



Efecto de la endocría sobre habilidad combinatoria del rendimiento y calidad en zapallo (*Cucurbita moschata* Duchesne)

Inbreeding effect in combinatorial ability of yield and quality on butternut squash (*Cucurbita moschata* Duchesne)

Sanín Ortiz Grisales¹; Magda Piedad Valdés Restrepo²; Franco Alirio Vallejo Cabrera³

¹Zootecnista, M.Sc., Ph.D. Universidad Nacional de Colombia. Palmira - Valle del Cauca, Colombia; e-mail: sortizg@unal.edu.co; <https://orcid.org/0000-0002-7237-0815>

²Ing. Agroindustrial, Ing. Agrónoma, M.Sc., Ph.D. Universidad Nacional de Colombia. Palmira - Valle del Cauca, Colombia; e-mail: mpvaldesr@unal.edu.co; <https://orcid.org/0000-0001-9594-0289>

³Ing. Agrónomo, M.Sc, Ph.D. Universidad Nacional de Colombia. Palmira - Valle del Cauca, Colombia; e-mail: favallejo@unal.edu.co; <https://orcid.org/0000-0002-2739-0745>

Cómo citar: Ortiz Grisales, S.; Valdés Restrepo, M.P.; Vallejo Cabrera, F.A. 2020. Efecto de la endocría sobre habilidad combinatoria del rendimiento y calidad en zapallo (*Cucurbita moschata* Duchesne). Rev. U.D.C.A Act. & Div. Cient. 23(1):e1176. <http://doi.org/10.31910/rudca.v23.n1.2020.1176>

Artículo de acceso abierto publicado por Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica, bajo una licencia Creative Commons CC BY-NC 4.0

Publicación oficial de la Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales U.D.C.A, Institución de Educación Superior Acreditada de Alta Calidad por el Ministerio de Educación Nacional.

Recibido: Febrero 3 de 2019

Aceptado Mayo 12 de 2020

Editado por: Ingeborg Zenner de Polanía

RESUMEN

El zapallo *Cucurbita moschata* Duchesne es una hortaliza para diversos procesos culinarios y agroindustriales, por su color, sabor y textura; sin embargo, estas características cambian dependiendo del cultivar. Con base en 6 progenitores, 15 híbridos F₁, sin incluir los recíprocos, se estudió el efecto de la endocría en la habilidad combinatoria (HC), de caracteres asociados con el rendimiento y la calidad del fruto del zapallo, en dos localidades, Candelaria y Buga, Valle del Cauca, Colombia. Se usó cruzamientos dialélicos y progenitores con diferente grado de endocría (S₀xS₀, S₁xS₁ y S₂xS₂). Se utilizó el método 2 y modelo I, propuesto por Griffing y el análisis de Hallauer & Miranda, para evaluar la habilidad combinatoria general (HCG) y específica (HCE) del rendimiento y la calidad del fruto, con fines agroindustriales. Todos los caracteres evaluados variaron entre

generaciones de endocría. Se detectó interacción entre generación de endocría por localidad para todos los caracteres (P<0,01), con excepción de almidón (AL) y caroteno total (CT) en fruto. La HCG y HCE no se ajustaron a un patrón de comportamiento, debido a la variación de los progenitores en la susceptibilidad a la endocría. Los progenitores con HCG altamente significativa (P<0,01) para producción, fueron: 79S₀, 79S₁, 80S₀ y 34S₁, en Candelaria y 79S₀, 79S₁, 79S₂, 34S₀, 6S₀, 6S₁, 2S₁ y 2S₂, en Buga. Los mejores híbridos con alta HCE y alto rendimiento y calidad, para la localidad Candelaria, fueron: 2x28-S₀, 2x80-S₀, 28x80-S₀ y 80x34 y para la localidad Buga: 2x6-S₁, 80x34-S₁, 2x80-S₂ y 79x34-S₂.

Palabras clave: líneas endogámicas; cruzamientos dialélicos; efectos heteróticos; aptitud combinatoria; Cucurbitaceae.

ABSTRACT

Butternut squash, *Cucurbita moschata* Duchesne, is a vegetable used for various culinary and agro-industrial processes due to its colour, flavour and texture; however, these characteristics change depending on the cultivar. Based on 6 parents, 15 F1 hybrids, not including reciprocals, the effect of inbreeding on the combinatorial ability (HC) of characters associated with the performance and quality of Butternut squash fruit was studied; in two locations, Candelaria and Buga, Valle del Cauca-Colombia. Diallel and progenitor crosses with different degrees of inbreeding ($S_0 \times S_0$, $S_1 \times S_1$ and $S_2 \times S_2$) were used. Method 2 and model I proposed by Griffing and the Hallauer & Miranda analysis were applied to assess the general combinatorial (HCG) and specific combinatorial ability (HCE) of the yield and quality of the fruit, for agroindustrial purposes. All evaluated characters varied between inbreeding generations. Interaction between inbreeding generation by locality was detected for all characters ($P < 0.01$), with the exception of starch (AL) and total carotene (CT) in fruit. The HCG and HCE did not adjust to expected behaviour pattern, due to the variation of parents to inbreeding susceptibility. The parents with highly significant HCG ($P < 0.01$) for production were $79S_0$, $79S_1$, $80S_0$ y $34S_1$ in Candelaria and $79S_0$, $79S_1$, $79S_2$, $34S_0$, $6S_0$, $6S_1$, $2S_1$ y $2S_2$ to Buga. The best hybrids with high HCE and high performance and quality, for Candelaria locality were: $2x28-S_0$, $2x80-S_0$, $28x80-S_0$ and $80x34$ and for locality Buga: $2x6-S_1$, $80x34-S_1$, $2x80-S_2$ and $79x34-S_2$.

Keywords: Inbred lines; diallel crosses; heterotic effects; combinatorial aptitude; Cucurbitaceae.

