo

Una vez más los resultados obtenidos para habilidad combinatoria especifica (H.C.E) en los genotipos de endospermo blanco no son tan distintos de los

hallados en los de grano amarillo. Por lo tanto la conclusión en gran parte es compartida para ambos tipos de maíz. Específicamente para el componente rendimiento que siendo este de gran importancia se esperaba obtener valores (H.C.E) positivos y con significancia estadística, pero al presentarse valores estadísticamente iguales a cero se deja en evidencia la poca acumulación de los efectos genéticos no aditivos en el proceso de endocria que generó las líneas evaluadas.

Malacarne et. al, (2003), afirman que la importancia relativa de los efectos aditivos y no aditivos depende de los genotipos parentales en cada estudio, y que no es posible establecer conclusiones generales a menos que los genotipos utilizados sean los mismos. Ante estos resultados se espera que los valores para determinar la manifestación de la heterosis no sean los más altos.

Análisis de la Heterosis y Heterobeltiosis

Tabla 17. Heterosis en temimos de porcentaje (%) para cada una de las variables respuesta evaluadas en cada uno de los cruzamiento de endospermo blanco.

	(1-2)	(1-3)	(1-4)	(1-5)	(2-3)	(2-4)	(2-5)	(3-4)	(3-5)	(4-5)
Alt. Mzca	8,64**	10,51**	8,78**	11,05**	10,43**	9,85**	12,15**	8,27**	8,98**	9,01**
Alt. Planta	4,13**	1,91**	11,06**	6,97**	4,39**	5,19**	4,04**	8,11**	4,34**	5,79**
DFF	0,68 ns	2,51*	1,37 ns	1,33 ns	0,00 ns	2,03 ns	1,09 ns	-1,59 ns	1,10 ns	-1,77 ns
DFM	4,12**	1,82 ns	0,45 ns	-0,22 ns	-2,31*	0,00 ns	0,69 ns	-5,90**	-0,68 ns	-2,49*
Diam. Mzca	10,11 ns	10,98 ns	9,15 ns	12,01 ns	11,16 ns	9,55 ns	12,41 ns	9,74 ns	11,03 ns	9,86 ns
Diam.Tusa	-2,98 ns	-3,28 ns	-2,48 ns	-3,92 ns	-1,66 ns	-0,83 ns	-1,65 ns	-1,83 ns	-2,95 ns	-2,80 ns
Larg. Mzca	11,34**	13,51**	7,64 ns	9,27*	11,78**	8,60*	7,59 ns	4,88 ns	8,44*	6,70 ns
Grn.Hill	6,90**	6,31**	6,60**	5,88**	4,70**	6,76**	5,15**	6,17**	5,74**	6,33**
Num.Hill	2,54 ns	2,18 ns	2,20 ns	2,58 ns	3,27 ns	3,29 ns	2,94 ns	3,67 ns	3,32 ns	4,83 ns
P.1000Grn	4,57**	11,27**	26,13**	26,68**	10,95**	11,89**	12,04**	13,07**	28,66**	12,69**
Grn/Ts	22,29 ns	-17,14 ns	20,76 ns	21,27 ns	3,57 ns	34,18 ns	43,55*	-0,16 ns	-16,40 ns	39,34 ns
Rend	59,22**	15,31 ns	50,54**	65,25**	28,09**	39,11**	63,50**	15,32 ns	35,71**	51,05**
Fus.Mzca	53,84 ns	-14,28 ns	-33,33 ns	-20,00 ns	-20,00 ns	-38,46 ns	-27,27 ns	-14,28 ns	-33,33 ns	-20,00 ns
Phys	-20,00 ns	-14,28 ns	-23,80 ns	-20,00 ns	-15,78 ns	-15,78 ns	-22,22 ns	-10,00 ns	-15,78 ns	-5,26 ns

“ * ” y “ ** ” Significativo al nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01 respectivamente, “ns” No significativo.

