



ANÁLISIS GENÉTICO DE COMPONENTES NUTRICIONALES EN CRUZAS SIMPLES DE MAÍZ DE GRANO BLANCO

GENETIC ANALYSIS OF NUTRITIONAL COMPONENTS IN SINGLE CROSSES OF WHITE-KERNEL MAIZE

Etzael Núñez-Terrones¹, Ma. del Carmen Mendoza-Castillo^{1*}, Adriana Delgado-Alvarado², Fernando Castillo-González¹ y F. Javier Sánchez-Ramírez¹

¹Colegio de Postgraduados (COLPOS), Campus Montecillo, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ²COLPOS, Campus Puebla, Santiago Momoxpan, San Pedro Cholula, Puebla, México.

*Autor para correspondencia (camen@colpos.mx)

RESUMEN

Para proponer el mejor método de mejoramiento genético de una población es indispensable conocer sus parámetros genéticos y la variación genética que en ella existe. El objetivo de este estudio fue identificar los efectos genéticos, así como los posibles efectos maternos que actúan sobre algunos componentes nutrimentales y bioactivos del grano de maíz (*Zea mays* L.) en cruza simples formadas a partir de cinco líneas endogámicas S₆-S₈. Las cruza fueron desarrolladas para sistemas de producción en condiciones de riego y se evaluaron en Montecillo, Texcoco, Estado de México durante el ciclo de producción primavera-verano 2014. Con el grano de la F₁ de las cruza y de los progenitores se realizó el análisis genético del contenido total de aceite, proteína, almidón, cenizas y ácido fítico. Los resultados mostraron mayor variación para la aptitud combinatoria específica (ACE) que para la aptitud combinatoria general (ACG) en cada uno de los componentes nutrimentales; la ACE y ACG representaron, en promedio, 53 y 12 %, respectivamente, de la variación entre los genotipos, por lo que los efectos genéticos no aditivos (dominancia y epistasis) prevalecieron sobre los aditivos (ACG) entre los genotipos evaluados. Los efectos maternos y recíprocos mostraron diferencias significativas ($P \leq 0.01$) para todas las variables, excepto para contenido de almidón. Se definió el comportamiento de los progenitores y de sus cruza para dirigir el aprovechamiento eficiente de las características evaluadas. Algunas cruza fueron superiores a sus progenitores en el contenido de los componentes bioquímicos, pero es necesario considerar la dirección del cruzamiento, dados los efectos maternos significativos encontrados en los componentes del grano.

Palabras clave: *Zea mays* L., componentes nutricionales, grano blanco, ácido fítico.

SUMMARY

In order to define the best breeding method to improve a population, it is essential to know its genetic parameters and the genetic variation that exists in it. The objective of this study was to identify genetic effects and possible maternal effects acting on some nutritive and bioactive components of maize kernel (*Zea mays* L.) in single crosses formed from five S₆-S₈ inbred lines. The crosses were developed for production systems under irrigation and were evaluated in Montecillo, Texcoco, State of Mexico during the Spring-Summer 2014 production cycle. The genetic analysis of total content of oil, protein, starch, ash, and phytic acid was carried out on the F₁ kernels from the crosses and kernels of the parents. The results showed greater variation for the specific combining ability (SCA) than for general combining ability (GCA) in each of the nutritional components. On average, SCA and GCA represented

53 and 12 %, respectively, of the variation between genotypes, hence the non-additive genetic effects (dominance and epistasis) prevailed over the additive ones (GCA) in the genotypes evaluated. Maternal and reciprocal effects showed significant differences ($P \leq 0.01$) for all traits, except for starch content. The performance of the parents and their crosses was determined to direct the efficient use of the evaluated traits. Some crosses were better than their parents in the content of biochemical components; nevertheless, it is necessary to consider the direction of the crossing, given the significant maternal effects found in the components of the kernel.

Index words: *Zea mays* L., nutritional components, white corn, phytic acid.

INTRODUCCIÓN

El maíz (*Zea mays* L.) es el componente principal en la dieta de la sociedad mexicana, y su diversidad genética se encuentra ampliamente asociada con la diversidad de formas de consumo y de usos. El grano de maíz es una fuente rica en componentes de la nutrición del humano, tales como carbohidratos, proteínas, aceites, minerales y compuestos bioactivos como el ácido fítico (Kirk *et al.*, 1996; Raboy *et al.*, 2001); ésta es la mayor molécula de almacenamiento de fósforo en los cereales, y por sus propiedades para formar quelatos con los cationes minerales como hierro, zinc y calcio, hace difícil su disponibilidad para los animales monogástricos, por lo cual también se le conoce como antinutriente (Raboy *et al.*, 2001), y por lo tanto, es de interés estudiar su presencia en los granos de maíz.

La amplia diversidad genética en este cereal propicia la existencia de una amplia variación en los componentes nutricionales que lo integran, por lo que se considera que su aprovechamiento eficiente, además de mejorar el rendimiento de grano por unidad de superficie, permitiría a la población más vulnerable (en pobreza y pobreza extrema) enfrentar problemas graves de salud y desnutrición (Serna-Saldívar *et al.*, 2013).

De acuerdo con el tipo de maíz producido en México, el de grano blanco ocupa el primer lugar, al representar 88 % de la producción nacional (SIAP, 2017). Su uso es principalmente para la alimentación humana, aunque de él también pueden obtenerse aceites e insumos para la fabricación de barnices, pinturas, jabones y gomas (Qamar *et al.*, 2016). Referente a su composición, Cázares-Sánchez *et al.* (2015) señalan que en el grano de maíz la cantidad de proteína y aceite no es alta en comparación con la de otros cereales, pero que existe variación entre y dentro de razas o poblaciones, que debe ser aprovechada en los programas de fitomejoramiento. Figueroa *et al.* (2013) mencionan que el poco conocimiento del uso y calidad bioquímica del germoplasma ha repercutido en pérdidas de material valioso que podría haber sido integrado en los programas de mejoramiento, por lo que la exploración del material existente en este sentido es muy importante.

