

Habilidad combinatoria en función de la endogamia para producción y peso del fruto en *Cucurbita moschata* Duch. ex Poir.

Combining ability in the function of inbreeding for yield and average fruit weight in *Cucurbita moschata* Duch. ex Poir.

JAVIER ALONSO RESTREPO-SALAZAR^{1, 3}
FRANCO ALIRIO VALLEJO-CABRERA¹
EDWIN FERNANDO RESTREPO-SALAZAR²



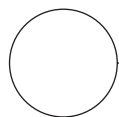
Fruto del híbrido entre líneas endogámicas S₂ (Unapal-Abanico-75-1 × Unapal-Llanogrande-2).

Foto: J.A. Restrepo-Salazar

RESUMEN

Para estimar las habilidades combinatorias general (HCG) y específica (HCE) en función de la endogamia, se evaluaron tres cruzamientos dialélicos de zapallo *C. moschata* Duch. ex Poir., constituidos cada uno por seis progenitores con tres niveles de endogamia (S₀, S₁ y S₂). Se utilizó un diseño anidado de dos etapas con cuatro repeticiones. Se analizaron las variables producción de frutos por planta (PPF) y peso promedio del fruto (PPF). En el nivel de endogamia S₀, solamente la HCG fue importante en la expresión de PPF y PPF. En el nivel de endogamia S₁, la HCG y HCE fueron importantes en el control genético de PPF y PPF. En el nivel de endogamia S₂, la HCG y HCE fueron importantes en la expresión de PPF. Los genotipos más indicados para mejorar PPF con destino al mercado de consumo en fresco, constituido por consumidores que prefieren frutos enteros y no en rodajas, son el progenitor S₀ UNAPAL-Dorado (por selección recurrente intrapoblacional) y el híbrido entre líneas endogámicas S₂ UNAPAL-Abanico-75-1 × UNAPAL-Llanogrande-2 (por selección recurrente recíproca). Igualmente, los genotipos recomendados para mejorar PPF para el mercado de consumo en fresco o uso agroindustrial, conformado por consumidores en los cuales el PPF no es una característica limitante para su adquisición, son la línea endogámica S₂ de UNAPAL-Abanico-75-2 (por selección recurrente intrapoblacional), el híbrido entre líneas endogámicas S₁ UNAPAL-Abanico-75-1 × UNAPAL-Llanogrande-1 y el híbrido entre líneas endogámicas S₂ UNAPAL-Abanico-75-1 × UNAPAL-Dorado (por selección recurrente recíproca).

Palabras clave adicionales: zapallo, consumo en fresco, uso agroindustrial, cruzamiento dialélico, líneas endogámicas, híbridos.



¹ Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmira (Colombia). ORCID Restrepo-Salazar, J.A.: 0000-0002-0293-0709; ORCID Vallejo-Cabrera, F.A.: 0000-0002-2739-0745

² Escuela de Ingenierías, Universidad Pontificia Bolivariana, Seccional Palmira (Colombia). ORCID Restrepo-Salazar, E.F.: 0000-0002-0408-3312

³ Autor para correspondencia. jarestrepos@unal.edu.co

ABSTRACT

In order to estimate the general and specific combining ability (GCA and SCA) in the function of inbreeding, three diallel crossings of butternut squash *C. moschata* Duch. ex Poir. were evaluated, each coming from six parents with three levels of inbreeding (S_0 , S_1 , S_2). A two-stage nested design was used with four replicates. Yield per plant (YPP) and average fruit weight (AFW) were analyzed. In the S_0 generation, only the GCA effects were important in the expression of YPP and AFW. In the first generation of inbreeding (S_1), both the GCA and SCA effects were important in the genetic control of YPP and AFW. In the second generation of inbreeding (S_2), both the GCA and SCA effects were again significant in the expression of AFW. The UNAPAL-Dorado (S_0 parent) and UNAPAL-Abanico-75-1 \times UNAPAL-Llanogrande-2 (hybrid of S_2 inbred lines) are the most indicated genotypes for improving the AFW with intra-population recurrent and reciprocal recurrent selection, respectively, with the target market of fresh consumption by consumers who prefer to buy whole fruits and not sliced fruits. Similarly, the recommended genotypes for improving the AFW for the fresh consumption market and for agro-industrial use by consumers, for whom the weight of the fruit is not a limiting trait for acquisition, include UNAPAL-Abanico-75-2 (S_2 inbred line) with intra-population recurrent selection, UNAPAL-Abanico-75-1 \times UNAPAL-Llanogrande-1 (hybrid of S_1 inbred lines) and UNAPAL-Abanico-75-1 \times UNAPAL-Dorado (hybrid of S_2 inbred lines), both with reciprocal recurrent selection.

Additional key words: butternut squash, fresh consumption, agro-industrial use, diallel crossing, inbred lines, hybrids.

Fecha de recepción: 09-07-2017 Aprobado para publicación: 30-01-2018

INTRODUCCIÓN

Cucurbita moschata (Duch. ex Lam.) Duch. ex Poir. es la especie domesticada del género *Cucurbita* más cultivada y consumida en varios departamentos de Colombia. Esta especie es un cultivo importante para la seguridad alimentaria (Restrepo y Vallejo, 2008), pues posee entre otras bondades un alto valor nutritivo debido a la presencia de β -caroteno (provitamina A), carotenos totales, ácido ascórbico, carbohidratos, proteínas y minerales (Restrepo, 2015).