INTRODUCCIÓN

El zapallo *Cucurbita moschata* Duchesne es una hortaliza popular para consumo en fresco en Colombia y las Américas (Ortiz *et al.* 2013) y está siendo adoptada en Europa de manera creciente (Andrejiová *et al.* 2018). Según el anuario estadístico de la Faostat para el 2017, se produjo un total de 27 millones de toneladas de cucúrbitas, incluyendo, zapallos, calabazas y calabacines, donde el 60,5% de la producción mundial se registró en Asia, con una participación del 43%, proveniente de China y del 18%, de India. Europa registró una producción total de 4 millones de toneladas: España, Francia y Alemania representaron los países con el 80% de la producción total en el continente. Por su parte, en América, se produjeron 3,5 millones de toneladas, que participaron con el 12,8% de la producción mundial; los países productores de zapallos y de calabacines, fueron: Argentina, México y Perú (FAO, 2017). El zapallo, por su valor, merece ser investigado a nivel básico, en especial, para identificar efectos de heterosis en el peso del fruto (Restrepo *et al.* 2018) o avanzar hacia la identificación de padres sobresalientes para producción en campo y calidad de fruto, mediante pruebas de progenie, como habilidad combinatoria por cruzamientos dialélicos.

El concepto de habilidad combinatoria fue propuesto por Sprague & Tatum (1942), como “la productividad de los cruzamientos entre una línea pura con el mayor número de líneas puras posibles”. Según Allard (1978), significó una nueva manera de hacer pruebas

de progenie y, en su forma general, ha sido considerado como un método ideal para evaluar el comportamiento de líneas o variedades, cuando se usan como progenitores en combinaciones híbridas, de manera que, las líneas o variedades difieren marcadamente en su habilidad para cruzarse, en especial, porque las combinaciones híbridas son un reflejo directo de la habilidad para combinarse, por parte de los progenitores y de la expresión de la acción génica de tipo aditiva (Falconer & Mackay, 1996).

En síntesis, habilidad combinatoria general, designa el comportamiento promedio de una línea en sus combinaciones híbridas y, habilidad combinatoria específica, designa aquellos casos en que, ciertas combinaciones, tienen un comportamiento mejor o peor del que se puede esperar, sobre la base del comportamiento promedio de las líneas consideradas. La habilidad combinatoria es una herramienta importante en la indagación y propuesta de metas del mejoramiento vegetal (Ceballos, 1998; Griffing, 1956; Lobo & Marín, 1973; Vallejo & Estrada, 2013).

En los últimos años, se han realizado numerosos estudios en variables agronómicas y agroindustriales (Rodríguez *et al.* 2018; Restrepo *et al.* 2018; Valdés *et al.* 2017; Ortiz *et al.* 2015) y sobre habilidad combinatoria en especies del género *Cucurbita*. Restrepo *et al.* (2018) determinaron que en la expresión del carácter peso promedio del fruto y producción de frutos por *C. moschata*, la habilidad combinatoria general (HCG), en las generaciones de endogamia S_0 , S_1 y S_2 , fueron altamente significativas. En el mismo sentido, en pepino *Cucumis sativus*, el color del fruto fue controlado por genes del tipo aditivo con evidente capacidad de habilidad combinatoria general y la forma del fruto, por genes de tipo aditivo y no aditivo (Olfati *et al.* 2013). Por su parte, Davoodi *et al.* (2016) consideraron que en los cruzamientos entre *C. moschata* y *C. pepo*, la mayoría de las características son reflejo de expresiones de habilidad combinatoria específica o de tipo heterótico.

El objetivo de esta investigación fue analizar el efecto de la endocria en la habilidad combinatoria de caracteres asociados con rendimiento y calidad del fruto en zapallo, *C. moschata* Duchesne.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización. El trabajo de campo, se realizó en dos localidades: Centro Experimental de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira –CEUNP-, ubicado en el municipio de Candelaria, departamento del Valle del Cauca (Colombia), a $03^{\circ} 25' 3$ latitud Norte y $76^{\circ} 25' 47.8$ longitud Oeste, 973m s.n.m., con 26°C de temperatura promedio anual, 1.100mm de precipitación anual y 76% de humedad relativa y en las instalaciones del Servicio Nacional de Aprendizaje –SENA-, ubicado en el municipio de Buga, departamento del Valle del Cauca (Colombia), con coordenadas: $3^{\circ} 53' 3.27$ latitud Norte y $76^{\circ} 18' 56.03$ de longitud Oeste, a 969m s.n.m., 23°C de temperatura promedio anual, 980mm de precipitación anual y 75% de humedad relativa (Ortiz *et al.* 2009). La valoración macromolecular de los frutos, se realizó en los laboratorios de Nutrición Animal, Química y Semillas de la de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira.

Material genético. A partir de la colección de zapallo del Programa de Hortalizas de la Universidad Nacional de Colombia, sede de Palmira, se seleccionaron 10 introducciones de zapallo, con alto contenido de materia seca en el fruto (MSF) y grado de endogamia cero (So). Se efectuó autopolinización en cada una de las 10 introducciones, para generar semilla S₁. Posteriormente, se autofecundaron las flores S₁, para generar semillas S₂. Se seleccionaron seis líneas S₂ y sus correspondientes antecesores, S₁ y S₂, para realizar tres sistemas de cruzamientos dialélicos: S₀xS₀, S₁xS₁ y S₂xS₂, siguiendo el método 2 y modelo I (6 progenitores, 15 híbridos F₁, sin incluir los recíprocos), propuesto por Griffing (1956). Los híbridos F₁, provenientes de los tres sistemas de cruzamiento dialélicos, se sembraron y se evaluaron en los campos experimentales de Candelaria y de Buga. Los 6 progenitores fueron: introducciones 2 y 6, procedentes de Pradera-Valle del Cauca; introducciones 28 y 34, procedentes del Patía-Cauca y las introducciones 79 y 80, de Santa Marta (Magdalena) (Ortiz *et al.* 2009).