En el proceso de mejora de los cultivos, el conocimiento de los componentes genéticos del germoplasma que participa es básico para definir el esquema de mejoramiento adecuado (Esquivel *et al.*, 2013). Entre las herramientas genéticas que proveen información de este tipo se encuentran los diseños de apareamiento, entre los que destacan por su amplio uso los diseños dialélicos (Hallauer *et al.*, 2010); éstos son sistemas de cruzamientos en los cuales un conjunto de p líneas progenitoras y todas las cruzas posibles entre ellas pueden ser evaluadas (p^2). Con base en este principio se desarrollaron cuatro métodos: I) las p^2 combinaciones posibles, II) los progenitores y las cruzas F_1 directas, III) las cruzas F_1 directas y recíprocas y IV) las cruzas F_1 directas. Frecuentemente, el efecto materno, asociado con ADN citoplásmico del progenitor femenino no se considera al emplear el sistema de cruzas dialélicas (Métodos II y IV); sin embargo, no considerarlo induce un posible error en la estimación del control genético del germoplasma estudiado, cuando se sospecha la presencia de efectos maternos (Ávila *et al.*, 2009; Mahgoub, 2011; Sánchez-Ramírez *et al.*, 2017); por lo que el Método I, donde se consideran todas las combinaciones posibles, incluidas las cruzas recíprocas, será el adecuado.

Los diseños dialélicos permiten conocer el tipo de acción génica que opera en las poblaciones estudiadas a través de la estimación de su capacidad para combinarse (Hallauer *et al.*, 2010); es decir, la aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE), la primera definida como el comportamiento promedio de una línea en combinaciones híbridas; y la segunda, como aquellos casos donde las combinaciones híbridas se comportan relativamente mejor o peor de lo esperado, con respecto al comportamiento promedio de las líneas involucradas (Sprague y Tatum, 1942). La ACG generalmente se asocia con efectos genéticos aditivos, mientras que la ACE se

asocia con efectos genéticos de dominancia y epistasia (Hallauer *et al.*, 2010).

Con base en lo anterior, se planteó la realización del análisis genético de algunos componentes nutricionales con el objetivo de conocer la aptitud combinatoria de un conjunto de progenitores, así como estimar los efectos maternos y recíprocos en sus respectivos cruzamientos a través del Método I de Griffing (1956) para plantear una estrategia de mejoramiento que permita el óptimo aprovechamiento de la riqueza genética de los componentes nutricionales determinados en el grano de maíz blanco.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

Las cinco líneas y las 20 cruzas simples posibles evaluadas y analizadas forman parte de un programa de mejoramiento genético para condiciones de riego iniciado en la Universidad Autónoma Chapingo por el Dr. Moisés Mendoza Rodríguez. Las cruzas dialélicas del Método I de Griffing fueron hechas en el Campo Agrícola Experimental del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo con la semilla F_1 obtenida de las cruzas posibles y de las líneas (S_6 - S_9); en 2014 se estableció una evaluación en campo para conocer el comportamiento agronómico y rendimiento de grano.

Diseño, unidad experimental y manejo del experimento

Se utilizó un diseño de bloques completos al azar con 4 repeticiones. Las unidades experimentales fueron de un surco de 5 m de longitud y 0.80 m de separación entre surcos; en el mismo sitio experimental y bajo el mismo sistema de cultivo se hicieron polinizaciones fraternales a la F_1 , con las cuales se realizaron los análisis bioquímicos correspondientes. Durante el ciclo del cultivo las plantas se mantuvieron sin restricciones hídricas y con la fertilidad recomendada para el sitio experimental. A la cosecha se seleccionaron cinco mazorcas de polinización controlada (cruzas fraternales), sanas y sin daños mecánicos representativas de cada material genético para los análisis respectivos. El análisis de laboratorio se realizó bajo un diseño experimental completamente al azar, por triplicado, excepto para la determinación de aceite (dos repeticiones).

Análisis de la composición del grano

Las pruebas bioquímicas del grano se realizaron con una mezcla balanceada formada con el grano de la parte media de cinco mazorcas de cada genotipo, según la metodología propuesta por Galicia *et al.* (2012) para

pruebas bioquímicas en maíz. El grano se pulverizó en un molino ciclónico (UDY Corporation®, Fort Collins, Colorado, EUA) y la harina se tamizó a través de una malla metálica número 35 para obtener partículas con tamaño de 0.5 mm. El pesaje de las muestras, los reactivos y demás materiales se registró en una balanza analítica (A&D®, Modelo GR 202, San Jose, California, EUA).

Los análisis y métodos empleados fueron: para aceite 30-25.01 (AACC, 1999a); proteína Kjeldahl: 46-11.02 (AACC, 1999b); almidón (Brunt *et al.*, 1998) y 76-13.01 (AACC, 1999c); cenizas 08-01.01 (AACC, 1999d) y humedad con termobalanza (Ohaus® MB 45, Parsippany, Nueva Jersey, EUA).

Determinación de ácido fítico

El ácido fítico se determinó con el método descrito por Dragičević *et al.* (2011). En frascos de 50 mL con tapa se colocaron 250 mg de muestra, se adicionaron 10 mL de ácido tricloroacético 5 % y se sometieron a agitación por 1 h. Posteriormente, se extrajeron 5 mL de solución y se colocaron en tubos Falcon de 15 mL para centrifugar (centrífuga Hermle® Z 326 K, Wehingen, Alemania) a $12,000 \times g$ durante 15 min a 4 °C. Se realizó una dilución 1:6 con agua desionizada. Para la determinación colorimétrica se tomaron 1.5 mL de la dilución y se añadieron 0.5 mL de reactivo de Wade (0.3 g de $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ + 3 g de ácido 5-sulfosalicílico), aforado a 1 L con agua desionizada, enseguida se centrifugó a $12,000 \times g$ por 10 min a 4 °C. La lectura de absorbancia se realizó a 500 nm en un espectrofotómetro UV/VIS (Thermo Scientific® Modelo Evolution 300, Waltham, Massachusetts, EUA). Los resultados se expresaron en $\text{g } 100 \text{ g}^{-1}$ de materia seca (ms), a partir de una curva estándar ($y = 0.0039x + 0.7277$, $R^2 = 0.970$) preparada con ácido fítico (Sigma Aldrich®, USA).