En la especie *C. moschata* no existe un consenso acerca del tipo de acción génica predominante en la expresión y control genético de la variable PFP en cruzamientos dialélicos. En cruzamientos entre progenitores S_0 , Espitia *et al.* (2006) y Ortiz *et al.* (2013) reportan acción génica aditiva; Ruiz *et al.* (2004) y Toro (2009) sustentan acción génica no aditiva; Ortiz *et al.* (2013) y Nisha y Veeraragavathatham (2014) documentaron que ambos efectos fueron importantes. En cruzamientos dialélicos entre líneas endogámicas S_1 se ha reportado efectos aditivos y no aditivos (de los genes) como responsables de la expresión y control genético de PFP (Mohanty, 2000; Espitia *et al.*, 2006; Jha *et al.*, 2009; Pandey *et al.*, 2010; Ortiz *et al.*, 2013; El-Tahawey *et al.*, 2015; Begum *et al.*, 2016), mientras que Rana *et al.*

(2015) sustenta sólo acción génica no aditiva. En cruzamientos dialélicos entre líneas endogámicas S_2 , también se ha registrado la importancia de ambos efectos en la expresión de PFP (Ortiz *et al.*, 2013).

Para PFP en *C. moschata* tampoco existe un consenso sobre el tipo de acción génica predominante en la expresión y control genético de la variable. En cruzamientos entre progenitores S_0 , Gwanama *et al.* (2001) y Espitia (2004) hallaron efectos aditivos; Ruiz *et al.* (2004) y Nisha y Veeraragavathatham (2014) sustentaron efectos aditivos y no aditivos. En cruzamientos dialélicos entre líneas endogámicas S_1 , Espitia (2004), Jha *et al.* (2009), El-Tahawey *et al.* (2015) y Begum *et al.* (2016) detectaron efectos aditivos y no aditivos; mientras que Mohanty (2000) reportó solo efectos no aditivos de los genes responsables en la expresión de PFP.

Los objetivos específicos de este estudio fueron: a) estimar los efectos de habilidad combinatoria general y específica en la expresión de la producción por planta y el peso promedio del fruto, en tres cruzamientos dialélicos de *Cucurbita moschata*, cada uno con diferente grado de endogamia (S_0 , S_1 , S_2). b) Identificar

progenitores o híbridos F_1 sobresalientes por sus efectos de habilidad combinatoria y por el comportamiento promedio de sus variables.

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó en el Centro Experimental de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira (CEUNP), localizado en Candelaria, Valle del Cauca (Colombia), con coordenadas $3^{\circ}25'34,42''$ N y $76^{\circ}25'47,57''$ W, 980 msnm, 26°C de temperatura promedio anual, 1.100 mm de precipitación promedio anual y 76% de humedad relativa media.

Se evaluaron tres cruzamientos dialélicos de zapallo *C. moschata*, conformados cada uno por seis progenitores con diferentes niveles de endogamia (progenitores a libre polinización S_0 , líneas endogámicas S_1 y S_2 , derivadas de los progenitores S_0). Los progenitores S_0 fueron: UNAPAL-Abanico-75-1, UNAPAL-Abanico-75-2, UNAPAL-Dorado, IC3A, UNAPAL-Llanogrande-1 y UNAPAL-Llanogrande-2, los cuales fueron seleccionados por sus características sobresalientes tamaño y color externo del fruto, color y grosor de la pulpa y origen geográfico diverso. Los frutos fueron seleccionados utilizando un índice de selección ponderado, en el cual se incluyeron las variables peso promedio del fruto (2,0-4,0 kg), grosor de pulpa (3,5-5,0 cm) y color salmón de la pulpa. En cada cruzamiento dialélico se evaluaron 21 genotipos (seis progenitores y 15 cruzamientos directos).

La evaluación agronómica de los tres cruzamientos dialélicos se realizó de manera conjunta en un solo experimento durante el segundo semestre de 2011. Se utilizó un diseño anidado de dos etapas con cuatro repeticiones. Se evaluaron dos factores: factor generaciones (factor A) y factor genotipos (factor B). El factor A conformado por tres niveles (generación S_0 , generación S_1 y generación S_2) y el factor B constituido por 63 niveles (21 genotipos S_0 + 21 genotipos S_1 + 21 genotipos S_2). Los 21 genotipos S_0 quedaron anidados bajo el nivel generación S_0 , 21 genotipos S_1 quedaron anidados bajo el nivel generación S_1 y 21 genotipos S_2 quedaron anidados bajo el nivel generación S_2 . La distancia de siembra fue de $2,5 \times 3,0$ m entre surcos y entre plantas, respectivamente. La parcela experimental consistió de un surco de cinco plantas ($37,5 \text{ m}^2$). Como parcela útil se utilizaron las tres plantas centrales. Se evaluaron las variables producción de frutos por planta (PPF en kg) y peso promedio del fruto (PPF en kg).

