

Capacidad combinatoria general y específica para rendimiento y sus componentes, de diez líneas de maíz (*Zea mays* L.)¹

Alfredo Luchsinger L.², Alejandro Violic M.³ y Raúl Barnier B.⁴

INTRODUCCION

El estudio de la capacidad combinatoria de un material genético es considerado de primordial importancia en el desarrollo de un programa de mejoramiento en algunos cultivos. Se han ideado diversos procedimientos tanto para expresar como para determinar

la capacidad combinatoria de un grupo de líneas. De éstos, el llamado sistema de cruza- mientos dialélicos ha recibido considerable énfasis en años recientes. Este método consiste en someter a un ensayo de campo el conjunto de todos los cruzamientos posibles entre las líneas estudiadas, incluyendo o no los cruza- mientos recíprocos o los padres. En él se estudian el rendimiento y otras variables de interés por su relación con el rendimiento o

¹Parte de la tesis presentada por el autor principal como uno de los requisitos para optar al grado de Magister en Genética y Mejoramiento Vegetal en la Universidad de Chile.

Recepción manuscrito: 10 de septiembre de 1970.

²Ing. Agr. Mag. Departamento de Producción Agrícola, Facultad de Agronomía de la Universidad de Chile. Profesor Auxiliar de Fitotecnia II, Profesor Interino de Fitotecnia Especial de la Escuela de Agronomía y Jefe del Proyecto Mejoramiento de Maíz Forrajero. Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Casilla 1004, Santiago, Chile.

³Ing. Agr. Ph. D., Jefe del Proyecto Maíz, Estación Experimental La Platina, Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Profesor de la Cátedra de Mejoramiento Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de Concepción, Chile.

⁴Ing. Agr. Jefe Proyecto Estadística, Estación Experimental La Platina, Instituto de Investigaciones Agropecuarias.

por sus carácter agronómico: precocidad, resistencia a tendidura, resistencia a enfermedades, etc. En este sistema, la capacidad combinatoria de una línea para una determinada variable en estudio, puede expresarse mediante una desviación del promedio de todos los cruzamientos de esa línea con respecto al promedio general del dialelo, valor que se designa como efecto de Capacidad Combinatoria General (CCG) de esa línea. De la misma forma, para un cierto cruzamiento, se puede observar que existe una desviación del promedio observado para ese cruzamiento con respecto al valor promedio o valor esperado en los cruzamientos de las dos líneas padres que lo forman, desviación que se denomina efecto de Capacidad Combinatoria Específica (CCE).

La determinación de los efectos de capacidad combinatoria mencionados permiten conocer el tipo de herencia que presentan tanto el rendimiento como las demás variables en estudio, es decir, de acuerdo con la magnitud de ambos componentes es posible establecer para el conjunto de líneas estudiadas si la acción génica es preferentemente aditiva o no aditiva y la importancia relativa de cada uno de estos efectos. Con estos antecedentes es posible diseñar, posteriormente, los métodos de mejoramiento más eficientes, es decir, aquéllos que permitan un mejor aprovechamiento de los efectos de capacidad combinatoria observados para las líneas ya seleccionadas.

En este trabajo se analizan los resultados de un dialelo realizado en base a 10 líneas puras de maíz pertenecientes al Proyecto Maíz del Instituto de Investigaciones Agropecuarias, donde se estudió el rendimiento y 5 caracteres relacionados con él: longitud de mazorcas, diámetro de mazorcas, número de filas por mazorca, número de granos por fila y número de granos por mazorca.

REVISION DE LITERATURA

Kehr (8) define la capacidad combinatoria como el comportamiento de un clon en combinación con otros clones o líneas, y señala al mismo tiempo que ella se trasmite a la descendencia.