Caracteres evaluados. Se evaluaron las siguientes variables: Número de frutos por planta (NFP); peso promedio del fruto en kg (PPF); peso total por planta en kg (PTP); materia seca del fruto en % (MSF); color de pulpa, empleando un abanico Roche; carotenos totales $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (CT), mediante la técnica de extracción por éter de petróleo-acetona-lavado con agua-decantado y espectrofotometría

450nm (Rodríguez-Amaya & Kimura, 2004); almidón total en la pulpa $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (AL), mediante gelatinización y dispersión del almidón en KOH 4M, seguida por una hidrólisis mediada por una amiloglicosidasa termo resistente y determinación específica de la glucosa, por un reactivo glucosa oxidasa y espectrofotometría a 500nm (Cumarasamy *et al.* 2002; Lasek *et al.* 2012) y proteína cruda en la pulpa del fruto (%) (PC), estimada como N total, por el método de Kjeldahl, por la constante 6,25 (Nielsen, 2017).

Diseño experimental. En cada localidad, se utilizó el diseño parcelas, divididas en bloques completos al azar, con 4 repeticiones, para generación de endocria, donde la parcela principal correspondió a generaciones y la sub parcela a los padres y los híbridos F₁, resultantes de cada cruzamiento dialélico: S₀xS₀, S₁xS₁ y S₂xS₂. Cada genotipo dispuso de cinco plantas por repetición, para disponer de tres plantas finales, como unidad experimental.

Análisis genético. El análisis genético – estadístico, se realizó mediante la metodología propuesta por Hallauer & Miranda (1988) (Tabla 1), con el cual, se puede identificar si existen diferencias significativas entre padres, entre cruza y entre padres y cruza, de modo que, en segunda instancia, emplea un análisis de varianza combinado (Tabla 2), que combina las ventajas de la metodología de Gardner & Eberhart (1966) y Gardner (1967), con la de Griffing (1956).

Tabla 1. Esquema del análisis funcional de la varianza para los resultados obtenidos por localidad.

Fuentes de variación	Grados de libertad	
Repeticiones	r-1	3
Entradas	t-1	62
Generaciones	(g-1)	2
Genotipos/Generaciones	(s-1)g	60
Genotipos/S ₀	$[p(p+1)/2]-1$	20
Padres	p-1	5
Cruzamientos	$[p(p-1)/2]-1$	14
ACG	n-1	5
ACE	$n(n-3)/2$	9
Padres vs cruza	1	1
Genotipos/S ₁	$[p(p+1)/2]-1$	20
Padres	p-1	5
Cruzamientos	$[p(p-1)/2]-1$	14
ACG	n-1	5
ACE	$n(n-3)/2$	9
Padres vs cruza	1	1
Genotipos/S ₂	$[p(p+1)/2]-1$	20
Padres	p-1	5
Cruzamientos	$[p(p-1)/2]-1$	14
ACG	n-1	5
ACE	$n(n-3)/2$	9
Padres vs cruza	1	1
Repeticiones x entradas	(r-1)(t-1)	186
Repeticiones x generaciones= Error (a)	(r-1)(g-1)	6
Repeticiones x genotipos/generaciones=Error(b)	(r-1)(s-1)g	180

Adaptado de Hallauer & Miranda (1988).

Tabla 2. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para los caracteres asociados a producción por planta y calidad del fruto de zapallo.

Fuente de variación	G. L.	PTP		MSTP		CT		COLOR		AL		PC	
Localidad	1	1,64	**	1,9	**	6,15	**	0,38	*	0,15	ns	2,09	**
Bloque (Loc)	6	18,59	**	14,7	**	4,13	**	2,06	**	3,79	**	13,53	**
Generaciones	2	4,78	**	0,93	*	11,97	**	8,46	**	8,67	**	10,3	**
Genotipos/Generaciones	60	31,95	**	33,72	**	45,83	ns	49,58	ns	56,63	ns	26,79	ns
Loc*Generaciones	2	2,37	**	2,61	**	0,29	ns	0,06	*	0,27	ns	0,13	**
Loc*(Genotipos/Generac)	60	6,82	ns	6,7	ns	6,18	**	7,69	**	6,66	**	4,34	**
Error Experimental	372	33,85		39,44		25,45	ns	31,77	ns	23,81	ns	42,81	ns
Media		20,4		2,6		151,3		9,7		7,1		7,6	
CV (%)		25,7		27,1		14,5		8,5		2,0		14,7	

Donde: Número de frutos por planta (NFP); peso promedio del fruto en kg (PPF); peso total por planta en kg (PTP); materia seca del fruto en % (MSF); color de pulpa (Color); carotenos totales $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (CT); almidón total en la pulpa $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (AL) y proteína cruda en la pulpa del fruto (%) (PC). * Probabilidad del error con 5%; **, Probabilidad del error con 1%; ns= sin diferencias significativas.

Para el procesamiento de la información, se utilizó SAS-9.1 (versión Windows) SAS Institute Inc (2012) y GENES (versión Windows 2004 y 2019) (Cruz, 2019).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Efecto de la endocría. En la tabla 2, se relacionan los cuadrados medios del análisis de varianza combinado, para los caracteres asociados a producción por planta y calidad del fruto. Se presentaron diferencias significativas y altamente significativas entre las tres generaciones de endocría, para todos los caracteres evaluados ($P < 0,05$ y $P < 0,01$). La interacción genotipo dentro generación de endocría fue altamente significativa, solamente para los caracteres producción y materia seca total por planta. La interacción generaciones de endocría por localidad fue significativa para la mayoría de los caracteres, con excepción de carotenos totales y contenido de almidón.

Lo anterior indicó, que la totalidad de los caracteres evaluados tienen un comportamiento diferencial dependiendo del nivel o grado de endocría, que puede ser aumentando, disminuyendo o permaneciendo constante su expresión fenotípica. Igualmente, las diferentes introducciones y sus cruzamientos de Cucurbita, utilizadas en el trabajo, respondieron de manera diferente a los niveles de endocría y a la localidad donde fueron evaluadas. A consideraciones similares llegó Restrepo *et al.* (2018), en si valoración del efecto de endocría en producción de zapallo.