Uno de los ejemplos más llamativos de la utilización de la heterosis se ha producido en programas de mejoramiento de maíz en el último siglo Hallauer y Miranda, (1981) citado por Budak et al, (2002). La progenie de la hibridación de dos líneas endogámicas posee caracteres superiores, tales como el rendimiento y otras características agronómicas.

En este caso específico, se observó que se presentó heterosis significativa en los distintos cruzamientos para las variables altura de la planta, altura de la mazorca, número de granos por hilera, peso de 1000 granos y rendimiento. Las demás variables respuesta no fueron estadísticamente significativas. Aunque algunas variables presentaron heterosis, se esperaba que este parámetro tuviese una contribución más alta respecto a su significancia, siendo estos valores no superiores al 60%. En su gran número, se presentaron valores de tipo negativo o cis-heterosis.

La explicación a estos datos puede ser compartida con los datos de maíces de grano amarillo incluidos en este estudio, donde se atribuye la baja expresión de la heterosis al nivel de endocría, líneas emparentadas genéticamente o con distancias genéticas no muy grandes.

Tabla 18. Heterobeltiosis en temimos de porcentaje (%) con respecto al mejor padre (>P) para cada una de las variables respuesta evaluadas en cada uno de los cruzamiento de endospermo blanco.

	(1-2)	(1-3)	(1-4)	(1-5)	(2-3)	(2-4)	(2-5)	(3-4)	(3-5)	(4-5)
Alt. Mzca	8,56**	10,32**	7,99**	10,92**	10,32**	8,97**	11,94**	7,30**	8,66**	8,34**
Alt. Planta	2,22**	1,77**	9,61**	6,94**	2,61**	4,62**	2,16**	6,85**	4,22**	4,44**
DFF	-0,89 ns	1,81 ns	0,91 ns	-1,73 ns	-0,89 ns	0,89 ns	-0,43 ns	-1,81 ns	-1,29 ns	-4,32**
DFM	2,71**	0,90 ns	0,00 ns	-0,90 ns	-2,76*	-1,79 ns	0,00 ns	-7,17**	-0,91 ns	-3,58*
Diam. Mzca	9,61 ns	10,60 ns	7,94 ns	11,51 ns	10,29 ns	8,83 ns	11,40 ns	8,16 ns	10,90 ns	8,16 ns
Diam.Tusa	-3,93 ns	-3,60 ns	-3,60 ns	-4,23 ns	-2,31 ns	-1,00 ns	-2,93 ns	-2,64 ns	-3,54 ns	-4,23 ns
Larg. Mzca	10,95*	11,25*	3,84 ns	5,09 ns	9,93*	5,12 ns	3,82 ns	3,20 ns	6,36 ns	3,36 ns
Grn.Hill	6,74**	6,15**	6,45**	5,57**	4,70*	6,76**	5,00*	6,17**	5,58**	6,17**

Num.Hill	2,17 ns	2,18 ns	1,45 ns	1,45 ns	2,89 ns	2,17 ns	1,44 ns	2,91 ns	2,18 ns	4,44 ns
P.1000Grn	2,90**	1,19**	12,66**	25,11**	2,41**	1,39**	11,63**	10,81**	18,35**	1,78**
Grn/Ts	7,8 ns	-18,53 ns	7,02 ns	12,07 ns	-7,26 ns	33,45 ns	36,42 ns	-10,17 ns	-21,51 ns	33,11 ns
Rend	58,46**	14,03 ns	44,83**	51,12**	27,28**	33,22**	48,88**	9,77 ns	22,87*	43,28**
Fus.Mzca	42,85 ns	-25,00 ns	-33,33 ns	-33,33 ns	-25,00 ns	-42,85 ns	-42,85 ns	-25,00 ns	-50,00 ns	-33,33 ns
Phys	-27,27 ns	-28,18 ns	-27,27 ns	-27,27 ns	-20,00 ns	-20,00 ns	-22,22 ns	-10,00 ns	-20,00 ns	-10,00 ns

“ * ” y “ ** ” *Significativo al nivel de probabilidad de 0.05 y 0.01 respectivamente, “ns” No significativo.*

Los datos para la heterobeltiosis no son tan disimiles significativamente comparados con los hallados para la cuantificación de la heterosis, donde se halló que el aporte genético de los padres a la progenie no es muy superior.