Sprague y Tatum (11) definen CCG como el comportamiento promedio de una línea o clon en un conjunto de combinaciones híbridas, y como CCE las desviaciones con relación a este promedio que se presentan en un cruzamiento determinado. Señalan, al mismo tiempo, que la CCG se debe a efectos génicos aditivos y la CCE al tipo de acción génica no

aditiva, como ser, dominancia y epistasia. Señalan, además, que CCG es relativamente más importante que la específica cuando el material en estudio no ha sido seleccionado previamente, y ocurre lo contrario cuando el material ha sido previamente seleccionado; esta afirmación ha sido también sustentada por otros autores, Kambal y Webster (7).

Rojas y Sprague (10) determinaron que CCG, en maíz, es más estable en localidades y años que la CCE, y los efectos no aditivos, fueron más influidos por el medio ambiente que los aditivos en un grupo de líneas seleccionadas, y ocurrió lo contrario con líneas no seleccionadas.

Jenkins (6), en un estudio sobre la herencia de CCG determinó que ésta se fija temprano en el proceso de endocría.

Hayes (5) señala la influencia que tiene la diversidad genética sobre la expresión de la CCG.

Hayes (5) y posteriormente Gardner y Eberhart (3) destacan las ventajas de un cruzamiento dialelo para determinar la acción génica de un grupo de líneas y sus amplias aplicaciones en el mejoramiento de plantas.

Griffing (4), describe en forma detallada una amplia metodología para el análisis de un dialelo, permitiendo expresar la capacidad combinatoria de una línea en términos de efectos y varianzas. Establece 4 alternativas para diseñar un cruzamiento dialelo, según se incluyan o no los padres o los cruzamientos recíprocos.

MATERIAL Y METODO

El material utilizado estuvo formado por 45 híbridos simples resultantes de la combinación de las líneas homocigotas A 629, A 223, A 257, A 632, EC 25, PA 54, W 374-B, A 90, EC 26 y EC 40 en cruzamientos dialélicos. Las líneas con la letra A provienen de Minnesota, PA de Pennsylvania y las EC son líneas obtenidas por el Instituto de Investigaciones Agropecuarias. W 374-B, es originaria de Wisconsin.

La comparación se hizo en un ensayo en latice cuadrado de 7×7 , semibalanceado, con 4 repeticiones, sembrado en La Platina, en la primavera de 1967. Todas las líneas son de precocidad similar. Para completar 49 tratamientos, se agregaron 4 híbridos dobles de precocidad semejante a la de los híbridos simples.

En cada repetición, los tratamientos consistieron de una hilera de 7,40 m de longitud, separada 0,66 m de las vecinas, sobre la que

se sembró 2 o 3 granos por golpe cada 0,20 m. Posteriormente se raleó, dejando una planta por golpe, lo que corresponde a una densidad de 75.757 plantas por hectárea. Se sembró dos hileras bordes a los costados de cada repetición.

En el campo y posteriormente en el laboratorio, se midieron las variables usadas en el análisis de la capacidad combinatoria de las líneas, el que se hizo mediante el Método 4, Modelo I, de Griffing (4).

Las variables medidas fueron:

- Rendimiento de grano con humedad reducida a 15% (X_1).
- Longitud de mazorca (X_2), corresponde a la longitud media de una muestra, al azar, de 10 mazorcas por parcela.
- Diámetro de mazorca (X_3), se midió el diámetro en la parte central en una muestra al azar de 10 mazorcas por parcela.
- Filas por mazorca (X_4), se obtuvo en una muestra de 10 mazorcas por parcela.
- Granos por fila (X_5), igual al anterior.
- Granos por mazorca (X_6), se obtuvo multiplicando el número de filas por el número de granos por fila.

RESULTADO Y DISCUSION

El Análisis de Capacidad Combinatoria para rendimiento (X_1) se presenta en el Cuadro 1, donde se puede observar que el Cuadrado Medio es significativo a nivel de 0,01 tanto para CCG como CCE.

Cuadro 1 - Cuadrado medio del Análisis de Capacidad Combinatoria y componente de varianza para rendimiento de grano con humedad reducida a 15% (X_1).