Análisis estadístico

Para estimar la aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE), los efectos maternos (EfMat) y los efectos recíprocos (EfRec) de los genotipos, se realizó el análisis genético basado en el diseño dialélico Método I (Griffing, 1956) con el modelo de efectos fijos, así como pruebas de F propuestas por Martínez (1983) para el diseño correspondiente. El análisis estadístico se realizó con el programa SAS® versión 9.1 (SAS Institute, 2003).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis genético

En el Cuadro 1 se muestran los cuadrados medios del análisis de varianza. Se encontraron diferencias

significativas entre genotipos para todas las variables estudiadas. Las diferencias estuvieron asociadas a la variación entre los genotipos, al tipo de acción génica presente, así como a la expresión de heterosis entre las cruza (Esquivel *et al.*, 2013; Guerrero-Guerrero *et al.*, 2012; Sánchez-Ramírez *et al.*, 2017).

Al descomponer la fuente de variación de genotipos en su ACG y ACE, se encontraron diferencias significativas para los componentes estudiados. De acuerdo con los valores de la suma de cuadrados del análisis de varianza (datos no mostrados), la contribución a la varianza de las características bioquímicas del grano evaluadas, atribuible a los genotipos estuvo explicada por la ACE en 53 %, ACG en 12 %, EfRec en 20 % y EfMat en 15 %; esto indicó que los efectos genéticos de dominancia y epistasis (ACE) fueron de mayor importancia en la concentración de los compuestos bioquímicos estudiados, en comparación con los efectos aditivos (ACG).

En componentes bioquímicos determinados en el grano de maíz y analizados bajo el Método II dialélico, Bisen *et al.* (2017) encontraron también que los efectos no aditivos fueron de mayor importancia que los aditivos. Estos resultados contrastan con los reportados por Picón-Rico *et al.* (2018) en maíz, en donde los efectos aditivos fueron mayores para contenido de aceite en el grano. El contraste de resultados puede asociarse a dos posibles causas, la primera como resultado de las fases de selección previa al desarrollo de las líneas, que en el caso del presente estudio, primero se buscó agotar la varianza aditiva en las poblaciones de origen para posteriormente aprovechar la varianza no aditiva a través de las líneas, y la segunda, mencionada por Mahgoub (2011), donde la no consideración de las cruza recíprocas puede conducir a una estimación sesgada de los efectos genéticos, particularmente en características asociadas con los componentes del grano.

Los efectos maternos (EfMat) y recíprocos (EfRec) fueron altamente significativos para todas las características, excepto para almidón; es decir, los valores obtenidos en las cruza directas (i, j) fueron diferentes a los obtenidos en las cruza recíprocas (j, i). Lo anterior indica que, para la producción de semilla de alguna cruza en particular, referente al incremento o reducción en el contenido de alguno de estos compuestos, se debe considerar específicamente las líneas que fungirán como progenitor femenino o masculino.

Aptitud combinatoria general

Los valores de los efectos de ACG (g) de las líneas se muestran en el Cuadro 2. En contenido de aceite, las líneas

Cuadro 1. Cuadrados medios del análisis de varianza para características nutricionales en un sistema de cruza dialélicas completo, desarrollado entre cinco líneas de maíz, evaluadas en condiciones de riego en los Valles Altos Centrales de México.

Fuente	GL	Aceite	Proteína	Almidón	Cenizas	Ácido fítico
Repeticiones	1/2 [†]	0.002	1.280	41.42	0.028	0.021
Genotipos	24	1.299**	5.100**	69.52*	0.395**	0.367**
ACG	4	0.400**	5.090**	64.83 ns	0.323*	0.247**
ACE	10	1.798**	5.970**	82.66*	0.583**	0.410**
EfMat	4	2.505**	8.620**	47.99 ns	0.114**	0.337**
EfRec	6	0.366**	1.300**	65.12 ns	0.319**	0.395**
Error	24/48 [†]	0.094	0.370	33.31	0.010	0.018
CV (%)		5.770	8.320	6.95	6.790	6.410

GL: grados de libertad, †: izquierda, grados de libertad para la variable aceite, derecha, grados de libertad para el resto de variables, ACG: aptitud combinatoria general, ACE: aptitud combinatoria específica, EfMat: efectos maternos, EfRec: Efectos recíprocos, CV: Coeficiente de Variación; *: significativo ($P \leq 0.05$), **: altamente significativo ($P \leq 0.01$), ns: no significativo estadísticamente.

L2, L3 y L4 tuvieron valores positivos de ACG, aunque sólo en L2 fueron significativos; también fueron estas líneas las que mostraron los mayores valores *per se* para este compuesto [L4 (5.58 g 100 g⁻¹ de ms), L3 (5.17 g 100 g⁻¹ de ms) y L2 (5.10 g 100 g⁻¹ de ms)].

Los valores de ACG fueron relativamente bajos para todas las variables de estudio. Al respecto, Sánchez-Ramírez *et al.* (2017) asociaron este comportamiento con el método utilizado en la selección de las líneas altamente endogámicas (mediante prueba *per se* y no con pruebas previas de ACG). Bajo este supuesto, las líneas se clasificaron con efectos positivos o de ACG alta (L3, L4, L2) o con efectos negativos o de ACG baja (L5 y L1).

Para el contenido de proteína y de cenizas, las líneas L3 y L4 mostraron efectos positivos y significativos de ACG, con valores de 0.34 y 0.33 para proteína y de 0.07 y 0.08 para cenizas, respectivamente. En contenido de proteína, ninguna de las dos líneas figuró como la de contenido mayor *per se* entre todos los progenitores, con valores de 8.08 y 8.39 g 100 g⁻¹ de ms, respectivamente; no así para cenizas, donde L4 y L3 tuvieron el mayor contenido entre todas las líneas (2.22 y 2.18 g 100 g⁻¹ de ms). Los resultados indican que las líneas poseen una porción considerable de genes de efectos aditivos que se expresan favorablemente en el grano, lo que permitiría incrementar su contenido a través de esquemas de selección recurrente.

Cuadro 2. Contenido nutricional (*per se*) y efectos de aptitud combinatoria general (*g*) de cinco líneas de maíz evaluadas en condiciones de riego en Valles Altos de México.