En términos generales, las variables evaluadas que presentaron significancia estadística para heterosis son las mismas que presentan significancia para la heterobeltiosis. Estos datos son calculados respecto al progenitor superior, no obstante los valores obtenidos no superan el 60%. Los aportes genéticos comprados con el mejor progenitor no fueron tan altos.

5. Conclusiones

- En los resultados encontrados, la suma de cuadrados para la variable rendimiento en las cruzas F1 son muy superiores comparados con la suma de cuadrados del error. Lo que indica que la varianza entre genotipos fue superior a la varianza ambiental.
- La baja expresión o no significancia en la heterosis de los parentales empleados en el presente trabajo posiblemente se debe a la escasa variabilidad genética en las accesiones seleccionadas y por ende un fuerte indicio que se encuentran muy cercanas genéticamente.
- Uno de las variables en estudio y de mayor importancia desde el punto de vista comercial es el rendimiento, se detectaron combinaciones híbridas con potencial de rendimiento del orden de 9.9 toneladas por hectárea, por lo tanto se hace importante continuar con su evaluación para encontrar el mejor manejo y los mejores ambientes para ser híbridos comerciales.
- Los efectos genéticos aditivos son los que gobiernan la expresión del carácter rendimiento en los maíces evaluados teniendo como referente que la suma de cuadrados del componente aditivo (H.C.G) y no aditivo o dominante (H.C.E), siendo los valores del primero componente más del doble que los valores del segundo.
- Se detectó que los efectos aditivos son los que en mayor porcentaje contribuyen a la expresión del carácter días a floración.
- La escasa significancia de efectos de habilidad combinatoria específica demostró la escasa capitalización de los efectos genéticos no aditivos o

dominantes en el proceso de selección genealógica, por lo tanto no es tan alto el beneficio en la heterosis de las combinaciones híbridas resultantes.

- Aunque en los valores de los efectos de habilidad combinatoria específica para ambos tipos de maíz para el carácter rendimiento se encontraron valores positivos, estos no fueron significativamente distintos de cero.
- Con un alto grado de certeza se puede concluir que no existe patrón heterótico entre las líneas evaluadas (amarillas y blancas), y que por lo tanto la manifestación de valores positivos que fueran estadísticamente significativos en los efectos para habilidad combinatoria específica son escasos.

6.Recomendaciones

En términos generales, se pudieron detectar combinaciones híbridas sobresalientes que permiten identificar la bondad de los parentales empleados con aras a su explotación comercial. Por lo tanto se recomienda que se dé continuidad al estudio de las características genéticas del germoplasma de donde fueron obtenidas las líneas parentales empleadas en este trabajo.

De igual manera es importante que en próximos trabajos se empleen líneas con un mayor grado de endocría, con el fin de asegurar un mayor porcentaje de homocigosis en sus loci y de esta manera poder lograr una mayor capitalización de los efectos aditivos y dominantes en la selección y asegurar en el momento de la hibridación un mayor beneficio en la heterosis del germoplasma.

En la medida que fuese posible, articular este tipo de trabajos con estudios de diversidad genética con el fin de poder conocer de manera más profunda la distancia genética que se tiene entre los distintos grupos de líneas que conforman el banco de germoplasma.