FUENTES DE VARIACION	GL	CUADRADO MEDIO X_1
CCG	9	2,4307**
CCE	35	0,2329**
Error	96	0,0708

**Significativo al nivel de 1%.

COMPONENTES DE VARIANZA	X_1
$1/9 \sum \hat{g}_i^2$	0,2949
$1/35 \sum \sum \hat{S}_{ij}^2$ $i > j$	0,1621
σ^2	0,0708

En el mismo cuadro se incluye el componente aditivo y no aditivo para la CCG y CCE, respectivamente.

La estimación de los efectos de CCG para rendimiento (X_1) de cada una de las líneas, se indica en el Cuadro 2 donde se incluye el error estándar para la diferencia entre efectos de un mismo carácter.

En el Cuadro 1 se puede apreciar que aunque el Cuadrado Medio para CCE es significativo, el correspondiente a CCG es 10 veces mayor para la variable considerada.

Estos resultados están de acuerdo con lo expresado por Sprague y Tatum (11), en el sentido de que los componentes aditivos son más importantes si el material no ha sido anteriormente probado, lo que ha sido corroborado, además, por los trabajos de Gamble (1) y Robinson *et al* (9), para rendimiento de grano.

Al analizar los efectos de CCG para rendimiento de grano (X_1), Cuadro 2, se puede notar que las líneas A 257 y A 632 presentan los efectos positivos más altos, seguidos por las líneas A 629, EC 40 y PA 54. El resto de las líneas presenta efectos negativos.

Cuadro 2 - Estimación de los efectos de Capacidad Combinatoria General (\hat{g}_i) para rendimiento de grano con humedad reducida 15% (X_1).

LINEAS PROGENITORAS	EFFECTOS DE CCG (\hat{g}_i) X_1
A 629	0,4488
A 223	-0,5265
A 257	0,8549
A 632	0,7442
EC 25	-0,3660
PA 54	0,0985
W 374-B	-0,5314
A 90	-0,7183
EC 26	-0,1224
EC 40	0,1181
E. S. ($\hat{g}_i - \hat{g}_j$)	0,1330

Estimadores de los efectos de CCE (S_{1j}) se indican en el Cuadro 3, incluyéndose una estimación del error estándar para la diferencia entre dos efectos, ya sea, cuando tienen un padre en común o cuando ambos padres son diferentes.

Para la variable rendimiento, se puede observar que hay importantes diferencias entre los diversos cruzamientos simples, y que algunas de las combinaciones que exhibieron los valores positivos más altos fueron: PA 54 \times EC 26; EC 25 \times PA 54, A 223 \times EC 25; A 629 \times A 90; A 629 \times A 257.

Cuadro 3 - Estimación de los efectos de Capacidad Combinatoria Específica (\hat{S}_{ij}) para Rendimiento de grano con humedad reducida a 15% (X_1).

LINEAS PROGENITORAS	LINEAS PROGENITORAS								
	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 A 629	0,2284	0,5916	0,2429	-0,5651	-0,3839	0,2451	0,6127	-0,7371	-0,2346
2 A 223		0,4974	-0,0243	0,6307	-0,8388	-1,0205	-0,5198	-0,1336	0,1409
3 A 257			-0,0706	-0,5549	-0,0258	-0,3611	-0,0400	0,1100	-0,1465
4 A 632				0,1099	-0,4382	0,1788	-0,4273	0,1035	0,3253
5 EC 25					0,7755	-0,1824	0,0258	-0,4465	0,2070
6 PA 54						0,1922	-0,3377	0,8532	0,2035
7 W 374-B							0,2432	0,4604	0,2442
8 A 90								-0,0332	-0,5632
9 EC 26									-0,1768
Error Estándar									
E.S. ($\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{ik}$)	0,1239								
E.S. ($\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{kl}$)	0,1062								

Una estimación de la varianza de los efectos de Capacidad Combinatoria Específica asociada con cada padre (σ_{si}^2), Cuadro 4, refleja la forma en que un línea transmite cada característica a los híbridos en que interviene.

Los valores pequeños de varianza de CCE para una línea dada, señalan que ese genotipo es más parejo para transmitir a sus F_1 la característica de que se trate; por otro lado, un valor alto indica que la línea en sus cruza-

mientos, con algunas produce más de lo esperado y con otras, menos.