El comportamiento de los genotipos, provenientes de los diferentes sistemas de cruzamientos dialélicos, depende del origen de las introducciones de Cucurbita utilizadas, del grado de endocría y de la localidad o ambiente donde se evalúen dichos genotipos y ello

supone una herramienta para identificar genotipos específicos para localidades específicas, con alto grado de adaptación a un ambiente determinado (Restrepo *et al.* 2018). En ese mismo sentido, Vallejo *et al.* (2010) y Baena *et al.* (2010) mencionan que *C. moschata* responde de manera positiva a los ambientes favorables de siembra y que la respuesta al proceso de endocría, probablemente, esté influida por las condiciones de clima y de suelo de la localidad de siembra de las poblaciones básicas (S_0) y sus respectivas líneas endogámicas (S_1 y S_2). Todo ello, sin menoscabo de depresión por endocría y, en algunos casos, “si la endogamia es una alternativa para cambiar la frecuencia genotípica de una población y, por lo tanto, la expresión del carácter en estudio (Falconer & Mackay, 1996), el efecto positivo de la endocría podría atribuirse a la alta dominancia (Ceballos, 1998) e interacciones de dominancia por dominancia, con probable presencia de dominancia remanente, a expensas de la aditividad, a medida que se acentúa la endocría, generando, de ese modo, en generaciones endogámicas tempranas, el fenómeno de epistasia sinérgica (Crow & Kimura, 1970), incrementando las variables de producción” (Ortiz *et al.* 2009)

Las variables producción total por planta y calidad del fruto expresaron diferencias altamente significativas ($P < 0,01$), dependiendo del nivel de endocría (generaciones) (Tabla 2). La interacción genotipo dentro generación de endocría para los caracteres PTP y MSF expresaron diferencias altamente significativas ($P < 0,01$), mientras que para las variables de calidad, no presentaron diferencias (Tabla 2).

Para los caracteres peso total por planta PTP y materia seca total por planta MSTP, el cuadrado medio del error asociada con la fuente de variación generaciones de endocría, fue considerablemente más alta en Buga que en Candelaria. En contraste, la magnitud del error fue 4,5 veces mayor en Candelaria que en Buga. Lo anterior, explica

que pequeñas diferencias entre los promedios de generaciones S_0 , S_1 y S_2 sean declarados como no significativos en la primera localidad (Candelaria) y como significativos en la segunda (Buga), lo cual, demuestra, por un lado, que la producción total por planta varía entre generaciones de endocria y del ambiente donde se realice la evaluación (SC entre generaciones en Buga > SC entre generaciones Candelaria) y por otro, la influencia del microambiente (SC repetición x generación) y del macroambiente (SC genotipo x localidad) de siembra sobre el comportamiento de los genotipos evaluados.

Espitia *et al.* (2006) no encontraron diferencias significativas en producción por planta de zapallo al evaluar variedades (S_0) y líneas S_1 en diferentes ambientes, contrario a los resultados obtenidos por Gwanama *et al.* (1998) y Mohanty & Prusti (2002), quienes detectaron como significativa la interacción genotipo x ambiente ($P < 0,05$), tal como ocurrió en el presente trabajo. Las diferencias entre los resultados de uno u otro estudio son explicables por el tipo de material genético utilizado (introducciones S_0 , líneas S_1 y S_2 , híbridos F1) y por los ambientes (localidades) utilizados (El-Adl *et al.* 2014).

Análisis de habilidad combinatoria. De acuerdo con los resultados que se presentan en las tablas 3 y 4, se deduce que la contribución (%) de los cuadrados medios de la habilidad combinatoria a la SC de la fuente de variación híbridos, depende del ambiente de evaluación

y del nivel de endogamia de los genotipos. La habilidad combinatoria permite evaluar el comportamiento de líneas o variedades, cuando se usan como progenitores en combinaciones híbridas (Hallauer & Miranda, 1988). Dicho de otra forma, la habilidad combinatoria sirve para seleccionar buenos progenitores para los diferentes programas de mejoramiento, en especial, porque es un método efectivo en la identificación de progenitores sobresalientes. La habilidad combinatoria general se debe a la presencia de efectos genéticos asociados con la varianza aditiva en la población base, de la cual, son tomados los progenitores (Falconer & Mackay, 1996).

En Candelaria, los híbridos entre progenitores S_0 mostraron predominio de los efectos de HCG en PTP, MSTP y AL, en tanto que, para CT y COLOR, los efectos de HCE fueron más acentuados. Para PC, los dos efectos son relativamente similares en su magnitud. En Buga, con excepción del AL (HCG > HCE) y la PTP (HCG < HCE), los demás caracteres muestran una contribución relativamente similar entre los efectos de HCG y HCE.

Para los híbridos formados entre líneas S_1 , la HCG es superior en las variables de calidad del fruto (CT, COLOR, AL) en Candelaria, mientras que en Buga, este modo de acción génica influyó de manera similar, tanto en producción como en calidad (MSTP y PC). Los efectos de HCG y HCE presentaron contribuciones relativamente similares para las variables PTP, MSTP y PC, en Candelaria y PTP y COLOR, en Buga (Tabla 3).

Tabla 3. Contribución (%) de los cuadrados medios de la habilidad combinatorias general (HCG) y específica (HCE), en los híbridos provenientes de tres cruzamientos dialélicos, con diferentes niveles de endocria, evaluados en dos localidades.

CANDELARIA							
		PTP	MSTP	CT	COLOR	AI	PC
S_0	HCG	61,85**	86,82**	28,49**	24,19**	70,81**	41,31
	HCE	38,15	13,18	71,51**	75,81**	29,19**	58,69
S_1	HCG	45,32**	42,27	61,52	81,91**	67,54**	55,41**
	HCE	54,68**	57,73**	38,48	18,09	32,46**	44,59*
S_2	HCG	38,55*	34,72*	45,31**	83,95**	49,93**	52,44
	HCE	61,45*	65,28**	54,69**	16,05	50,07**	47,56
BUGA							
		PTP	MSTP	CT	COLOR	AI	PC
S_0	HCG	20,02**	41,82	56,91**	44,15**	65,64**	50,48*
	HCE	79,98*	58,18	43,09**	55,85**	34,36**	49,52
S_1	HCG	45,33**	60,64*	14,71	52,19**	29,30**	62,98**
	HCE	54,67**	39,36	85,29**	47,81**	70,70**	37,02
S_2	HCG	17,52**	54,01**	33,38**	65,64**	29,23**	25,13
	HCE	82,48**	45,99	66,62**	34,36**	70,77**	74,87

Donde: Número de frutos por planta (NFP); peso promedio del fruto en kg (PPF); peso total por planta en kg (PTP); materia seca del fruto en % (MSF); color de pulpa (Color); carotenos totales $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (CT); almidón total en la pulpa $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (AL) y proteína cruda en la pulpa del fruto (%). * Probabilidad del error con 5%; **, Probabilidad del error con 1%; ns= sin diferencias significativas.