El análisis genético y estadístico para estimar la habilidad combinatoria de los diferentes genotipos, se realizó empleando el método propuesto por Hallauer y Miranda (Hallauer *et al.*, 2010). El modelo estadístico fijo asociado al diseño experimental fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + g_i + g_j + S_{ij} + b_k + D_l + (Db)_{lk} + (1/rn)\sum e_{ijkl} \quad (1)$$

Donde:

i, j : 1, 2,.....p padres; $p = 6$;

k : 1, 2,.....r repeticiones; $r = 4$;

μ : efecto de la media general del experimento;

g_i : efecto de habilidad combinatoria general del progenitor "i";

g_j : efecto de habilidad combinatoria general del progenitor "j";

S_{ij} : efecto de habilidad combinatoria específica del híbrido entre los progenitores "i" x "j";

b_k : efecto del bloque k;

D_l : efecto de la generación de endogamia l;

$(Db)_{lk}$: efecto de la interacción de la generación de endogamia por bloques;

$(1/rn) \sum e_{ijkl}$: error experimental asociado con la observación Y_{ijkl} ;

Y_{ijkl} : valor promedio fenotípico observado de la variable en estudio para el cruzamiento (ij) en la generación de endogamia l.

El análisis de varianza y la estimación de los efectos genéticos para las variables de interés, se realizaron mediante el uso de los programas computacionales SAS® (paquete SAS/STAT®, versión 9.4 del sistema SAS® para Windows®) de SAS Institute Inc.® (2012) y GENES (versión Windows®, 2004.2.1) de Cruz (2013). Para algunas fuentes de variación del análisis de varianza se utilizó la prueba F y para los efectos genéticos la prueba de T de Student.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza

Se observaron diferencias significativas entre las generaciones de endogamia S_0 , S_1 y S_2 de *C. moschata* para las variables producción por planta (PPF) y peso promedio del fruto (PPF), indicando que al menos una de las generaciones resultó ser significativamente diferente del resto (Tab. 1). Resultados similares fueron

publicados en generaciones de endogamia S_0 , S_1 y S_2 de *C. moschata* para PFP (Ortiz *et al.*, 2013). Igualmente, se detectaron diferencias significativas en la fuente de variación genotipos en cada una de las tres generaciones endogámicas evaluadas, y por ende, se puede inferir que existe al menos un padre o un híbrido que presentó un promedio de PFP y PPF diferente estadísticamente del resto de promedios en cada una de dichas generaciones (Tab. 1). Resultados similares fueron reportados en *C. moschata* para PFP (Espitia *et*

al., 2006) y PPF (Espitia, 2004) en generaciones de endogamia S_0 y S_1 .

En la fuente de variación progenitores no se encontraron diferencias estadísticas en la generación de endogamia S_0 para PFP y PPF, lo cual se debió posiblemente a que en este trabajo se utilizó un índice de selección que incluyó entre otras variables el PPF, de tal manera que se seleccionaron frutos de los seis progenitores S_0 con valores similares de esta variable (2,0-4,0 kg).

Tabla 1. Cuadrados medios (CM) del ANDEVA para las variables producción de frutos por planta (PFP) y peso promedio del fruto (PPF) en tres generaciones de endogamia de *C. moschata*, según el método de Hallauer y Miranda (Hallauer *et al.*, 2010).

Fuentes de variación	GI	Variables	
		PFP (kg)	PPF (kg)
		CM	CM
Repeticiones (R)	3	3,47	0,73
Generaciones (D)	2	34,60 *	7,56 **
R*D	6	10,18	1,02 *
Genotipos(G)	60	57,24 **	3,28 **
Genotipos(G S_0)	20	26,59 **	1,51 **
Progenitores (P_0)	5	14,22	1,20
Cruzas (C_0)	14	16,87 *	1,34 **
HCG	5	28,23 *	3,18 **
HCE	9	10,56	0,31
P_0 vs. C_0	1	224,54 **	5,55 **
Genotipos(G S_1)	20	61,43 **	3,71 **
Progenitores (P_1)	5	31,62 **	1,81 **
Cruzas (C_1)	14	44,23 **	2,85 **
HCG	5	41,35 **	3,89 **
HCE	9	45,83 **	2,27 **
P_1 vs. C_1	1	451,29 **	25,13 **
Genotipos(G S_2)	20	83,70 **	4,62 **
Progenitores (P_2)	5	21,92	1,15 *
Cruzas (C_2)	14	32,21 **	2,44 **
HCG	5	58,79 **	4,62 **
HCE	9	17,42	1,22 **
P_2 vs. C_2	1	1113,43 **	52,55 **
Error	180	9,63	0,40
Media		12,28	3,39
CV%		25,27	18,72

*, **: Significativos al 5 y 1% de probabilidad, respectivamente, según la prueba de F. HCG: habilidad combinatoria general; HCE: habilidad combinatoria específica; CV: coeficiente de variación.

Este rango de selección corresponde a valores óptimos de PPF para la comercialización de frutos dirigidos al mercado de consumo en fresco conformado por consumidores que prefieren comprar el fruto entero y no en rodajas (Tab. 1). Estos resultados contrastan con los registrados en generaciones de endogamia S_0 de *C. moschata* para PPF (Espitia *et al.*, 2006; Ortiz *et al.*, 2013) y PPF (Espitia, 2004). En la generación de endogamia S_1 si se presentaron diferencias significativas entre progenitores para PPF y PPF (Tab. 1). Resultados similares fueron reportados en generaciones de endogamia S_1 de *C. moschata* para PPF (Ortiz *et al.*, 2013) y PPF (Espitia, 2004); mientras que diferencias no significativas fueron publicadas para PPF por Espitia *et al.* (2006). En la generación S_2 solo se registraron diferencias para PPF (Tab. 1); mientras que Ortiz *et al.* (2013), si registraron diferencias para PPF.