Bajo este punto de vista, de las cinco líneas con valor positivo de CCG, A 632 es la que transmite más uniformemente el buen comportamiento a sus híbridos, ya que posee la menor varianza de los efectos de CCE. Le siguen las líneas EC 40 y A 257. En cambio, las líneas A 629 y PA 54, tienen los valores más altos para varianza de los efectos de CCE.

Cuadro 4 - Varianzas estimadas de Capacidad Combinatoria Específica asociada con cada padre, $\hat{\sigma}_{si}^2$, para Rend. de grano (X_1), Longitud de mazorca (X_2), Diámetro de mazorca (X_3), Filas por mazorca (X_4), Granos por fila (X_5) y Granos por mazorca (X_6).

LINEAS	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6
A 629	0,1832	0,3091	0,0210	0,6590	0,0000	265,6137
A 223	0,2829	1,3104	0,0248	0,8739	3,9414	2.749,5383
A 257	0,0726	0,0805	0,0074	0,1664	0,0000	101,0609
A 632	0,0130	0,1456	0,0024	0,1551	1,4408	191,7358
EC 25	0,1773	0,3244	0,0043	0,4808	3,4680	2.578,4562
PA 54	0,2587	0,1698	0,0148	0,1968	0,3373	328,9961
W 374-B	0,1461	0,5643	0,0171	0,3710	2,3295	1.504,7092
A 90	0,1032	0,5719	0,0093	0,2579	3,8463	2.102,4424
EC 26	0,1575	0,4155	0,0055	0,9548	2,5729	1.950,6964
EC 40	0,0248	0,4444	0,0032	0,4411	1,8558	2.078,4766

El Análisis de Capacidad Combinatoria para los componentes de rendimiento considerados, se presenta en el Cuadro 5; en este caso los Cuadrados Medios son también significativos al nivel de 0,01 en todas las variables, tanto para CCG como CCE. Se presentan, además, los componentes aditivos y no aditivos.

A pesar que los Cuadrados Medios para CCE son significativos, el Cuadrado Medio correspondiente para CCG es 10-8-20-11 y 17 veces mayor en las variables longitud de mazorca (X_2), diámetro de mazorca (X_3), filas por mazorca (X_4), granos por fila (X_5) y

granos por mazorca (X_6), respectivamente. Estos resultados coinciden con los expuestos por Gamble (2), en el sentido que los efectos aditivos son más importantes para los componentes de rendimiento que para rendimiento de grano.

La estimación de los efectos de CCG para estas variables, puede verse en el Cuadro 6, incluyéndose también el respectivo error estándar de la diferencia. En este cuadro se observa que las líneas EC 40, A 257, A 632 y A 629 mostraron valores positivos para longitud de mazorca como ocurrió para rendimiento de grano. En relación a las variables granos por

Cuadro 5 - Cuadrados Medios de los Análisis de Capacidad Combinatoria y componentes de varianza para longitud de mazorca (X_2), Diámetro de mazorca (X_3), Filas por mazorca (X_4), Granos por fila (X_5) y Granos por mazorca (X_6).

FUENTES DE VARIACION	G.L.	CUADRADOS MEDIOS				
		X_2	X_3	X_4	X_5	X_6
C C General	9	7,0356**	0,1769**	12,3672**	40,8166**	35.361,5280**
C C Específica	35	0,7023**	0,0207**	0,6204**	3,5101**	2.141,9295**
Error	96	0,2067	0,0081	0,0996	1,3112	544,5889

**Significativo al nivel de 1%.

COMPONENTES DE VARIANZA	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6
$1/9 \sum \hat{\sigma}_i^2$	0,8536	0,0210	1,5334	4,9381	4.352,1173
$1/35 \sum_{i > j} \hat{\sigma}_{ij}^2$	0,4955	0,0126	0,5208	2,1988	1.597,3405
$\hat{\sigma}^2$	0,2067	0,0081	0,0996	1,3112	544,5889

fila y granos por mazorca, las líneas presentaron en general un comportamiento similar al observado para longitud de mazorca. Para diámetro de mazorca, el valor positivo más alto lo presentan las líneas EC 26, A 629, A 257 y A 632.