7. Bibliografía

1. Asturias, M. A. (2004). Maíz de alimento sagrado a negocio del hambre. Quito - Ecuador: Acción Ecológica (págs. 105).
2. Beck, D. L., Vasa, S. K. I., Crossa, J. (1990). Heterosis and combining ability of CIMMYT's tropical early and intermediate maturity maize (*Zea mays* L.) germplasm. *Maydica*. (35) 279-285. Citado por: Malacarne, M. F., & San Vicente, F. M. (2003). Patrones heteróticos de líneas tropicales blancas de maíz. *Agronomía Tropical*, 53(4), 32-40.
3. Bocanski J., A. N. (2011). Biplot analysis of diallel crosses of ns maize. *Genetika*, 43(2), 277-284.
4. Brown, J., & Caligari, P. D. (2008). An introduction to plant breeding. Blackwell. (págs. 216).
5. Budak, H., Cesurer, L., Bolek, Y., Dokuyucu, T., & Akkaya, A. (2002). Understanding of Heterosis. *KSU J. Science and Engineering*, 5 (2), 68-75.
6. Castañón-Najera, G., Latournierie L., Mendoza, M. (2005). Macro de SAS-IML para analizar los diseños II y IV de Griffing. *Universidad y Ciencia* (21), 27-35. Citado por: De la Cruz, P. G., De la Cruz, E. L., Castañón Najera, G., Osorio Osorio, R., Brito Manzano, N. P., Lozano del Rio, A., & López Naverola, U. (2009). Aptitud combinatoria general y específica de germoplasma tropical de maíz. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* (10), 101-107.
7. Ceballos, H. (s.f). *Genetica Cuantitativa*. Sin Publicar.

-
8. Centro de Investigación de la Caña de Azúcar de Colombia. (s.f.). <http://www.cenicana.org/>. Recuperado el 10 de Marzo de 2014, de http://www.cenicana.org/clima_/index.php#
 9. Chávez Servia, J. L., Sevilla Panizo, R. (2006). Fundamentos genéticos y socioeconómicos para analizar la agrobiodiversidad en la región de Ucayali: Seminario, 16 de enero de 2003, Pucallpa, Perú. (págs. 93).
 10. CIMMYT. (2004). Enfermedades del Maíz: Una guía para su identificación en campo. MéxicoD.F: CIMMYT.
 11. Confecampo. (2014). Comfecampo. Recuperado el 7 de Enero de 2014, de <http://www.confecampo.com/estadisticas/maiz.pdf>
 12. Crosbie, T. M. (2006). Plant Breeding: Past, Present, and Future. En K. R. Lamkey, & M. Lee, Plant Breeding: The Arnel R. Hallauer International symposium. Blackwell Publishing. (págs. 3-50).
 13. Cruz, C. D. (1998). Programa GENES - Aplicativo Computacional em Estatística Aplicada à Genética (GENES - Software for Experimental Statistics in Genetics). Genetics and Molecular Biology, 21(1), 135-138. Recuperado el 16 de Febrero de 2014, de http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S1415-47571998000100022&script=sci_arttext
 14. DANE. (2004). Recuperado el 18 de Marzo de 2012, de Maíz tecnificado en Colombia: http://www.dane.gov.co/files/investigaciones/agropecuaria/ena/maiz_tecnificado.pdf

15. Davis, R.L. (1927). Report of the plan breeder. Rep. Puerto Rico Agric. Exp. (págs. 14-15). Citado por: Yanez Guzman, C. F. (1993). La aptitud combinatoria general de líneas de maíz (*Zea mays* L.) en la explicación de heterosis. Montecillo: Tesis Maestria Ciencias Especialista en Genética. Colegio de Postgraduados.
16. De la Cruz, P. G., De la Cruz, E. L., Castañon Najera, G., Osorio Osorio, R., Brito Manzano, N. P., Lozano del Rio, A., & López Naverola, U. (2009). Aptitud combinatoria general y específica de germoplasma tropical de maíz. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* (10), 101-107.
17. De la Rosa, A., de León, H., Martínez, G., & Rincón, F. (2000). Heterosis, habilidad combinatoria y diversidad genética en híbridos comerciales de maíz (*Zea mays* L.). *Agronomía Mesoamericana*, 11 (1), 113-122.
18. Echeverri, A., Ceballos, H., & Vallejo Cabrera, F. A. (1999). Análisis dialéctico de algunos caracteres cuantitativos en pimentón (*Capsicum annum* L.). *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 52(2), 611-642.
19. Espitia Camacho, M. M., Vallejo Cabrera, F. A., & Baena García, D. (2006). Efectos heteróticos y habilidad combinatoria para el rendimiento por planta en Cucurbita moschata DUCH. Ex Poir. (U. N. Medellín, Ed.) *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 59(1), 3105-3121.
20. Esprague, G.F., Eberhart, S.A. (1977). Corn breeding. In G.F. Sprague (ed). *Corn and corn improvement*. Amer. Soc. Agron. Madison, Wisconsin. (págs. 305-362). Citado por: Yanez Guzman, C. F. (1993). La aptitud combinatoria general de líneas de maíz (*Zea mays* L.) en la explicación de heterosis. Montecillo: Tesis Maestria Ciencias Especialista en Genética. Colegio de Postgraduados.