Tabla 4. Contribución de los efectos de HCG y HCE en la manifestación de los caracteres evaluados, en dos localidades.

CANDELARIA			
Nivel de endocría .			
EFFECTOS	S ₀	S ₁	S ₂
HCG>HCE(*)	PTP, MSTP, AL	CT, COLOR, AL	COLOR
HCG≈HCE	PC	PTP, MSTP, PC	CT, AL, PC
HCG<HCE	CT, COLOR		PTP, MSTP
BUGA			
HCG>HCE	AL	MSTP, PC	COLOR
HCG≈HCE	MSTP, CT, COLOR, PC	PTP, COLOR	MSTP
HCG<HCE (**)	PTP	CT, AL	PTP, CT, AL, PC

Donde: (*) = HCG > 60%; (**) = HCE > 60%. Número de frutos por planta (NFP); peso promedio del fruto en kg (PPF); peso total por planta en kg (PTP); materia seca del fruto en % (MSF); color de pulpa (Color); carotenos totales $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (CT); almidón total en la pulpa $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (AL) y proteína cruda en la pulpa del fruto (%) (PC). * Probabilidad del error con 5%; **, Probabilidad del error con 1%; ns= sin diferencias significativas.

Para los híbridos formados entre líneas S₂ es evidente que son más importantes los efectos de HCG en COLOR para las dos localidades, en contraste con el predominio de los efectos de HCE para PTP y MSTP (Tabla 3). Los demás caracteres o presentan efectos en magnitud relativamente similar o con predominio de la HCE, dependiendo de la localidad.

Del análisis anterior, se deduce que, la HCG y HCE para los caracteres de calidad del fruto y de producción presentan un patrón de comportamiento variable y no existe, por tanto, un predominio de un modo de acción génica específica, que permita definir una única estrategia de mejoramiento para los caracteres considerados. Además, debido a la evidente interacción generación de endocría x localidad, se debe realizar selección de progenitores en las diferentes localidades consideradas. A consideraciones similares llegan Elhameid *et al.* (2017), trabajando con líneas endocriadas de *C. pepo*.

Los progenitores con efectos de Habilidad Combinatoria General (g), significativamente mayores que cero, en una determinada generación de endocría, no preservan esta cualidad en la siguiente generación (Tabla 4) y ello supone, entonces, identificar buenos progenitores en cada generación de endocría.

En la localidad de Candelaria, por ejemplo, la población 80-S₀ que posee excelente capacidad combinatoria para producción por planta y calidad de fruto (excepto CT y PC), se podría recombinar con los progenitores 6-S₀ o 28-S₀, para mejorar el contenido de carotenos, manteniendo o incrementando los indicadores de producción. Otra alternativa sería recombinar líneas de la población 34-S₁ con la población 80-S₀, con el consecuente aumento en Color, CT y MSTP.

Debido a la interacción generación de endocría por localidad es necesario seleccionar progenitores en cada localidad que presente

alta HCG y altos promedios para los caracteres evaluados. En Candelaria, probablemente, el uso de líneas endogámicas S₁ y S₂ no sea recomendable, pero en Buga, dichas líneas serían los mejores progenitores, porque poseen los mayores efectos de HCG, para rendimiento y calidad.

Existen varios progenitores, en generaciones S₀, S₁ o S₂, que presentan efectos de HCG, significativamente mayores que cero, que pueden ser utilizadas en progenitores de selección para incrementar los diferentes caracteres asociados con producción y calidad de frutos.

Análisis de Habilidad Combinatoria Específica y heterosis. La identificación de combinaciones híbridas con efecto de habilidad combinatoria específica (HCE), significativamente mayor que cero, para caracteres de rendimiento y calidad de fruto, abre la posibilidad de explotar el fenómeno de la heterosis, en la producción de alimentos. Los resultados que se presentan en la tabla 5 resumen información sobre el comportamiento en términos de efecto de HCE, significativamente mayor que cero; heterosis relativa media (HRM) y heterobeltiosis (HB) para las combinaciones híbridas de más alto desempeño en cada generación y localidad.

Se presentó respuesta diferencial en el comportamiento de los híbridos provenientes de las introducciones a libre polinización, líneas endocriadas S₁ y S₂. Igualmente, los híbridos presentaron comportamiento diferencial dependiendo de las localidades en donde se evaluaron. Los híbridos provenientes de generaciones S₀, se expresan de manera diferente en las localidades. Ello, supone un efecto ambiental marcado sobre los híbridos provenientes de la generación S₀ y que, por lo tanto, se debería identificar un cruzamiento particular para cada localidad, según sea el interés del mejorador. En la generación S₁, por su parte, sobresalieron para PTP los cruzamientos 6x34 y 80x34, por expresar HCE altamente significativa con HRM y HB (Tabla 6), sobresalientes para las dos

Tabla 5. Progenitores que presentaron efectos de Habilidad Combinatoria General HCG (g) significativamente mayores que cero, en dos localidades.