La significancia estadística de los cuadrados medios de PPF y PPF para la fuente de variación cruza, en las tres generaciones, demuestran que al menos uno de los cruzamientos entre progenitores S_0 o entre líneas S_1 , o entre líneas S_2 , presentó comportamiento promedio de PPF o PPF diferente del resto (Tab. 1). De lo anterior se infiere que independientemente del nivel de endogamia, es probable encontrar al menos un híbrido con un promedio de PPF o PPF significativamente diferente del resto.

La habilidad combinatoria general (HCG) en la generación de endogamia S_0 fue significativa para PPF y PPF; sin embargo, la habilidad combinatoria específica (HCE) no fue significativa. La HCG y HCE en la generación de endogamia S_1 , fueron altamente significativas para PPF y PPF. En la generación S_2 , la HCG fue altamente significativa para PPF y PPF; mientras que la HCE solo fue estadísticamente significativa para PPF. Para el contraste padres vs cruza (P vs. C), en las tres generaciones de endogamia, se observaron diferencias altamente significativas en PPF y PPF, indicando que el comportamiento promedio de todos los cruzamientos F_1 (entre progenitores S_0 y entre líneas S_1 o S_2) fue superior al comportamiento promedio de los progenitores en conjunto, señalando efectos heteróticos significativos en los tres cruzamientos dialélicos para PPF y PPF (Tab. 1). Resultados similares fueron reportados en generaciones S_0 y S_1 de *C. moschata* para PPF y PPF (Espitia *et al.*, 2006; Espitia, 2004) y en generaciones S_0 , S_1 y S_2 para PPF (Ortiz *et al.*, 2013).

En el cruzamiento dialélico entre progenitores S_0 solo los efectos aditivos (HCG) fueron importantes en la expresión genética de PPF (Tab. 1). Resultados

similares fueron reportados en *C. moschata* por, Espitia *et al.* (2006) y Ortiz *et al.* (2013), quienes encontraron que la acción génica aditiva fue importante en la expresión genética de PPF en cruzamientos dialélicos entre progenitores S_0 . En contraste, en cruzamientos dialélicos entre progenitores S_0 de *C. moschata* se ha publicado que sólo la acción génica no aditiva fue importante (Ruiz *et al.*, 2004; Toro, 2009). Por otro lado, en esta especie en un cruzamiento dialélico entre progenitores S_0 para PPF se ha registrado que ambos efectos fueron importantes (Ortiz *et al.*, 2013; Nisha y Veeraragavathatham, 2014).

En el cruzamiento dialélico entre líneas endogámicas S_1 la HCG y HCE, indicaron la importancia de la acción génica aditiva y no aditiva en la expresión y control genético de la PPF (Tab. 1). Resultados similares fueron registrados por Mohanty (2000), Espitia *et al.* (2006), Jha *et al.* (2009), Pandey *et al.* (2010), Ortiz *et al.* (2013), El-Tahawey *et al.* (2015) y Begum *et al.* (2016) en *C. moschata*, los cuales encontraron que los efectos aditivos y no aditivos de los genes fueron responsables de la expresión de PPF en cruzamientos dialélicos entre líneas endogámicas S_1 . Contrariamente, Rana *et al.* (2015) publicaron que sólo la acción génica no aditiva fue la importante en la expresión de PPF.

En el cruzamiento dialélico entre líneas endogámicas S_2 solo los efectos aditivos (HCG) fueron importantes para PPF (Tab. 1). Estos resultados contrastan con los registrados por Ortiz *et al.* (2013), quienes observaron que ambos efectos fueron estadísticamente significativos para PPF en cruzamientos dialélicos entre líneas endogámicas S_2 de *C. moschata*.

En el cruzamiento dialélico entre progenitores S_0 de *C. moschata* para la expresión y control genético del PPF solo los efectos genéticos aditivos fueron importantes (Tab. 1). Resultados similares fueron reportados por Gwanama *et al.* (2001) y Espitia (2004) en *C. moschata*, quienes encontraron que solo los efectos aditivos fueron importantes para esta variable en el cruzamiento dialélico entre progenitores S_0 . En contraste, para PPF también se ha reportado la importancia de los efectos aditivos y no aditivos (Ruiz *et al.*, 2004; Nisha y Veeraragavathatham, 2014).

En los cruzamientos dialélicos entre líneas endogámicas S_1 y S_2 la HCG y HCE fueron importantes en PPF, indicando la importancia de la acción génica aditiva y no aditiva en su expresión genética (Tab. 1). Espitia (2004), Jha *et al.* (2009), El-Tahawey *et al.* (2015) y Begum *et al.* (2016), también encontraron en líneas

endogámicas S_1 de *C. moschata* la importancia de efectos aditivos y no aditivos de los genes en la expresión de PPF. Por otro lado, Mohanty (2000) al realizar un cruzamiento dialélico entre líneas S_1 en *C. moschata*, reportó solo efectos no aditivos de los genes como los responsables de la expresión de PPF.

Al realizar un análisis global entre generaciones de endogamia se puede deducir, que los efectos aditivos fueron importantes en la expresión de PPF y PPF en todas las generaciones endogámicas evaluadas; mientras que los efectos no aditivos de los genes solo fueron importantes en los cruzamientos dialélicos entre líneas endogámicas en comparación con el cruzamiento dialélico entre progenitores S_0 para estas variables. Este mismo comportamiento ha sido reportado por Espitia (2004) y Espitia *et al.* (2006) en *C. moschata* para esas variables, comparando el cruzamiento dialélico entre progenitores S_0 con el cruzamiento dialélico entre líneas endogámicas S_1 . Resultados iguales han sido reportados en maíz por varios autores (Cossa *et al.*, 1990; Rezende y Souza Junior, 2000), los cuales dan como una posible explicación a esto, la mayor divergencia genética que puede presentarse en los cruzamientos entre progenitores de base genética estrecha (S_1 y S_2) comparada con la que se presenta en cruzamientos entre progenitores de base amplia (S_0).