21. Falconer, S.P. (1967). Introduction to quantitative genetics. New York: The Ronald Press Company. Citado por: Machikowa, T., Saetang, C., & Funpeng, K. (2011). General and Specific Combining Ability for Quantitative Characters. *Journal of Agricultural Science*, 3(1), 91-95.
22. FAO. (2000). Políticas y programas de semillas en América Latina y el Caribe. Roma: FAO.
23. FENALCE. (2004). Recuperado el 18 de Marzo de 2012, de Sensibilidades del sector cerealista y de leguminosas: <http://www.fenalce.org.co/archivos/RiesgoFrenteTLC.doc>.
24. FENALCE. (2014). Federación nacional de cultivadores de cereales y leguminosas departamento. Indicadores cerealistas. (págs. 64).
25. García Montealegre, J. P. (2008). Manejo eficiente de nutrientes en el cultivo del maíz en Colombia. Bogotá: Fenalce. (págs. 126).
26. Gardner, C.O., Eberhart, S.A. (1966). Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*. 22(3),439-452.
27. González, S., Córdova, H., Rodríguez, S., De León, H., & Serrato, V. (1997). Determinación de un patrón heterotico a partir de la evaluación de un dialelo de diez líneas de maíz subtropical. *Agronomía Mesoamericana*, 8(1), 1-7.
28. Graham, G. I., D. W. Wolff and C. W. Stuber. 1998. Characterization of a Yield Quantitative Trait Locus on Chromosome Five of Maize by Fine Mapping. *Crop Sci* (37) 1601-1610. Citado por: Citado por: Budak, H.,

- Cesurer, L., Bolek, Y., Dokuyucu, T., & Akkaya, A. (2002). Understanding of Heterosis. *KSU J. Science and Engineering*, 5 (2), 68-75.
29. Griffing, B. (1956). Concept of General and Specific Combining Ability in Relation to Diallel Crossing Systems. *Australian Journal of Biological Sciences*, 9(4), 463 - 493.
30. Gutierrez, del R.E., Espinoza, B.A., Palomo, G.J., Lozano G., Antuna, O. (2004). Aptitud combinatoria de híbridos de maíz para la comarca lagunera. *Revista Fitotecnia Mexicana* (27), 7-11. Citado por: De la Cruz, P. G., De la Cruz, E. L., Castañon Najera, G., Osorio Osorio, R., Brito Manzano, N. P., Lozano del Rio, A., & López Naverola, U. (2009). Aptitud combinatoria general y específica de germoplasma tropical de maíz. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* (10), 101-107.
31. Hallauer, A. R., Carena, M., & Miranda Filho, J. (2010). *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer.
32. Hallauer, A. R.; Miranda, J. B. (1988). *Quantitative genetics in Maize breeding*. 2nd ed. Ames, USA: Iowa State University Press. (págs. 468).
33. Hallauer, A.R. and J.B. Miranda, F. (1981). *Quantitative genetics in maize breeding*. The Iowa State University Press, Ames Iowa. (págs. 468). Citado por: Salazar, F. A. (2007). Herencia de la tolerancia a bajo fósforo en líneas endogámicas de maíz del CIMMYT tolerantes a suelo ácido. Palmira: Tesis Doctorado en Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias.
34. Hallauer, A.R. and J.B. Miranda, F. (1981). *Quantitative genetics in maize breeding*. The Iowa State University Press, Ames, USA: Iowa State

University Press. (págs. 468). Citado por: Yanez Guzman, C. F. (1993). La aptitud combinatoria general de líneas de maíz (*Zea mays* L.) en la explicación de heterosis. Montecillo: Tesis Maestría Ciencias Especialista en Genética. Colegio de Postgraduados.