VARIABLE	CANDELARIA		
	Progenitores		
	S ₀	S ₁	S ₂
PTP	80(3,75**)	34(3,72**)	
MSTP	80(0,77**);		80(0,37*)
CT	6(29,2**); 28(24,5**)	34(22,9**)	2(30,0**)
COLOR	79(0,49*)	2(0,46*); 6(0,44*)	34(0,68**)
AI	2(0,9**); 79(1,4**); 80(1,0)	79(2,4)	80(0,91**)
PC		80(1,15**)	
	BUGA		
	S ₀	S ₁	S ₂
PTP	6(3,92**)	6(4,13**)	28(3,0); 79(2,89**)
MSTP		6(0,47**)	2(0,55**); 28(0,36*)
CT	6(36,2**); 28(13,1**)		80(20,7**)
COLOR	2(0,55**)	2(0,66**); 6(0,55**)	2(0,96**); 34(0,46*)
AI	2(1,01**); 79(0,6*); 34(1,2**)	2(0,65*); 79(1,33**)	2(1,6**)
PC	6(0,74**)	80(0,81**)	80(1,15**)

Donde: Número de frutos por planta (NFP); peso promedio del fruto en kg (PPF); peso total por planta en kg (PTP); materia seca del fruto en % (MSF); color de pulpa (Color); carotenos totales $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (CT); almidón total en la pulpa $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (AL) y proteína cruda en la pulpa del fruto (%) (PC). * Probabilidad del error con 5%; **, Probabilidad del error con 1%; ns= sin diferencias significativas. El valor numérico antes del paréntesis corresponde al padre, que expresa habilidad combinatoria general y el valor entre paréntesis al renqueo, que arroja el análisis de habilidad combinatoria derivado de Hallauer & Miranda, que no tiene magnitud.

localidades simultáneamente. Asimismo, para AL en S₁, solamente el cruzamiento 2x79 expresó complementariedad genética para HCG, altamente significativa con HRM y HB, relevantes en las dos localidades simultáneamente.

En la generación S₂, probablemente, se haya presentado mejor complementariedad genética para la expresión de HCE, altamente significativa con HRM y HB relevantes para PTP, posiblemente, porque la endocria acumuló genes favorables. Ello, se confirma con la respuesta positiva y simultánea en las dos localidades de los cruzamientos 2x34, 79x34 y 79x80 para PTP. De todo esto, se desprende que si la decisión del programa de mejoramiento genético es producir híbridos, la estrategia sería concentrar genes favorables para rendimiento y calidad, a través de la formación de híbridos dobles o triples; por ejemplo, para condiciones de Candelaria, se sugiere la formación de los siguientes híbridos dobles o triples: (2x80-S₀ x 79x34-S₀), (2x28-S₀ x 79x34-S₀), (28x80-S₀) x 2-S₀, (79x34-S₀) x 80-S₀, (80x34-S₀) x 79-S₀ y para las condiciones de Buga, se sugiere la formación de los siguientes híbridos dobles o triples: (6x34S₁ x 79x80S₁); (2x6S₁ x 79x34S₁); (79x80S₁) x 34S₁; (6x34S₁) x 80S₁. Para la generación S₂, dado que presentó híbridos con alta HCE, HRM y HB, en las dos localidades, entonces, la estrategia,

probablemente, sería concentrar genes para rendimiento y calidad del fruto, mediante el siguiente híbrido doble: (79x34S₂ x 2x6S₂).

De todo lo anterior y a modo de *conclusion*, se deben seleccionar los mejores híbridos para cada localidad, debido a la interacción significativa generación de endocria por localidad; además, los caracteres relacionados con la calidad del fruto fueron más sensibles (negativamente) al efecto de endocria que los caracteres relacionados con el rendimiento.

La habilidad combinatoria general de un progenitor (**g**) y la habilidad combinatoria específica (**S_{ii}**) de un cruzamiento, en caracteres asociados con calidad del fruto y rendimiento, presentaron comportamientos diferenciales, dependiendo de la generación de endocria y localidad de evaluación, donde los progenitores de mejor desempeño para los caracteres relacionados con producción, fueron: 80S₀; y 34S₁, en Candelaria y 6S₀; 6S₁; 28S₂; 79S₂, en Buga y para caracteres de calidad de fruto (en especial, almidón), fueron: 2S₀; 79S₀; 79S₁; 80S₂, en Candelaria y 2S₀; 79S₀; 34S₀; 2S₁; 79S₁ y 2S₂, en Buga.

Aunque en Candelaria no fue posible identificar un híbrido con efecto de HCE alto para todos los caracteres asociados con

Tabla 6. Efectos de Habilidad Combinatoria Específica (S_{ii}), significativamente mayores que cero, heterosis relativa media (HRM) y heterobeltiosis (HB), para los híbridos de mejor desempeño.