Heterosis promedia para PPF y PPF

La heterosis promedia en las generaciones de endogamia S_1 y S_2 fue significativa para PPF y PPF; no así para la generación S_0 (Tabs. 2 y 3). La mayor expresión de la heterosis promedia detectada en este estudio, en el dialélico entre líneas endogámicas S_1 y S_2 en comparación con el dialélico de progenitores S_0 , ha sido explicada por otros autores como Hallauer *et al.* (2010), los cuales han reportado que las progenies de líneas endogámicas pueden presentar una mayor heterosis con respecto a progenies de poblaciones de base genética amplia, cuando se utilizan como progenitores líneas genéticamente divergentes y se presentan niveles de dominancia unidireccional en la mayoría de loci que codifican por el carácter que se quiere mejorar.

Efectos de habilidad combinatoria para PPF

Para PPF ninguno de los progenitores S_0 o de las líneas endogámicas S_1 y S_2 , presentaron efectos de HCG significativos (Tab. 2), lo cual fue debido posiblemente a que en este trabajo de investigación la producción

de las diferentes generaciones de endogamia estuvo acompañada de selección, donde los frutos seleccionados de los progenitores S_0 o de las líneas endogámicas S_1 y S_2 , tenían pesos promedios intermedios (2,0-4,0 kg), y por ende, no necesariamente correspondían a individuos con las mayores PPF. Algunas investigaciones reportaron que ningún progenitor S_0 presentó efectos de HCG significativos para PPF en *C. moschata* (Ruiz *et al.*, 2004; Toro, 2009) y en ninguna línea endogámica S_1 (Rana *et al.*, 2015). Otras investigaciones registraron al menos un progenitor S_0 con efectos de HCG significativos (Espitia *et al.*, 2006; Ortiz *et al.*, 2013; Nisha y Veeraragavathatham, 2014). Contrariamente a lo observado en este estudio, Mohanty, (2000), Espitia *et al.* (2006), Jha *et al.* (2009), Pandey *et al.* (2010), Ortiz *et al.* (2013), El-Tahawey *et al.* (2015) y Begum *et al.* (2016) encontraron al menos una línea endogámica S_1 con efectos de HCG estadísticamente significativos para PPF en *C. moschata*. Por otro lado, Ortiz *et al.* (2013) tampoco encontraron líneas endogámicas S_2 con efectos de HCG significativos para dicha variable.

Para PPF ningún cruzamiento registró efectos de HCE significativos (Tab. 2). Las causas podrían ser la falta de complementación genética entre los progenitores que participaron en los cruzamientos o la carencia de niveles importantes de divergencia genética, aunque ésta última causa podría ser la menos posible, pues los progenitores S_0 tienen un origen geográfico diferente (IC3A: Costa Rica-Centroamérica; UNAPAL-Abanico-75-1 y UNAPAL-Abanico-75-2: Magdalena; UNAPAL-Dorado: Valle del Cauca; UNAPAL-Llanogrande-1 y UNAPAL-Llanogrande-2: Cauca). En contraste a lo observado en este estudio, en progenitores S_0 (Ruiz *et al.*, 2004; Toro, 2009; Nisha y Veeraragavathatham, 2014) y en líneas endogámicas S_1 (Mohanty, 2000; Espitia *et al.*, 2006; Jha *et al.*, 2009; Pandey *et al.*, 2010; Ortiz *et al.*, 2013; Rana *et al.*, 2015; El-Tahawey *et al.* 2015; Begum *et al.*, 2016), encontraron al menos un híbrido con efectos de HCE estadísticamente significativos para PPF. Por otro lado, Ortiz *et al.* (2013) encontraron un híbrido de líneas endogámicas S_2 con efectos de HCE estadísticamente significativos para esta variable.

Efectos de habilidad combinatoria para PPF

El comportamiento diferencial de los progenitores para PPF en sus valores como progenitor (g_i) (Tab. 3), confirman las diferencias altamente significativas detectadas para HCG en el ANDEVA en los tres cruzamientos dialélicos (Tab. 1) y favorece la selección

Tabla 2. Producción por planta (PPF) para progenitores (diagonal), híbridos (arriba de la diagonal), efectos de habilidad combinatoria específica (s_{ij}) (debajo de la diagonal), efectos de habilidad combinatoria general (g_i) y promedio de los híbridos de zapallo *C. moschata*, en los cruzamientos dialélicos entre progenitores S_0 y entre líneas endogámicas S_1 y S_2 .