Línea	Aceite [†]	<i>g_i</i>	Proteína [†]	<i>g_i</i>	Almidón [†]	<i>g_i</i>	Cenizas [†]	<i>g_i</i>	Ácido fítico [†]	<i>g_i</i>
L1	3.44	-0.07	7.43	-0.67*	83.40	1.35	1.14	-0.05*	1.76	0.04
L2	5.10*	0.17*	8.29	0.01	76.39	-1.43	1.45	0.06*	2.09*	0.01
L3	5.17*	0.01	8.08	0.34*	79.21	-1.27	2.18*	0.07*	2.22*	-0.08*
L4	5.58*	0.08	8.39	0.33*	75.92	-0.38	2.22*	0.08*	2.83*	0.13*
L5	3.55	-0.19*	9.62*	-0.01	76.48	1.74	1.51	-0.16*	2.26*	-0.09*
DSH _{0.05}	0.68	0.256	1.02	0.395	9.88	3.751	0.13	0.068	0.17	0.087

[†]Valores *per se* expresados en g 100 g⁻¹ de ms, *: significativo ($P \leq 0.05$), DSH: diferencia significativa honesta.

La línea L5 mostró efectos negativos para cuatro de las cinco variables evaluadas, lo que podría repercutir en que los cruzamientos que involucren a esta línea, podrían expresar poco potencial de incremento en el contenido de compuestos bioquímicos; no obstante, si lo que se desea es contar con líneas de maíz que reduzcan la concentración de ácido fítico en el grano para consumo humano, debido a la incapacidad de los organismos monogástricos para asimilar este compuesto (Raboy *et al.*, 2001), esta línea, junto con L3, podrían representar fuentes valiosas por su valor negativo y significativo de ACG.

En general, las líneas L3 y L2 mostraron buena respuesta para cuatro de los cinco componentes nutrimentales, por lo que se esperaba que las cruzas que involucren a estos progenitores presentaran valores altos de ACE y de los compuestos bioquímicos estudiados. Se encontró que el contenido de cenizas y de aceite estuvieron directamente asociados con el efecto g_i ; por ejemplo, la línea L4 tuvo la mayor cantidad de aceite (5.58 g 100 g⁻¹ de ms) y de cenizas (2.22 g 100 g⁻¹ de ms), con valor alto de ACG (0.08, por igual), mientras que la línea L1 tuvo el menor contenido de aceite (3.44 g 100 g⁻¹ de ms) y bajo efecto de ACG (-0.07).

Aptitud combinatoria específica

Los efectos de ACE para los compuestos bioquímicos de las cruzas posibles se muestran en el Cuadro 3. Las cruzas que expresaron los contenidos superiores de aceite, proteína, cenizas, almidón y ácido fítico fueron diferentes entre sí. En aceite no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre las 10 cruzas de mayor contenido, cuyo intervalo de variación fluctuó entre 6.83 y 5.66 g 100 g⁻¹ de ms.

En las cruzas de contenido mayor de aceite estuvieron involucrados los progenitores L2, L3 y L4, que fungieron como hembras o como machos, con altos efectos de ACG y s_{ij} positivos (excepto L4 × L3, con un valor de -0.01). La craza L5 × L1 formada por los progenitores L5 y L1, de baja ACG, resultó ser la de mayor contenido de aceite (6.83 g 100 g⁻¹ de ms), debido quizá a su valor alto y positivo de s_{ij} , como señalan Escorcia-Gutiérrez *et al.* (2010). Las cruzas con bajo contenido de aceite no necesariamente involucraron progenitores con baja ACG o presentaron efectos negativos de ACE (L5 × L4 y L3 × L1).

Para proteína no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre las 12 cruzas de mayor contenido, cuyo intervalo de variación osciló entre 7.21 y 8.95 g 100 g⁻¹ de ms. Destacaron tres progenitores que intervinieron en las cruzas de mayor contenido de proteína (L2, L3 y L4) que participaron como machos o hembras. Los máximos valores de proteína (8.95 y 8.87 g 100 g⁻¹ de ms)

no necesariamente se relacionaron con s_{ij} altos (-0.11 y -0.43), aun cuando se originaron de progenitores con alta ACG (L3 × L4 y L2 × L4). Las cruzas de más bajo contenido (L4 × L2, L4 × L1 y L5 × L1) presentaron valores bajos de s_{ij} (-0.43, -0.38 y -1.67, respectivamente). Picón-Rico *et al.* (2018) reportaron resultados similares y no encontraron consistencia entre valores altos de ACG de los progenitores con valores altos de ACE de sus cruzas.

Algunos estudios señalan que una craza simple tendrá altos rendimientos de grano si sus dos líneas progenitoras, o al menos una de ellas son de alta ACG y el efecto ACE de la craza es alto (Escorcia-Gutiérrez *et al.*, 2010); también, en los casos donde las cruzas de rendimiento alto estén formadas con líneas de ACG baja, pero con efectos de ACE positivos y altos (Ávila *et al.*, 2009; Guerrero-Guerrero *et al.*, 2012; Sánchez-Ramírez *et al.*, 2017). En este estudio las líneas con alta ACG no necesariamente produjeron las mejores combinaciones híbridas para los caracteres evaluados, debido a que generalmente, como lo mencionaron Picón-Rico *et al.* (2018), el comportamiento específico de las cruzas no puede ser predicho totalmente con base en los estimadores de ACG de sus parentales; además, el efecto genético extranuclear puede estar incidiendo en las características.

Resultados similares fueron reportados por Cervantes-Ortiz *et al.* (2007) en trabajos realizados sobre algunas características de plántula y de planta adulta de maíz, donde líneas con alta ACG no precisamente produjeron buenas combinaciones híbridas para los caracteres evaluados. Por su parte, Long *et al.* (2004), en estudios sobre biofortificación mineral (hierro y zinc) en grano de maíz, no encontraron relaciones favorables de los efectos positivos o negativos de ACE, independientemente de si los híbridos se formaron a partir de la combinación de progenitores con ACG alta × alta, alta × baja o baja × baja.