35. Hayman, B. (1954). *The Theory and Analysis of Diallel Crosses*. *Genetics*, (39), 789-809.
36. Hayman, B. (1954). *The Theory and Analysis of Diallel Crosses*. *Genetics*, (39), 789-809.
37. Hayman, B. (1960). *The Theory and Analysis of Diallel Crosses*. III. *Genetics*, 45(2), 155-172.
38. Hayman, B.I. (1958). *The theory and analysis of variance of diallel crosses*. Part II. En: *Genetics* (43), 63-85. Citado por: Echeverri, A., Ceballos, H., & Vallejo Cabrera, F. A. (1999). *Análisis dialélico de algunos caracteres cuantitativos en pimentón (*Capsicum annum* L.)*. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 52(2), 611-642.
39. Jenkins, M. T., Brunson, A.M. (1932). *Methods of testing inbreed lines of maize in cross bred combinations*. *J. Am. Soc. Agron.* (24), 523-530. Citado por: Yanez Guzman, C. F. (1993). *La aptitud combinatoria general de líneas de maíz (*Zea mays* L.) en la explicación de heterosis*. Montecillo: Tesis Maestría Ciencias Especialista en Genética. Colegio de Postgraduados.
40. Kadkol, G.P., Anand. I.J., Sharma, R.P. (1984). *Combining ability and heterosis in sunflowers*. *Indian J. Genet.* (44), 447-451. Citado por: Machikowa, T., Saetang, C., & Funpeng, K. (2011). *General and Specific*

Combining Ability for Quantitative Characters. Journal of Agricultural Science, 3(1), 91-95.

41. Malacarne, M. F., & San Vicente, F. M. (2003). Patrones heteróticos de líneas tropicales blancas de maíz. *Agronomía Tropical*, 53(4), 32-40.
42. Márquez Sánchez, F. 1988. *Genotecnia Vegetal: Métodos Teoría Resultados*. México, D.F. MX. Calypso, S.A. Tomo II. (págs. 468). Citado por: Heredia Rengifo, M. G. (2011). Informe técnico de proyecto de investigación "Evaluación de habilidad combinatoria específica de líneas de maíz (*Zea mays* L.) de alta calidad proteica (QPM) en tres zonas del litoral ecuatoriano". Santo Domingo.
43. Márquez Sánchez, F. 1988. *Genotecnia Vegetal: Métodos Teoría Resultados*. México, D.F. MX. Calypso, S.A. Tomo II. (págs. 468). Citado por: Lemus Islas, Y., & Hernández Salgado, J. C. (2003). Situación actual del mejoramiento genético del melón para la resistencia al Mildiu pulverulento de las cucurbitáceas. *Temas de ciencia y tecnología*, 7(19), 25-36.
44. Mather, K. (1949). *Biometrical genetics*. Londod, Meheun. Citado por: Dickinson, A., & Jinks, J. (1956). *A Generalised Analysis of Diallel Crosses*. *Genetics*, 41(1), 65-78.
45. Milller, J.F., Hammond, J.J., Roath, W.W. (1980). Comparison of inbred vs. single-cross testers and estimation of genetic effects in sunflowers. *Crop Sci.* (20), 703-706. Citado por: Machikowa, T., Saetang, C., & Funpeng, K. (2011). *General and Specific Combining Ability for Quantitative Characters*. *Journal of Agricultural Science*, 3(1), 91-95.