Cruzamiento dialélico entre progenitores S_0									
Progenitores		P1	P2	P3	P4	P5	P6	Gi	Promedio de híbridos
P1	Abanico 75-1	11,14	10,28	15,00	13,89	13,05	10,71	-0,06	12,59
P2	Abanico 75-2	-1,55	6,86	12,46	12,04	12,04	12,25	-0,73	11,81
P3	Dorado	0,65	-1,23	11,36	14,95	14,45	13,38	1,78	14,05
P4	IC-G3A	0,88	-0,30	0,09	9,13	15,42	8,63	0,45	12,99
P5	Llanogrande-1	-0,22	0,62	-0,61	1,67	7,82	9,71	0,67	12,93
P6	Llanogrande-2	0,24	2,46	1,10	-2,34	-1,47	7,78	-2,11	10,93
								Promedio progenitores	9,01
								Promedio híbridos	12,55
								Heterosis promedia	3,54
Cruzamiento dialélico entre líneas endogámicas S_1									
Progenitores		P1	P2	P3	P4	P5	P6	Gi	Promedio de híbridos
P1	Abanico 75-1	8,57	12,08	12,32	14,75	20,50	10,33	0,19	14,00
P2	Abanico 75-2	-2,93	13,54	17,19	13,67	15,38	14,88	0,98	14,64
P3	Dorado	-2,37	1,72	6,54	10,13	19,08	13,08	0,62	14,35
P4	IC-G3A	1,82	-0,10	-3,26	10,21	13,83	12,54	-1,09	12,98
P5	Llanogrande-1	4,56	-1,33	2,71	-0,83	5,80	8,03	1,89	15,36
P6	Llanogrande-2	-1,09	2,64	1,20	2,36	-5,12	7,67	-2,60	11,76
								Promedio progenitores	8,72
								Promedio híbridos	13,85
								Heterosis promedia	5,13*
Cruzamiento dialélico entre Líneas endogámicas S_2									
Progenitores		P1	P2	P3	P4	P5	P6	Gi	Promedio de híbridos
P1	Abanico 75-1	9,02	17,88	20,87	15,33	15,00	14,00	1,80	16,61
P2	Abanico 75-2	-1,31	8,48	16,00	16,73	15,56	18,47	2,19	16,93
P3	Dorado	2,77	-2,49	7,85	13,73	14,98	14,81	1,14	16,08
P4	IC-G3A	-0,31	0,70	-1,28	8,36	14,30	10,46	-1,33	14,11
P5	Llanogrande-1	-0,34	-0,15	0,32	2,09	6,25	9,47	-1,63	13,86
P6	Llanogrande-2	-0,81	3,25	0,68	-1,20	-1,91	2,75	-2,16	13,44
								Promedio progenitores	7,12
								Promedio híbridos	15,17
								Heterosis promedia	8,05**

*, **: Significativos al 5% y 1 % de probabilidad, respectivamente, según la prueba de T de Student.

de nuevos genotipos homocigotos o progenitores superiores, dado que los genes con efectos aditivos son los que responden a la selección. Gwanama *et al.* (2001), Ruiz *et al.* (2004), Espitia (2004) y Nisha y Veeraragavathatham (2014), también encontraron en

C. moschata al menos un progenitor S_0 con valores de g_i (efectos de HCG) estadísticamente significativos para PPF. Igualmente, Espitia (2004), Jha *et al.* (2009) y El-Tahawey *et al.* (2015) reportaron en *C. moschata* varias líneas endogámicas S_1 con efectos de HCG

Tabla 3. Peso promedio del fruto (PPF) para progenitores (diagonal), híbridos (arriba de la diagonal), efectos de habilidad combinatoria específica (s_{ij}) (debajo de la diagonal), efectos de habilidad combinatoria general (g) y promedio de los híbridos de zapallo *C. moschata*, en los cruzamientos dialélicos entre progenitores S_0 y entre líneas endogámicas S_1 y S_2 .

Cruzamiento dialélico entre progenitores S_0									
Progenitores		P1	P2	P3	P4	P5	P6	Gi	Promedio de híbridos
P1	Abanico 75-1	2,99	2,62	4,02	3,90	3,16	2,60	0,05	3,26
P2	Abanico 75-2	-0,33**	1,90	3,36	3,21	2,69	3,00	-0,31	2,98
P3	Dorado	0,11	-0,16*	3,22	4,28	3,53	3,37	0,62*	3,71
P4	IC3A	0,21**	-0,13	0,02	3,09	3,40	2,95	0,41*	3,55
P5	Llanogrande-1	0,17*	0,05	0,00	0,05	2,15	2,17	-0,29	2,99
P6	Llanogrande-2	-0,17*	0,57**	0,04	-0,16*	-0,28**	2,56	-0,50*	2,82
								Promedio progenitores	2,65
								Promedio híbridos	3,22
								Heterosis promedia	0,56
Cruzamiento dialélico entre líneas endogámicas S_1									
Progenitores		P1	P2	P3	P4	P5	P6	Gi	Promedio de híbridos
P1	Abanico 75-1	3,12	4,19	3,64	4,15	5,73	3,20	0,28	4,18
P2	Abanico 75-2	-0,71	3,73	5,16	3,82	4,86	4,56	0,68*	4,52
P3	Dorado	-0,56	0,58	2,30	3,32	4,01	3,41	-0,07	3,91
P4	IC3A	0,30	-0,46	-0,16	2,30	3,49	3,49	-0,41	3,66
P5	Llanogrande-1	1,31**	0,03	-0,07	-0,28	2,03	2,47	0,18	4,11
P6	Llanogrande-2	-0,35	0,56	0,20	0,59	-1,00*	2,20	-0,68*	3,43
								Promedio progenitores	2,76
								Promedio híbridos	3,97
								Heterosis promedia	1,20**
Cruzamiento dialélico entre líneas endogámicas S_2									
Progenitores		P1	P2	P3	P4	P5	P6	Gi	Promedio de híbridos
P1	Abanico 75-1	2,39	4,84	4,98	4,53	3,50	2,89	0,21	4,15
P2	Abanico 75-2	-0,10	2,75	4,79	4,22	4,15	4,89	0,74*	4,58
P3	Dorado	0,49*	-0,24	2,33	3,76	3,84	3,73	0,30	4,22
P4	IC3A	0,40	-0,43	-0,44	2,47	4,17	2,91	-0,08	3,92
P5	Llanogrande-1	-0,23	-0,14	-0,02	0,70*	2,28	2,49	-0,44	3,63
P6	Llanogrande-2	-0,56*	0,90**	0,20	-0,24	-0,31	1,21	-0,74*	3,39
								Promedio progenitores	2,24
								Promedio híbridos	3,98
								Heterosis promedia	1,74**