Aunque en contenido de proteína (Cuadro 3) se presentaron valores superiores al promedio general (Cuadro 5), ello no implica que estas cruzas sean maíces de alta calidad de proteína (QPM), puesto que se desconoce la proporción y tipo de aminoácidos presentes. En poblaciones QPMs de México se han reportado contenidos de proteína entre 9 y 11.5 g 100 g⁻¹ de ms, y contenidos de lisina y triptófano del orden de 3.5 a 4.8 y 0.87 a 1.18 g 100 g⁻¹ de proteína, respectivamente (Vázquez *et al.*, 2012).

Debido a que ésta fue una exploración preliminar de las características bioquímicas de grano, no se abordó el estudio puntual de los aminoácidos; aunque existe el interés de conocer la composición detallada de la proteína de estos genotipos para diseñar de mejor manera un programa de mejoramiento genético, por lo que deberá

diseñarse un estudio específico para tal fin.

Con respecto al contenido de almidón; en general, las cruzas con mayor contenido presentaron valores altos de s_{ij} . Entre las cuatro cruzas con mayor contenido de almidón estuvo la línea L5, como progenitor macho o hembra. Las dos cruzas superiores en almidón fueron L5 × L2 y L5 × L4, con 90.87 y 88.78 g 100 g⁻¹ de ms; también resultaron ser las de mayor efecto de ACE, con 4.56 y 4.40, respectivamente. El valor más bajo de s_{ij} lo presentaron las cruzas L5 × L1 y L2 × L3 y sus cruzas recíprocas, con -0.20 y -2.71.

Para contenido de cenizas no hubo diferencias estadísticas significativas entre las nueve cruzas de más alta concentración, cuyo intervalo de variación fluctuó entre 1.85 y 1.58 g 100 g⁻¹ de ms. No se encontró relación entre los valores altos de ACE con las cruzas superiores; sin embargo, las cruzas de contenido menor sí mostraron valores bajos de s_{ij} . La cruz L5 × L1, con el contenido mayor de minerales en el grano (1.85 g 100 g⁻¹ de ms)

estuvo formada por dos líneas de baja ACG para esta variable, pero fue la cruz de más alto efecto de s_{ij} , con un valor de 0.32. El efecto y contenido de cenizas más bajo lo presentó la cruz L5 × L3, con -0.54 y 0.70 g 100 g⁻¹ de ms. En comparación con valores de cenizas reportados en la literatura (0.81 g 100 g⁻¹ de ms, Qamar *et al.*, 2016; 1.80 g 100 g⁻¹ de ms, Cázares-Sánchez *et al.*, 2015), algunos genotipos analizados en el presente estudio pueden considerarse como de alto contenido mineral.

Para ácido fólico se encontraron diferencias estadísticas significativas a partir del segundo genotipo de mayor contenido de este compuesto bioquímico. La línea L1 participó en las cinco cruzas de mayor contenido como hembra o como macho, con valores positivos de s_{ij} , por lo que es probable que las cruzas que involucren a este progenitor puedan mostrar incrementos sustantivos en el contenido de ácido fólico en el grano. Lo anterior puede ser importante en el área de ganadería, ya que, si los piensos se suplementan con fitasa, con el uso de estas cruzas de alta producción de ácido fólico se podría aumentar la

Cuadro 3. Efectos de aptitud combinatoria específica (s_{ij}) de las cruzas de mayor a menor contenido de aceite, proteína, almidón, cenizas y ácido fólico en el grano de maíz (g 100 g⁻¹ de ms).

Cruza	Aceite	s_{ij}	Cruza	Proteína	s_{ij}	Cruza	Almidón	s_{ij}	Cruza	Cenizas	s_{ij}	Cruza	Ácido fólico	s_{ij}
L5 × L1	6.83*	0.84*	L3 × L4	8.95*	-0.11	L5 × L2	90.87	4.56*	L5 × L1	1.85*	0.32*	L1 × L2	2.75*	0.19*
L1 × L3	6.48*	0.32*	L2 × L4	8.87*	-0.43*	L5 × L4	88.78	4.40	L1 × L3	1.83*	-0.01	L4 × L1	2.36*	0.10*
L4 × L5	6.19*	0.30*	L3 × L5	8.53*	0.18*	L1 × L5	88.75	-0.20	L2 × L4	1.82*	-0.12	L5 × L1	2.33	0.02*
L2 × L5	5.99*	0.58*	L4 × L5	8.29*	0.54*	L4 × L5	88.68	4.40	L1 × L2	1.79*	0.11	L1 × L4	2.30	0.10*
L4 × L1	5.93*	0.18	L5 × L4	8.15*	0.54*	L4 × L2	87.76	1.72	L2 × L5	1.71*	0.16*	L1 × L3	2.22	0.07*
L4 × L3	5.93*	-0.01	L3 × L2	7.85*	0.05	L3 × L1	87.60	2.43	L2 × L3	1.70*	0.02	L2 × L5	2.22	0.20*
L1 × L2	5.92*	0.39*	L1 × L4	7.81*	-0.38*	L5 × L3	87.37	1.22	L4 × L3	1.62*	-0.02	L5 × L2	2.15	0.20*
L3 × L2	5.86*	0.19	L2 × L3	7.67*	0.05	L2 × L1	87.27	0.16	L3 × L4	1.62*	-0.02	L4 × L3	2.15	-0.01
L5 × L2	5.74*	0.58*	L2 × L1	7.66*	0.80*	L2 × L5	84.83	4.56*	L3 × L2	1.58*	0.02	L4 × L2	2.12	-0.26*
L2 × L1	5.66*	0.39*	L1 × L2	7.32*	0.80*	L4 × L1	84.79	-0.11	L2 × L1	1.45	0.11	L3 × L5	2.08	-0.25*
L2 × L3	5.49	0.19	L3 × L1	7.30*	-0.16*	L4 × L3	84.44	0.28	L1 × L4	1.45	-0.15	L3 × L4	2.06	-0.01
L4 × L2	5.36	-0.57*	L5 × L3	7.21*	0.18*	L1 × L3	83.37	2.43	L5 × L2	1.40	0.16*	L4 × L5	2.05	-0.35*
L1 × L4	5.06	0.18	L4 × L3	6.89	-0.11	L5 × L1	82.99	-0.20	L1 × L5	1.36	0.32*	L3 × L1	1.95	0.07*
L1 × L5	4.95	0.84*	L1 × L3	6.42	-0.16*	L1 × L4	82.89	-0.11	L4 × L5	1.36	-0.28*	L3 × L2	1.93	-0.13*
L3 × L5	4.88	-0.34*	L1 × L5	6.17	-1.67*	L3 × L5	81.96	1.22	L4 × L1	1.31	-0.15	L2 × L1	1.86	0.19*
L3 × L4	4.86	-0.01	L2 × L5	6.10	-1.33*	L2 × L3	81.78	-2.71	L4 × L2	1.20	-0.12	L2 × L3	1.79	-0.13*
L5 × L4	4.79	0.30*	L5 × L2	5.98	-1.33*	L1 × L2	78.86	0.16	L3 × L1	1.19	-0.01	L2 × L4	1.77	-0.26*
L5 × L3	4.70	-0.34*	L4 × L2	5.66	-0.43*	L3 × L4	78.78	0.28	L3 × L5	1.02	-0.54*	L1 × L5	1.74	0.02*
L3 × L1	4.65	0.32*	L4 × L1	5.45	-0.38*	L2 × L4	78.02	1.72	L5 × L4	0.90	-0.28*	L5 × L4	1.45	-0.35*
L2 × L4	4.61	-0.57*	L5 × L1	3.85	-1.67*	L3 × L2	73.37	-2.71	L5 × L3	0.70	-0.54*	L5 × L3	1.21	-0.25*
DSH _{0.05}	1.74	0.622		1.80	0.952		17.45	9.04		0.33	0.164		0.41	0.21