Entre las líneas que exhibieron efectos positivos de CCG para rendimiento de grano solo, las líneas A 629 y EC 40 mostraron efectos positivos para la variable filas por mazorca.

En el Cuadro 4 se presenta una estimación de varianza de los efectos de CCE para los componentes de rendimiento.

Las líneas A 257, A 632, PA 54 y A 629 tienen los valores más pequeños de varianza para efectos de CCE. El resto de las líneas tiene valores más altos y se espera que tengan mayor variación.

CONCLUSIONES

Los resultados de la presente investigación indican que, en general, los efectos aditivos son más importantes que los no aditivos para todas las características en estudio de las líneas consideradas. Sin embargo, los no aditivos mostraron significación, expresada por los Cuadrados Medios para CCE.

La mayor diferencia entre los efectos aditivos y no aditivos se encuentra en las variables filas por mazorca y granos por mazorca.

La variable que presenta menor diferencia entre los efectos aditivos y no aditivos es diámetro de mazorca.

Considerando la variable rendimiento de grano con humedad reducida a 15% (X_1), las líneas A 257, A 632 y A 629 presentan los valores positivos más altos de CCG; en cambio, EC 40 y PA 54 presentaron valores positivos

Cuadro 6 - Estimación de los efectos de Capacidad Combinatoria General ($\hat{\sigma}_i$) para longitud de mazorca (X_2), Diámetro de mazorca (X_3), Filas por mazorca (X_4), Granos por fila (X_5) y Granos por mazorca (X_6).

LINEAS PROGENITORAS	EFECTOS DE CAPACIDAD COMBINATORIA GENERAL ($\hat{\sigma}_i$)				
	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6
A 629	0,4117	0,0985	0,4871	2,2316	53,8407
A 223	-0,0288	-0,2179	-1,1714	-2,6262	-86,8737
A 257	1,2973	0,0849	-0,3045	2,0433	23,0635
A 632	0,5427	0,0344	-0,7015	-0,2553	-32,9309
EC 25	-0,4440	0,0237	2,0499	-0,5409	66,9107
PA 54	-0,8502	-0,0924	-0,2937	-0,1626	-16,6989
W 374-B	-1,0012	-0,0273	1,1312	-1,3531	23,6361
A 90	-0,9283	-0,1147	-2,3348	-1,6606	-116,6003
EC 26	-0,6134	0,3153	0,7292	-2,1690	7,8739
EC 40	1,6144	-0,1045	0,4086	4,4931	93,5267
E.S. ($\hat{\sigma}_i - \hat{\sigma}_j$)	0,2273	0,0451	0,1578	0,5725	11,6682

muy bajos. El resto de las líneas mostró valores negativos. La misma tendencia, en general, se observa, además, para algunas de las variables componentes de rendimiento, tales como longitud de mazorca (X_2), diámetro de mazorca (X_3), granos por fila (X_5) y granos por mazorca (X_6). No ocurre lo mismo para filas por mazorca (X_4), donde se destacan las líneas A 629, EC 40, EC 26, W 374-B y EC 25.

Para la misma variable (X_1), la estimación de las varianzas de los efectos de CCE indica que las líneas A 629 y PA 54, tienen los valores más altos. Ambas líneas intervienen en algunos cruzamientos sobresalientes. Las líneas A 257 y A 632, tienen los valores más altos de CCG pero los de sus varianzas para efectos de CCE son relativamente bajos.

R E S U M E N

La presente investigación consistió en el estudio de diez líneas de maíz: A 629, A 223, A 257, A 632, EC 25, PA 54, W 374-B, A 90, EC 26 y EC 40, a través de sus cruzamientos dialélicos mediante el Método 4, Modelo I, de Griffing. Los cruzamientos obtenidos se ensayaron en un diseño de látice cuadrado de 7×7 , semibalaceado, con 4 repeticiones, en la Estación Experimental La Platina del Instituto de Investigaciones Agropecuarias y se midieron las siguientes variables: peso total de mazorcas, peso de coronta, rendimiento de grano con humedad reducida a 15%, longitud de mazorca, diámetro de mazorca, filas por mazorca, granos por fila y granos por mazorca.