-
46. Montenegro Torres, H., Rincón Sánchez, F., Ruiz Torres, N. A., de León Castillo, H., & Castañón Nájera, G. (2002). Potencial genético y aptitud combinatoria de germoplasma de maíz tropical. *Fitotecnia Mexicana*, 25(2), 135-142.
47. Morales, R.M.M., J. Ron P, J.J. Sánchez G., J.L. Ramírez D., E. De la Cruz L., S. Mena M., S. Hurtado de la P. y M. Chuela B. (2007). Relaciones fenotípicas entre híbridos comerciales y germoplasma exótico de maíz. Citado por: De la Cruz-Lázaro E. G., Castañón-Najera, N.P. Brito-Manzano, A. Gómez-Vázquez, V., Robledo-Torres, A.J. (2010). Heterosis y aptitud combinatoria de poblaciones de maíz tropical. *Pyton*. (79),11-17.
48. Mungoma, C., Pollak, L. M. (1988). Heterotic patterns among ten corn belt and exotic maize population. *Crop Sci.* (28), 500-504. Citado por: Malacarne, M. F., & San Vicente, F. M. (2003). Patrones heteróticos de líneas tropicales blancas de maíz. *Agronomía Tropical*, 53(4), 32-40.
49. Murphy, D. J. (2007). *Plant Breeding and Biotechnology Societal Context and the Future of Agriculture*. Cambridge University Press.
50. Ortiz, J. R., & Comalat Rodes, P. (1993). Habilidad combinatoria de 8 líneas élites dominicanas de maíz (*Zea mays* L.). *Agronomía Mesoamericana*, 4, 65-70.
51. Pohelman, I.M. 1974. Mejoramiento genético de las cosechas. Mexico, Limusa (págs. 275-282) Citado por: Rojas, M., & Jiménez, K. (1986). Prueba de aptitud combinatoria general en líneas de maíz de alta calidad proteinica. *Agronomía Costaricense*, 10(1-2), 29-32.

52. Reid, L. M., Zhu, X., Parker, A., & Yan, W. (2009). Increased resistance to *Ustilago zaeae* and *Fusarium verticillioides* in maize inbred lines bred for *Fusarium graminearum* resistance. *Euphytica*, 165, 567–578.
53. Ripusudan L, P. (2001). Introducción al maíz y su importancia. En P. Ripusudan L, *El maíz en los trópicos: Mejoramiento y producción* (págs. 424).
54. San Vicente, F., Bejarano, A., Crossa, J., & Marín, C. (2001). Heterosis y aptitud combinatoria entre poblaciones trópicas de maíz de endospermo amarillo. *Agronomía Tropical*, 51(3), 301-318.
55. SAS Institute Inc. (1997). *SAS/STAT Software: Changes and enhancements through release 6.12*. Cary, N C, USA: Institute Inc.
56. Shull, G. H. (1908). *The Composition of Field Maize*. Report of the American Breeders Association. (4) 296-301. Citado por: Budak, H., Cesurer, L., Bolek, Y., Dokuyucu, T., & Akkaya, A. (2002). Understanding of Heterosis. *KSU J. Science and Engineering*, 5 (2), 68-75.
57. Shull, G. H. (1908). *The Composition of Field Maize*. Report of the American Breeders Association. (4) 296-301. Citado por: Vallejo Cabrera, F. A., & Estrada Salazar, E. I. (2002). *Mejoramiento Genético de Plantas*. Palmira: Universidad Nacional de Colombia.
58. Shull, G. H. (1914). Duplicate Genes for Capsule Form in *Bursa Bursa Bastoris*. *J. Ind. Abst. Vererb.* (12) 97-149. Citado por : Citado por: Budak, H., Cesurer, L., Bolek, Y., Dokuyucu, T., & Akkaya, A. (2002). Understanding of Heterosis. *KSU J. Science and Engineering*, 5 (2), 68-75.