VARIABLE	CANDELARIA		
	S_0	S_1	S_2
PTP	2x28 (5,98**; 109,9%; 50,2%) 2x80 (4,56*; 74,2%; 24,3%) 80x34 (3,89*; 39,8%; 29,6%)	6x34 (7,36**; 154,2%; 151,8%) 80x34 (3,9*; 92,0%; 71,9%)	80x34 (1,88*; 98,2%; 52,8%) 79x34 (0,67*; 94,5%; 45,6%) 6x34 (4,21*; 90,3%; 36,4%) 79x80 (6,28**; 89,4%; 81,7%) 2x34 (1,29*; 83,9%; 28,1%)
MSTP		6x34 (0,79**; 76,7%; 4,59%)	6x34 (0,64*; 76,7%; 4,5%)
CT	2x80 (23,4**; 6,93%; 6%) 6x79 (29,79**; 16,1%; 12,3%)		6x79 (41,4**; 19,6%; 1,1%)
COLOR	6x80 (1,39**; 12,1%; 10,5%) 79x34 (0,65**; 12,8%; 7,1%)		2x6 (0,92**; 14%; 10%)
AI	2x79 (2,32**; 49,9%; 20,4%)	2x79 (2,65**; 87,6%; 73,5%) 28x34 (2,10**; 6,3%; 1,4%)	2x6 (2,52**; 70,6%; 64,0%)
PC		28x80 (0,60**; 7,0%; 3,4%)	
	BUGA		
PTP	2x6 (0,60**; 28,8,0%; 17,0%) 6x34 (6,93**; 10,13%; 7,27%)	2x6 (1,95*; 95,8%; 88,6%) 6x34 (3,79**; 109,9%; 94,3%) 6x80 (3,79**; 55,1%; 24,6%) 80x34 (5,47**; 70,9%; 29%)	79x34 (11,2**; 88,14%; 28,5%) 2x80 (5,54**; 66,5%; 54,1%) 2x34 (0,89*; 58,6%; 11,5%) 79x80 (7,76*; 51,1%; 33,7%) 28x79 (12,71**; 39,2%; 26,7%)
MSTP	2x6 (0,60*; 20,7%; 17,3%) 80x34 (0,51*; 49,5%; 39,2%)		2x80 (0,96**; 81,2%; 73,6%)
CT	6x28 (20,1**; 50,1%; 46,2%) 6x79 (21,19**; 38,2%; 36,8%) 28x80 (13,19*; 6,9%; 3,9%)	2x79 (34,9**; 10,6%; 4,8%) 80x34 (17,7*; 8,3%; 5,5%)	28x79 (40,4**; 54,8%; 41,9%) 80x34 (52,71**; 66,1%; 55,0%)
COLOR	2x28 (0,71*; 24,5%; 12,8%) 79x34 (0,74*; 12,7%; 6,0%)	6x34 (1,17**; 17%; 11,0%)	
AI	2x28 (3,49**; 53,5%; 32,1%) 79x34 (2,59**; 130,9%; 26,7%) 80x34 (1,55**; 79,1%; 59,7%)	2x79 (1,00**; 52,1%; 40,7%) 2x34 (0,98*; 34,7%; 22,7%) 79x80 (2,26**; 71,9%; 69,5%) 79x34 (1,47**; 57,7%; 55,3)	2x79 (1,58**; 34,1%; 0,0) 2x34 (0,98*; 60,9%; 37,4%) 6x34 (1,40**; 23,4%; 5,7%) 28x80 (3,15**; 26,5%; 24,8%)
PC	6x79 (0,95*; 15,3%; 4,3%)	28x80 (1,12**; 1,0%; -10,0%)	80x34 (3,76**; 70,3%; 42,0%)

Donde: Número de frutos por planta (NFP); peso promedio del fruto en kg (PPF); peso total por planta en kg (PTP); materia seca del fruto en % (MSF); color de pulpa (Color); carotenos totales $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (CT); almidón total en la pulpa $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (AL) y proteína cruda en la pulpa del fruto (%) (PC). * Probabilidad del error con 5%; **, Probabilidad del error con 1%; ns= sin diferencias significativas. El valor numérico antes del paréntesis corresponde a los padres que concurre en el cruzamiento y el valor entre paréntesis al renqueo, que arroja el análisis de habilidad combinatoria específica, derivado de Hallauer & Miranda, que no tiene magnitud y corresponden a: Habilidad Combinatoria Específica (S_{ii}) significativamente mayores que cero, heterosis relativa media (HRM) y heterobeltiosis (HB), para los híbridos de mejor desempeño (%) respectivamente, dentro del paréntesis.

rendimiento y calidad, se destaca algunas combinaciones, como 2x28- S_0 , 2x80- S_0 , 28x80- S_0 y 80x34- S_0 y para las condiciones de Buga, no se identificaron híbridos derivados de S_0 , S_1 y S_2 , que tuviesen un buen desempeño para rendimiento y calidad. Las combinaciones 2x6- S_1 , 80x34- S_1 , 2x80- S_2 y 79x34- S_2 sobresalieron únicamente por la HCE para rendimiento.

Parece que el uso de líneas endogámicas S_2 es la estrategia más adecuada para producción de híbridos, debido a la expresión de HCE altamente significativa con HRM y HB, relevantes para PTP.

Ello, se confirma con la respuesta positiva y simultánea en las dos localidades de los cruzamientos 2x34, 79x34 y 79x80, para PTP.

Conflictos de intereses: El manuscrito fue preparado y revisado con la participación de todos los autores, quienes declaramos que no existe conflicto de intereses que ponga en riesgo la validez de los resultados presentados. **Financiación:** Este estudio fue financiado por el programa mejoramiento genético, agronomía y producción de semillas de hortalizas de la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira y emolumentos de los autores.

REFERENCIAS

1. ALLARD, R.W. 1978. Principios de la mejora genética de las plantas. Barcelona. Omega 498p.
2. ANDREJIOVÁ, A.; HEGEDŮSOVÁ, A.; MAŤOVÁ, A.; VARGOVÁ, A. 2018. The possibility of butternut squash growing in conditions of Slovak Republic. Internal J. Agriculture, Forestry and Life Science. 2(2):116-121.
3. BAENA, G.D.; ORTIZ, G.S.; VALDÉS R., M.P.; ESTRADA, S.E.; VALLEJO, C.F. 2010. UNAPAL –Abanico 75: nuevo cultivar de zapallo con alto contenido de materia seca en el fruto para fines agroindustriales. Acta Agronómica. 59(3):285-292.
4. CEBALLOS, L.H. 1998. Genética Cuantitativa y Fitomejoramiento. Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira. 524p.
5. CROW, J.F.; KIMURA, M. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper & Row. New York. 591p.
6. CRUZ, C.D. 2019. Programa GENES. Aplicativo Computacional em Genética e Estatística. Universidade Federal de Viçosa. 648p. Disponible desde Internet en: www.ufv.br/dbg/genes/genes.htm (con acceso 03/07/2019).
7. CUMARASAMY, R.; CORRIGAN, V.K.; HURST, P.; MENDALL, M. 2002. Cultivar differences in New Zealand “kabocha” (buttercup squash, *Cucurbita maxima*). N. Z. J. Crop and Horticultural Science. 30(3):197-208. <https://doi.org/10.1080/01140671.2002.9514215>
8. DAVOODI, S.; OLFATI, J.A.; HAMIDOGHLI, Y.; SABOURI, A. 2016. Standard heterosis in *Cucurbita moschata* and *Cucurbita pepo* interspecific hybrids. Internal J. Vegetable Science. 22(4):383-388. <http://dx.doi.org/10.1080/19315260.2015.1042993>
9. EL-ADL, A.M.; ABD EL-HADI, A.H.; FATHY, H.M.; ABDEIN, M.A. 2014. Heterosis, heritability and combining abilities for some earliness traits in Squash (*Cucurbita pepo* L.). Alexandria Science Exchange J. 35(3):203-213.
10. ELHAMEID, A.M.A.; FATHI, H.M.H.; HIKAL M.D. 2017. General performance, combining abilities and heritability of yield and yield component traits in pumpkin (*Cucurbita moschata* Poir.) at different conditions. KMITL Sci. Tech. J. 17(1):121-129.
11. ESPITIA C., M.M.; VALLEJO C., F.A.; BAENA G., D. 2006. Depresión en vigor por endogamia y heterosis para el rendimiento y sus componentes en zapallo *Cucurbita moschata* Duchense. Ex Poir. Rev. Fac. Nal. Agr. Medellín. 59(1):3089-3103.
12. FAO. 2017. Perspectivas alimentarias. Resúmenes de mercado. (Stanillaw Czaplicki David Bedford, Ed.) (1a ed.). FAO Publications. Disponible desde Internet en: www.fao.org/publications (con acceso 03/06/2018).
13. FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. London. Preintice Hall. 464p.
14. GARDNER, C.O. 1967. Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis. Fitotecnia Latinoamericana. 4:1-12.
15. GARDNER, C.O.; EBERHART, S.A. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. Biometrics. 22(3):439-452. <https://doi.org/10.2307/2528181>
16. GRIFFING, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallelic crossing systems. Aus. J. of Biol Sci. 9(4):463-493.
17. GWANAMA, C.; MWALA, M.S.; NICHTERLEIN, K. 1998. Path analysis of fruit yield components of *Cucurbita moschata* Duch. Tropical Agricultural Research and Extensión. 1(1):19-20.
18. HALLAUER, A.R.; MIRANDA, J.B. 1988. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press, Ames (10). 468p.
19. LASEK, O.; BARTECZKO, J.; BOROWIEC, F.; SMULIKOWSKA, S.; AUGUSTYN, R. 2012. The nutritive value of maize cultivars for broiler chickens. J. Anim. Feed Sci. 21(2):345-360.
20. LOBO, A.M.; MARÍN, V.O. 1973. Heterosis y habilidad combinatoria en tomate, *Lycopersicon esculentum* Mill. I. Habilidad combinatoria. Rev. ICA (Colombia). 10(1):11-18.
21. MOHANTY, B.K.; PRUSTI, A.M. 2002. Heterosis and combining ability for polygenic characters in pumpkin. Indian Agriculturist. 46(1-2):27-36.
22. NIELSEN, S.S. (Ed.) 2017. Food Analysis. 5nd ed. Gaithersburg, Maryland, Aspen Publishers. 639p. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-45776-5>
23. OLFATI, J.A.; PEYVAST, G.H.; SAMIZADEH, H.L.; RABIE, B.; KHODAPARAST, S.A. 2013. General and specific combining ability and heterosis estimation of some cucumber lines for qualitative traits in partial diallel design. Hort. Science. 26(4):43.
24. ORTIZ, G.S.; VALDES, R.M.P.; VALLEJO, C.F.A.; BAENA, G.D. 2015. Genetic correlations and path analysis in butternut squash *Cucurbita moschata* Duch. Rev. Fac. Nal.

- Agr. Medellín 68(1):7399-7409. <http://dx.doi.org/10.15446/rfnam.v68n1.47827>
25. ORTIZ, S.; BAENA, G.D.; VALLEJO, C.F.A. 2009. Efecto de la endocría en los caracteres relacionados con calidad del fruto de zapallo. *Acta Agronómica*. 58(3):140-144. <https://doi.org/10.15446/acag>
26. ORTIZ, S.; VALLEJO, F.; BAENA, D.; ESTRADA, E.; VALDES, M. 2013. Zapallo para consumo en fresco y fines agroindustriales investigación y desarrollo. 1ª ed. Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira. 383p.
27. RESTREPO-SALAZAR, J.A.; VALLEJO-CABRERA, F.A.; RESTREPO-SALAZAR, E.F. 2018. Habilidad combinatoria en función de la endogamia para producción y peso del fruto en *Cucurbita moschata* Duch. ex Poir. *Rev. Col. Ciencias Hortícolas*. 12(1):126-135. <https://doi.org/10.17584/rcch.2018v12i1.7032>
28. RODRÍGUEZ-AMAYA, D.B.; KIMURA, M. 2004. Harvestplus Handbook for Carotenoid Analysis. HarvestPlus Technical Monograph 2. International Food Policy Research Institute (IFPRI) and International Center for Tropical Agriculture (CIAT). Washington, DC and Cali. 63p.
29. RODRÍGUEZ, R.R.A.; VALDÉS R., M.P.; ORTIZ G, S. 2018. Características agronómicas y calidad nutricional de los frutos y semillas de zapallo *Cucurbita* sp. *Rev. Col. Cienc Anim.* 10(1):86-97. <https://dx.doi.org/10.24188/recia.v10.n1.2018.636>
30. SAS®. 2012. SAS/STAT Guide for personal computers. Versión 9.4. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
31. SPRAGUE, G.F.; TATUM, L.A. 1942. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.* 34:923-932. Disponible desde Internet en: <http://www.garfield.library.upenn.edu/classics1986/A1986E023900001.pdf> (con acceso 05/11/2018).
32. VALDÉS R., M.P.; ORTIZ, G.S.; VALLEJO C., F.A. 2017. Heterosis for ether extract production and its components in seed of *Cucurbita argyrosperma*. *Agronomía Colombiana* 35(3):293-300. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v35n3.64253>
33. VALLEJO C., F.A.; BAENA G., D.; ORTIZ G., S.; ESTRADA E., I.; TOBAR D., E. 2010. Unapal-Dorado, nuevo cultivar de zapallo con alto contenido de materia seca para consumo en fresco. *Acta Agron.* 59(2):127-143.
34. VALLEJO C., F.A.; ESTRADA S., E. 2013. Mejoramiento Genético de Plantas. Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira. Editorial Feriva S.A. Colombia. 450p.