Se analizaron las variables para determinar los efectos de Capacidad Combinatoria General y Específica.

El análisis, según el modelo usado, indicó que todas las características fueron significativas a nivel de 0,01 para Capacidad Combinatoria General y Específica.

Se determinó que los efectos aditivos son más importantes que los no aditivos, para todas las variables en estudio.

Los resultados indicaron que las líneas A 257 y A 632 tienen la más alta Capacidad Combinatoria General, seguidas por las líneas A 629, EC 40 y PA 54. Estas mismas líneas y en el mismo orden, alcanzaron los más altos rendimientos de grano con humedad reducida a 15%. Las varianzas para efectos de Capacidad Combinatoria Específica de las líneas A 629 y PA 54 presentan valores altos, lo que indica que poseen una mayor variación.

S U M M A R Y

The purpose of the present research was to study ten corn inbred lines (A 629, A 223, A 257, A 632, EC 25, PA 54, W 374-B, A 90, EC 26 y EC 40), by diallel cross analysis according to Griffing's Method 4, Model I. The forty five singles crosses were tested in a 7×7 lattice square design partially balanced, with 4 replications at La Platina Agricultural Experiment Station, Instituto de Investigaciones Agropecuarias. The following variables were measured: total ear weight, cob weight, kernel yield with moisture reduced to 15%, ear length, ear diameter, number of rows per ear, kernels per row and kernels per ear.

These variables were analyzed to determine the effect of general and specific combining abilities.

The analysis, according to the model used, showed that all characters were significant at the 0.01 level for both general and specific combining abilities.

It was determined for all studied variables that additive effects were more important non-additive ones.

Results showed that lines A 257 y A 632 have the highest general combining ability, followed by lines A 629, EC 40 y PA 54. In the same order, these lines reached the highest grain yields with moisture reduced to 15%. Estimates of specific combining ability variances associated with each parent showed the highest values for lines A 629 and PA 54.

LITERATURA CITADA

1. GAMBLE, E. E. Gene effects in corn (*Zea mays* L.) I. Separation and relative importance of gene effects for yield. Canadian Journal of Plant Science 42 (2): 339-348. 1962.
2. ————. Gene effects in corn (*Zea mays* L.) II. Relative importance of gene effects for plant height and certain component attributes of yield. Canadian Journal of Plant Science 42 (2): 349-358. 1962.
3. GARDNER, C. O. and EBERHART, S. A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. Biometrics 22 (3): 439-452. 1966.
4. GRIFFING, BRUCE. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Australian Journal of Biological Sciences 9 (4): 463-493. 1956.
5. HAYES, H. K. A professor's story of hybrid corn. Minnesota, Burgess Publishing, 237 p. 1963.
6. JENKINS, M. T. The segregation of genes affecting yield of grain in maize. Journal American Society of Agronomy, 32 (1): 55-63. 1940.
7. KAMBAL, A. E. and WEBSTER, O. J. Estimates of general and specific combining ability in grain sorghum. Crop Science 5 (6): 521-523. 1965.
8. KEHR, W. R. General and specific combining ability for four agronomic traits in a diallel series among six alfalfa clones. Crop Science 1 (1): 53-55. 1961.
9. ROBINSON, H. F. *et al.* Estimates of heritability and the degree of dominance in corn. Agronomy Journal 41 (8): 353-359. 1949.
10. ROJAS, B. A. and SPRAGUE, G. F. A comparison of variance components in corn yield trials: III. General and specific combining ability and their interaction with locations and years. Agronomy Journal 44 (9): 462-466. 1952.
11. SPRAGUE, G. F. and TATUM, L. A. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. Journal American Society of Agronomy 34 (10): 923-932. 1942.