-
59. Sinobas, J. y I. Monteagudo. (1994). Análisis genético de un cruzamiento dialélico entre poblaciones de maíz españolas y americanas. *Invest. Agr.: Prod. Veg.* 9(2):167-179. Citado por: Malacarne, M. F., & San Vicente, F. M. (2003). Patrones heteróticos de líneas tropicales blancas de maíz. *Agronomía Tropical*, 53(4), 32-40.
60. Sprague G.F., Tatum L.A. 1942. General vs specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron* (34) 923-932.). Citado por: Echeverri, A., Ceballos, H., & Vallejo Cabrera, F. A. (1999). Análisis dialélico de algunos caracteres cuantitativos en pimentón (*Capsicum annum* L.). *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 52(2), 611-642.
61. Sprague G.F., Tatum L.A. 1942. General vs specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron* (34) 923-932. Citado por: Hernández Pérez, M., López Benítez, A., Borrego Escalante, F., López Betancourt, S. R., & Ramírez Meraz, M. (2011). Análisis dialélico del rendimiento de Chile por el Método IV de griffing. *Agronomía Mesoamericana*, 2(1), 37-43.
62. Superintendencia de industria y comercio. (2014). Cadena Productiva del maíz. Recuperado el 7 de Enero de 2014, de <http://www.sic.gov.co/documents/10157/34b1525a-c12b-4edd-a162-8505212f7bff>
63. Tanksley, S.D. and Monforte, A.J., 2000. Fine Mapping of Quantitative Trait Locus (QTL) from *Lycopersicon Hirsutum* Chromosome 1 Affecting Fruit Characteristics and Agronomic Traits: Breaking Linkage Among QTLs Affecting Different Traits and Dissection of Heterosis for Yield. *Theoretical and Applied Genetics* 100(3-4): 471-479. Citado por: Budak, H.,

- Cesurer, L., Bolek, Y., Dokuyucu, T., & Akkaya, A. (2002). Understanding of Heterosis. *KSU J. Science and Engineering*, 5 (2), 68-75.
64. Teichert Peske, S., & Amaral Villela, F. (2011). Producción de semillas de maíz. En S. Teichert Peske, *Tecnología de producción de semillas de maíz* (págs. 5-34).
65. Tiessen Favier, A. (2009). *Fundamentos y metodologías innovadoras para el mejoramiento genético de maíz*. México: Fundación Ciencia Activa.
66. Vallejo Cabrera, F. A., Espitia C, M., Checa C, O., Lagos B, T. C., Salazar V, F., & Restrepo S, E. (2005). *Análisis estadístico para los diseños genéticos en fitomejoramiento*. Palmira: Universidad Nacional de Colombia.
67. Vallejo Cabrera, F. A., Espitia Camacho, M., Estrada Salazar, E. I., & Ramírez, H. (2010). *Genética Vegetal*. Palmira: Feriva S.A.
68. Vallejo Cabrera, F. A., Estrada Salazar, E. I. (2002). *Mejoramiento Genético de Plantas*. Palmira: Universidad Nacional de Colombia.
69. Vasal, S. K., G. Srinivasan, S. Pandey, H. S. Córdova, G. C. Han y F. González C. (1992). Heterotic patterns of ninety-two white tropical maize lines. *Maydica* (37) 259-270. Citado por: Malacarne, M. F., & San Vicente, F. M. (2003). Patrones heteróticos de líneas tropicales blancas de maíz. *Agronomía Tropical*, 53(4), 32-40.
70. Yordanov, M. (1983). Heterosis in the tomato. En: Fraenkel, R. ed. *Heterosis; Reappraisal of theory and practice*. Berlin. Springer-Verlag. (págs. 189-219). Citado por: Echeverri, A., Ceballos, H., & Vallejo Cabrera, F. A. (1999). Análisis dialéctico de algunos caracteres cuantitativos en

pimentón (*Capsicum annum* L.). *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 52(2), 611-642.

71. Yu, S. B., J. X. Li, C. G. Xu., Y. F. Tan., Y. J. Gao., X. H. Li, Q. Zhang, M. A. Saghai Maroof. 1997. Importance of Epistasis as the Genetic Basis of Heterosis in an Elite Rice Hybrid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* (94) 9226-9231. Citado por: Budak, H., Cesurer, L., Bolek, Y., Dokuyucu, T., & Akkaya, A. (2002). Understanding of Heterosis. *KSU J. Science and Engineering*, 5 (2), 68-75.