*, **: Significativos al 5% y 1 % de probabilidad, respectivamente, según la prueba de T de Student.

diferentes de cero para PPF. Por otro lado y con respecto a los cruzamientos dialélicos entre líneas endogámicas S_1 y S_2 , los resultados de los efectos de HCE (S_{ij}) para PPF (Tab. 3), también confirman los niveles de significancia estadística del ANDEVA (Tab. 1).

Similarmente, Mohanty (2000), Espitia (2004), Jha *et al.* (2009) y Begum *et al.* (2016) encontraron en *C. moschata* algunos híbridos entre líneas endogámicas S_1 con efectos de HCE estadísticamente diferentes de cero para PPF.

Genotipos recomendados para el mejoramiento genético de PPF

El progenitor más indicado para mejorar PPF con destino al mercado de consumo en fresco constituido por consumidores que prefieren comprar frutos enteros y no en rodajas, mediante el aprovechamiento de los efectos aditivos por selección recurrente intrapoblacional, es el progenitor S_0 UNAPAL-Dorado, debido a que presentó un valor en los efectos de HCG significativo (0,62**), un promedio en sus híbridos de PPF con un valor óptimo para ser comercializado como fruto entero (3,71 kg) (Tab. 3) y un promedio en sus híbridos de PPF aceptable (14,05 kg/planta) (Tab. 2). Por otro lado, el progenitor recomendado para mejorar PPF, mediante el aprovechamiento de los efectos aditivos y no aditivos por selección recurrente intrapoblacional, dirigido al mercado de consumo en fresco y uso agroindustrial, conformado por aquellos consumidores en los cuales el peso del fruto no es una característica limitante para su adquisición, es la línea endogámica S_2 de UNAPAL-Abanico-75-2, pues registró un valor en los efectos de HCG significativo (0,74*), un promedio en sus híbridos de PPF de 4,58 kg (Tab. 3) y el promedio en sus híbridos de PPF más alto de todos los progenitores evaluados (16,93 kg/planta) (Tab. 2).

El híbrido más indicado para mejorar PPF mediante el aprovechamiento de los efectos aditivos y no aditivos por selección recurrente recíproca, dirigido al mercado de consumo en fresco conformado por consumidores que prefieren comprar frutos enteros y no en rodajas, es el híbrido entre líneas endogámicas S_2 UNAPAL-Abanico-75-1 \times UNAPAL-Llanogrande-2, debido a que presentó un valor en los efectos de HCE significativo (-0,56*), un valor óptimo de PPF para ser comercializado como fruto entero (2,89 kg) (Tab. 3) y un valor de PPF aceptable (14,00 kg/planta) (Tab. 2). Por otro lado, los híbridos recomendados para el mejoramiento de PPF a través de la explotación de los efectos aditivos y no aditivos por selección recurrente recíproca, con destino al mercado de consumo en fresco y uso agroindustrial, constituido por aquellos consumidores en los cuales el peso del fruto no es una característica limitante para su adquisición, son el híbrido entre líneas endogámicas S_1 UNAPAL-Abanico-75-1 \times UNAPAL-Llanogrande-1 y el híbrido entre líneas endogámicas S_2 UNAPAL-Abanico-75-1 \times UNAPAL-Dorado. Ambos híbridos presentaron valores en los efectos de HCE significativos (1,31** y 0,49*, respectivamente), valores de PPF de 5,73 y 4,98 kg, respectivamente (Tab. 3); así como también

los valores de PPF más altos entre todos los híbridos evaluados (20,50 y 20,87 kg/planta, respectivamente) (Tab. 2).

Los valores de los efectos de HCE negativos y significativos para algunos de los híbridos, sugiere que su promedio fue inferior al promedio esperado con base en la gi de sus progenitores y la media general, considerándose por ello como una alternativa genética viable para reducir el tamaño o peso promedio del fruto y así satisfacer las preferencias del mercado fresco de zapallo.

CONCLUSIONES

En la generación de endogamia S_0 solo la habilidad combinatoria general fue importante en la expresión de PPF y PPF. En contraste, en la generación de endogamia S_1 tanto la habilidad combinatoria general como la habilidad combinatoria específica, contribuyeron al control genético de PPF y PPF.

En la generación de endogamia S_2 , las habilidades combinatorias general y específica fueron responsables del control de la expresión del PPF; mientras que en PPF solo la habilidad combinatoria general fue importante.

Los genotipos más indicados para mejorar PPF con destino al mercado de consumo en fresco constituido por consumidores que prefieren comprar frutos enteros y no en rodajas, son el progenitor S_0 UNAPAL-Dorado y el híbrido entre líneas endogámicas S_2 UNAPAL-Abanico-75-1 \times UNAPAL-Llanogrande-2.