DSH: diferencia significativa honesta; *: significativo (P ≤ 0.05).

biodisponibilidad de fósforo en los animales, además de que se reduciría la contaminación por fósforo en las áreas con unidades ganaderas bajo manejo intensivo (Vats y Banerjee, 2004). Contrariamente, las cruzas L5 × L4 y L5 × L3 tuvieron los contenidos menores de ácido fítico con 1.45 y 1.21 g 100 g⁻¹ de ms y valores negativos de ACE (-0.35 y -0.25, respectivamente), lo que resulta favorable para el consumo humano y de otras especies monogástricas que están imposibilitadas para metabolizar eficientemente este compuesto (Raboy *et al.*, 2001).

Con los resultados del presente estudio se logró establecer que la expresión del mayor contenido de cada variable no estuvo necesariamente asociada con valores altos de s_{ij} , sobre todo en las variables contenido de proteína y de minerales.

Efectos maternos

Los efectos maternos de los progenitores se presentan en el Cuadro 4, donde se observa que los valores positivos en contenido de aceite de las líneas L4 y L5 indican que tales progenitores expresan su mayor potencial para producir aceite en sus cruzas directas; es decir, cuando estas líneas se usan exclusivamente como progenitor femenino. Las líneas L1, L2 y L3 tuvieron valores negativos, por lo que se espera que se comporten de forma contraria a esta situación. La línea L2 resultó un buen progenitor femenino, pues demostró efectos positivos para proteína (0.35), almidón (0.11), cenizas (0.07) y con efecto materno negativo para la producción de ácido fítico (-0.13), lo que indica que empleada como hembra, su progenie mostrará detrimento en esta característica, pero con altos valores en las otras variables.

Estructura genética

Para este análisis se consideraron los cinco cruzamientos de mayor y los dos de menor contenido de cada uno de los compuestos bioquímicos evaluados (Cuadro 5). Con base en los valores de los efectos genéticos, la estructura genética de los compuestos en los cruzamientos no presentó tendencias claras.

De acuerdo con los valores genotípicos para el contenido de aceite, las cruzas sobresalientes podrían ser empleadas como híbridos, ya que los efectos de $g_i + g_j < s_{ij}$; es decir, que los efectos aditivos fueron menores que los no aditivos; entonces, se esperaría que estas cruzas mostraran cambios aleatorios en generaciones posteriores (F_n). Para proteína, las tres cruzas más rendidoras mostraron efectos $g_i + g_j > s_{ij}$, por lo que estas combinaciones genéticas posiblemente no presenten depresión endogámica significativa en sus generaciones avanzadas, pudiendo utilizarse como variedades de polinización libre o formar con ellas una variedad sintética. Las cruzas L4 × L5 y L5 × L4 mostraron valores $g_i + g_j < s_{ij}$, por lo que también podrían ser aprovechadas como híbridos.

En general, para contenido de almidón, los efectos no aditivos fueron de mayor importancia que los aditivos; por lo tanto, las líneas en estudio podrían usarse para la formación de híbridos productores de almidones. Para contenido de cenizas se presentó variación en cuanto al efecto predominante en las cruzas L5 × L1, L1 × L2 y L2 × L5, pues mostraron efectos $g_i + g_j < s_{ij}$, mientras que L1 × L3 y L2 × L4 tuvieron efectos $g_i + g_j > s_{ij}$, por lo que, en un programa de mejoramiento para incrementar esta variable, algunos genotipos tendrían que ser manejados

Cuadro 4. Contenido nutricional (*per se*) y efectos maternos (m_i) de cinco líneas de maíz evaluadas en condiciones de riego en Valles Altos del Centro de México.

Línea	Aceite ⁺	m_i	Proteína ⁺	m_i	Almidón ⁺	m_i	Cenizas ⁺	m_i	Ác. Fítico ⁺	m_i
L1	3.44	-0.07	7.43	0.35	83.40	-0.88	1.14	0.06	1.76	0.05
L2	5.10	-0.12	8.29	0.35	76.39	0.11	1.45	0.07	2.09	-0.13*
L3	5.17	-0.24*	8.08	0.44	79.21	-1.53	2.18	-0.04	2.22	0.07
L4	5.58	0.41*	8.39	-0.75*	75.92	1.72	2.22	-0.03	2.83	0.11*
L5	3.55	0.01	9.62	-0.39	76.48	0.58	1.51	-0.06	2.26	-0.09
DSH _{0.05}		0.61		0.988				0.17		0.218

⁺Valores expresados en g 100 g⁻¹ de ms, DSH: diferencia significativa honesta, *: significativo ($P \leq 0.05$).

Cuadro 5. Estructura genética de los cinco cruzamientos de mayor y los dos de menor contenido de aceite, proteína, almidón, cenizas y ácido fítico en grano.

	Cruza	Y_{ij}	μ	Núcleo		Citoplasma	
		(g 100 g ⁻¹ de ms)		$g_i + g_j$	s_{ij}	$m_i - m_j$	r_{ij}
Aceite	L5 × L1	6.83	5.31	-0.263	0.842	0.073	0.87
	L1 × L3	6.48		-0.061	0.321	0.169	0.744
	L4 × L5	6.19		-0.109	0.295	0.405	0.298
	L2 × L5	5.99		-0.020	0.577	-0.120	0.242
	L4 × L1	5.93		0.008	0.178	0.478	0.298
	L3 × L1	4.65		-0.061	0.321	-0.169	-0.744
	L2 × L4	4.61		0.251	-0.573	-0.525	0.148
Proteína	L3 × L4	8.95	7.36	0.669	-0.106	1.192	-0.163
	L2 × L4	8.87		0.338	-0.428	1.096	0.510
	L3 × L5	8.53		0.336	0.179	0.833	-0.174
	L4 × L5	8.29		0.321	0.543	-0.359	0.432
	L5 × L4	8.15		0.321	0.543	0.359	-0.432
	L4 × L1	5.45		-0.347	-0.383	-1.093	-0.085
	L5 × L1	3.85		-0.68	-1.667	-0.734	-0.423
Almidón	L5 × L2	90.87	82.98	0.308	4.559	0.473	2.543
	L5 × L4	88.78		1.352	4.398	-1.142	1.190
	L1 × L5	88.75		3.086	-0.200	-1.455	4.334
	L4 × L5	88.68		1.352	4.398	1.142	-1.190
	L4 × L2	87.76		-1.812	1.718	1.615	3.254
	L2 × L4	78.02		-1.812	1.718	-1.615	-3.254
	L3 × L2	73.37		-2.701	-2.705	-1.630	-2.543
Cenizas	L5 × L1	1.85	1.50	-0.207	0.317	-0.124	0.370
	L1 × L3	1.83		0.022	-0.008	0.106	0.211
	L2 × L4	1.82		0.139	-0.123	0.101	0.208
	L1 × L2	1.79		0.017	0.109	-0.008	0.178
	L2 × L5	1.71		-0.100	0.163	0.132	0.024
	L5 × L4	0.90		-0.085	-0.278	-0.031	-0.201
	L5 × L3	0.70		-0.095	-0.540	-0.018	-0.145
Ácido Fítico	L1 × L2	2.75	2.07	0.048	0.192	0.183	0.262
	L4 × L1	2.36		0.163	0.100	0.058	-0.032
	L5 × L1	2.33		-0.055	0.024	-0.144	0.440
	L1 × L4	2.30		0.163	0.100	-0.058	0.032
	L1 × L3	2.22		-0.046	0.067	-0.015	0.146
	L5 × L4	1.45		0.034	-0.348	-0.202	-0.097
	L5 × L3	1.21		-0.175	-0.249	-0.159	-0.275

Y_{ij} : valor fenotípico observado de la craza (i, j), μ : media general, g_i y g_j : efecto de la ACG del progenitor i y j , respectivamente, s_{ij} : efecto de ACE de la craza (i, j), $m_i - m_j$: efecto materno del progenitor i y j , respectivamente, r_{ij} : efecto recíproco de cruzas.

por hibridación y otros por selección para la formación de variedades.

CONCLUSIONES

Se encontraron efectos significativos de aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) en la mayoría de las características bioquímicas estudiadas; sin embargo, los efectos de ACE fueron los de mayor contribución a la variación genética expresada. Se demostró que existe potencial genético para influir en la producción de maíz de alta calidad alimenticia a mediano y largo plazo al aprovechar las líneas y las cruza específicas, las cuales pueden utilizarse ya sea en la formación de híbridos, variedades sintéticas, o en el establecimiento de un programa de mejoramiento por selección recurrente. Se presentaron efectos maternos para la mayoría de las variables estudiadas, por lo que para el mejor aprovechamiento de las líneas es necesario considerar la dirección de las cruza formadas entre ellas.

BIBLIOGRAFÍA

- AACC, American Association of Cereal Chemists (1999a) Approved Methods of Analysis. 11th edition. Method 30-25.01 Crude Fat in Wheat, Corn, and Soy Flour, Feeds, and Mixed Feeds. AACC International. St. Paul, Minnesota, USA. <https://doi.org/10.1094/AACCIIntMethod-30-25.01>
- AACC, American Association of Cereal Chemists (1999b) Approved Methods of Analysis. 11th edition. Method 46-11.02 Crude Protein - Improved Kjeldahl Method, Copper Catalyst Modification. AACC International. St. Paul, Minnesota, USA. <https://doi.org/10.1094/AACCIIntMethod-46-11.02>
- AACC, American Association of Cereal Chemists (1999c) Approved Methods of Analysis. 11th edition. Method 76-13.01, Total Starch Assay Procedure (Megazyme Amyloglucosidase/alpha-Amylase Method). AACC International. St. Paul, Minnesota, USA. <https://doi.org/10.1094/AACCIIntMethod-76-13.01>
- AACC, American Association of Cereal Chemists (1999d) Approved Methods of Analysis. 11th edition. Method 08-01.01 Ash - Basic Method. AACC International. St. Paul, Minnesota, USA. <https://doi.org/10.1094/AACCIIntMethod-08-01.01>
- Ávila P. M. A., S. A. Rodríguez H., M. E. Vázquez B., F. Borrego E., A. J. Lozano R. y A. López B. (2009) Aptitud combinatoria y efectos recíprocos en líneas endogámicas de maíz de Valles Altos del centro de México. *Agricultura Técnica en México* 35:285-293.
- Bisen P., A. Dadheech, N. Namrata, A. Kumar, G. Solanki and T. R Dhakar (2017) Combining ability analysis for yield and quality traits in single cross hybrids of quality protein maize (*Zea mays* L.) using diallel mating design. *Journal of Applied and Natural Science* 9:1760-1766, <https://doi.org/10.31018/jans.v9i3.1435>
- Brunst K., P. Sanders and T. Rozema (1998) The enzymatic determination of starch in food, feed and raw materials of the starch industry. *Starch* 50:413-419, [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1521-379X\(199810\)50:10<413::AID-STAR413>3.0.CO;2-F](https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-379X(199810)50:10<413::AID-STAR413>3.0.CO;2-F)
- Cázarez-Sánchez E., J. L. Chávez-Servia, Y. Salinas-Moreno, F. Castillo-González y P. Ramírez-Vallejo (2015) Variación en la composición del grano entre poblaciones de maíz (*Zea mays* L.) nativas de Yucatán, México. *Agrociencia* 49:15-30.
- Cervantes-Ortiz F., G. García-De los Santos, A. Carballo-Carballo, D. Bergvinson, J. L. Crossa, M. Mendoza-Elos y E. Moreno-Martínez (2007) Herencia del vigor de plántula y su relación con caracteres de planta adulta en líneas endogámicas de maíz tropical. *Agrociencia* 41:425-433.
- Dragičević V. D., S. D. Sredojević, V. A. Perić, A. R. Nišavić and M. B. Srebrić (2011) Validation study of a rapid colorimetric method for the determination of phytic acid and inorganic phosphorus from seeds. *Acta Periodica Technologica* 42:11-21, <https://doi.org/10.2298/APT1142011D>
- Escorcia-Gutiérrez N., J. D. Molina-Galán, F. Castillo-González y J. A. Mejía-Contreras (2010) Rendimiento, heterosis y depresión endogámica de cruza simples de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33:271-279.
- Esquivel E. G., F. Castillo G., J. M. Hernández C., A. Santacruz V., G. García S. y J. A. Acosta G. (2013) Aptitud combinatoria en maíz con divergencia genética en el Altiplano mexicano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 4:5-18.
- Figueroa C. J. D., D. E. Narváez G., A. Mauricio S., S. Taba, M. Gaytán M., J. J. Vélez M, F. Rincón S. y F. Aragón C. (2013) Propiedades físicas del grano y calidad de los grupos raciales de maíces nativos (criollos) de México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 36:305-314.
- Galicia L., A. Miranda, M. G. Gutiérrez, O. Custodio, A. Rosales, N. Ruiz, R. Surles y N. Palacios (2012) Protocolos de Laboratorio. Laboratorio de Calidad Nutricional de Maíz y Análisis de Tejido Vegetal. CIMMYT. México, D. F. 50 p.
- Griffing B. (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences* 9:463-493, <https://doi.org/10.1071/B19560463>
- Guerrero-Guerrero C., A. Espinoza-Banda, A. Palomo-Gil, E. Gutiérrez-Del Río, J. G. Luna-Ortega y N. Rodríguez-Dimas (2012) Comportamiento genético y aptitud combinatoria en cruza simples con líneas élite de maíz. *Universidad y Ciencia* 28:65-77.
- Hallauer A. R., M. J. Carena and J. B. Miranda F. (2010) Quantitative Genetics in Maize Breeding. Springer. New York, USA. 663 p.
- Kirk R. S., R. Sawyer y H. Egan (1996) Composición y Análisis de Alimentos de Pearson. 2ª ed., Compañía Editorial Continental. México, D. F. 777 p.
- Long J. K., M. Bänzinger and M. E. Smith (2004) Diallel analysis of grain iron and zinc density in Southern African-adapted maize inbreds. *Crop Science* 44:2019-2026, <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.2019>
- Mahgoub M. G. (2011) Partitioning of general and specific combining ability effects for estimating maternal and reciprocal effects. *Journal of Agricultural Science* 3:213-222, <https://doi.org/10.5539/jas.v3n2p213>
- Martínez G. A. (1983) Diseños y Análisis de Experimentos de Cruza Dialélicas. Centro de Estadística y Cálculo. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Estado de México. 252 p.
- Picón-Rico R., R. E. Preciado-Ortiz, F. Cervantes-Ortiz, J. Covarrubias-Prieto y A. Terrón-Ibarra (2018) Efectos heteróticos en líneas doble haploides de maíz de grano blanco y alto contenido de aceite. *Revista Fitotecnia Mexicana* 41:177-186.
- Qamar S., M. Aslam and M. A. Javed (2016) Determination of proximate chemical composition and detection of inorganic nutrients in maize (*Zea mays* L.). *Materials Today: Proceedings* 3:715-718, <https://doi.org/10.1016/j.matpr.2016.01.118>
- Raboy V., K. A. Young, J. A. Dorsch and A. Cook (2001) Genetics and breeding of seed phosphorus and phytic acid. *Journal of Plant Physiology* 158:489-497, <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00361>
- Sánchez-Ramírez F. J., M. C. Mendoza-Castillo, M. Mendoza-Rodríguez, F. Castillo-González, S. Cruz-Izquierdo, S. Castro-Nava y J. D. Molina-Galán (2017) Aptitud combinatoria de líneas endogámicas para la producción de híbridos de maíz (*Zea mays* L.) de cruza simple en condiciones de riego. *Agrociencia* 51:393-407.
- SAS Institute (2003) SAS® 9.1 User's Guide: Statistics. Statistical Analysis System Institute. Cary, North Carolina, USA. 694 p.
- Serna-Saldivar S. O., J. A. Gutiérrez-Urbe, S. Mora-Rochin y S. García-Lara (2013) Potencial nutracéutico de los maíces criollos y cambios durante el procesamiento tradicional y con extrusión. *Revista Fitotecnia Mexicana* 36:295-304.
- SIAP, Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (2017) Anuario estadístico de la producción agrícola. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. SADER. Ciudad de México. <https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/> (Marzo, 2019).

Sprague G. F. and L. A. Tatum (1942) General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 34:923-932.

Vats P. and U. C. Banerjee (2004) Production studies and catalytic properties of phytases (myo-inositolhexakisphosphate phosphohydrolases): an overview. *Enzyme and*

Microbial Technology 35:3-14, <https://doi.org/10.1016/j.enzmictec.2004.03.010>

Vázquez C. M. G., H. Mejía A., C. Tut C., N. Gómez M. (2012) Características de granos y tortillas de maíces de alta calidad proteínica desarrollados para los valles altos centrales de México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 35:23-31.