Los genotipos recomendados para mejorar PPF para el mercado de consumo en fresco y uso agroindustrial, conformado por aquellos consumidores en los cuales el peso del fruto no es una característica limitante para su adquisición, son la línea endogámica S_2 de UNAPAL-Abanico-75-2, el híbrido entre líneas endogámicas S_1 UNAPAL-Abanico-75-1 \times UNAPAL-Llanogrande-1 y el híbrido entre líneas endogámicas S_2 UNAPAL-Abanico-75-1 \times UNAPAL-Dorado.

AGRADECIMIENTOS

Al Programa Mejoramiento Genético, Agronomía y Producción de Semillas de Hortalizas de la Universidad Nacional de Colombia-Sede Palmira. Al

Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación-COLCIENCIAS de Colombia.

Conflicto de intereses: el manuscrito fue preparado y revisado con la participación de los autores, quienes declaran no tener algún conflicto de interés que coloquen en riesgo la validez de los resultados aquí presentados.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Begum, F., A.M. Akanda, M.A.T. Masud, M.D.G. Rasul y M.A. Islam. 2016. Combining ability and heterosis for PRSV-W resistance in pumpkin (*Cucurbita moschata*). J. Int. Acad. Res. Multidisciplinary 4(1), 92-102.
- Crossa, J., S.K. Vasal y D.L. Beck. 1990. Combining ability in diallel crosses of CYMMYT's tropical late yellow maize germplasm. Maydica 35, 273-278.
- Cruz, C.D. 2013. GENES - a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. Acta Scient. Agron. 35(3), 271-276. Doi: 10.4025/actasciagron.v35i3.21251
- El-Tahawey, M.A.F.A., A.M. Kandeel, S.M.S. Youssef y M.M.M. Abd El-Salam. 2015. Heterosis, potence ratio, combining ability and correlation of some economic traits in diallel crosses of pumpkins. Egypt. J. Plant Breed. 19(2), 419-439. Doi: 10.12816/0011721
- Espitia, M. 2004. Estimación y análisis de parámetros genéticos en cruzamientos dialélicos de zapallo (*Cucurbita moschata* Duch. ex Poir.). Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia.
- Espitia, C.M., C.F.A. Vallejo y G.D. Baena. 2006. Efectos heteróticos y habilidad combinatoria para el rendimiento por planta en *Cucurbita moschata* Duch. Ex Poir. Rev. Fac. Nac. Agron. Medellín 59(1), 3105-3121.
- Gwanama, C., A.M. Botha y M.T. Labuschane. 2001. Genetic effects and heterosis of flowering and fruit characteristic of tropical pumpkin. Plant Breed. 120(3), 271-272. Doi: 10.1046/j.1439-0523.2001.00595.x
- Hallauer, A.R., M.J. Carena y J.B. Miranda. 2010. Quantitative genetics in maize breeding. Springer, New York, USA. Doi: 10.1007/978-1-4419-0766-0
- Jha, A., S. Pandey, M. Rai, D.S. Yadav y T.B. Singh. 2009. Heterosis in relation to combining ability for flowering behaviors and yield parameters in pumpkin. Veget. Sci. 36(3), 332-335.
- Mohanty, B.K. 2000. Combining ability for yield and its components in pumpkin. Indian J. Genet. Plant Breed. 60(3), 373-379.
- Nisha, S.K. y D. Veeraragavathatham. 2014. Heterosis and combining ability for fruit yield and its component traits in pumpkin (*Cucurbita moschata* Duch. ex Poir.). Adv. Appl. Res. 6(2), 158-162. Doi: 10.5958/2349-2104.2014.00008.4
- Ortiz, G.S., F.A. Vallejo, D. Baena, E.I. Estrada y M.P. Valdés. 2013. Zapallo para consumo en fresco y fines agroindustriales: investigación y desarrollo. Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia.
- Pandey, S., A. Jha, S. Kumar y M. Rai. 2010. Genetics and heterosis of quality and yield of pumpkin. Ind. J. Hortic. 67(3), 333-338.
- Rana, M.S., M.G. Rasul, A.K.M.A. Islam y M.M. Hossain. 2015. Combining ability of quality traits in pumpkin (*Cucurbita moschata* Duch. Ex Poir.). Bangladesh Res. Pub. J. 11(3), 233-236.
- Restrepo, S.J.A. y C.F.A. Vallejo. 2008. Caracterización molecular de introducciones colombianas de zapallo *Cucurbita moschata*. Acta Agron. 57(1), 9-17.
- Restrepo, S.J.A. 2015 Heterosis y habilidad combinatoria en función de la endogamia para el rendimiento y características del fruto de zapallo *Cucurbita moschata* Duch. ex Poir. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia.
- Rezende, G.S.P. y C.L. Souza-Junior. 2000. A reciprocal recurrent selection procedure outlined to integrate hybrid breeding program in maize. J. Genet. Breed. 54, 57-66.
- Ruiz, E., A. Sigarrosa y J.A. Cruz. 2004. Análisis dialélico del rendimiento y sus principales componentes en variedades de calabaza (*Cucurbita moschata* Duch.) I. Tabla dialélica de Griffing. Rev. Biol. 18(1), 65-73.
- SAS®. 2012. SAS/STAT Guide for personal computers. Versión 9.4. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Toro, S.S. 2009. Heterosis y habilidad combinatoria entre poblaciones seleccionadas de (*Cucurbita moschata* Duch. Ex Poir). Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia.