

EXPANSION OF THE BASIC KNOWLEDGE ON THE INHERITANCE OF CHARACTERS THAT ALLOW THE DEVELOPMENT OF NEW MAIZE BREEDING TECHNIQUES



EXPANSIÓN DE LOS CONOCIMIENTOS BÁSICOS DE LA HERENCIA DE CARACTERES QUE POSIBILITEN DESARROLLAR NUEVAS TÉCNICAS DE MEJORAMIENTO EN MAÍZ

Salerno J.C.^{1,2,3}, Kandús M.V.^{1,2,3}, Prada A.⁴, Almorza D.⁵

¹INTA, Argentina

²Universidad de Morón (UM), Argentina; ³Universidad del Salvador (USAL), Argentina.

⁴Facultad de Medicina, Universidad de Cádiz, España.

⁵Facultad de Ciencias del Trabajo, Universidad de Cádiz, España

Corresponding author:

Juan Carlos Salerno
salernojc@hotmail.com

 ORCID 0000-0001-7190-0928

Cite this article as:

Salerno J.C., Kandús M.V., Prada A., Almorza D. 2023. EXPANSIÓN DE LOS CONOCIMIENTOS BÁSICOS DE LA HERENCIA DE CARACTERES QUE POSIBILITEN DESARROLLAR NUEVAS TÉCNICAS DE MEJORAMIENTO EN MAÍZ. BAG. Journal of Basic and Applied Genetics XXXIV (1): 11-29.

Received: 03/19/2022

Revised version received: 04/21/2022

Accepted: 07/05/2022

General Editor: Elsa Camadro

DOI: 10.35407/bag.2023.34.01.03

ISSN online version: 1852-6233

ABSTRACT

In order to increase the efficiency of maize hybrid seed production it is necessary to achieve a high grain yield to reduce production costs. This goal requires an expansion of the basic knowledge of the inheritance of characters in order to develop new breeding techniques to improve experimental materials with hard endosperm (*flint*). The balanced lethal system allows to study the relative contribution of different chromosome segments to hybrid vigour due to the heterozygosity of certain chromosome segments while the rest of the genome becomes homozygotic through continuous selfing. In this way, these segments can be transferred to inbred lines in order to increase grain yield or tassel size (to increase pollen production). The goal of this study was to transfer a heterotic segment by using a balanced lethal system regulated line (BLS14), through crosses and backcrosses, to S₅ flint lines derived from two commercial hybrids, ACA 2000 and Cóndor with closed pedigree, with the objective of increase grain yield or tassel size for pollen production. The analysis of variance (ANOVA) and principal components analysis (PCA) showed a significant improvement in grain yield and tassel size in the S₅ flint lines of both commercial hybrids, carrying the heterotic segment of the BLS14 line.

Key words: maize, heterotic segments, grain yield, inbred lines

RESUMEN

Para incrementar la eficiencia en la producción de semillas híbridas en maíz se necesitan altos rendimientos con un correlativo bajo costo de producción. Esto requiere una expansión de los conocimientos básicos de la herencia de caracteres que posibiliten desarrollar nuevas técnicas de mejoramiento sobre materiales experimentales de textura dura (*flint*). Los sistemas de letales balanceados permiten estudiar la contribución relativa de distintos segmentos heteróticos en el vigor híbrido dado que permiten lograr la heterocigosis cuasi-permanente de una porción del genomio, mientras el resto del genoma se vuelve homocigota por autofecundaciones sucesivas. Estos sistemas pueden ser transferidos a líneas endocriadas para incrementar el rendimiento del grano y el tamaño de la panoja para aumentar la producción de polen. El objetivo de este trabajo fue incorporar un segmento heterótico de una línea regulada por un sistema de letales balanceados (BLS14), mediante cruzamiento y retrocruza, a líneas S₅ derivadas de dos híbridos comerciales, ACA 2000 y Cóndor, de *pedigree* cerrado, con textura dura (*flint*), con la finalidad de aumentar el rendimiento en grano o el tamaño de la panoja para la producción de polen. Los análisis de variancia (ANOVA) y de componentes principales (ACP) mostraron un incremento significativo en el rendimiento del grano y el tamaño de la panoja de las líneas S₅ de ambos híbridos comerciales, portando cada una de ellas el segmento heterótico proveniente de la línea BLS14.

Palabras clave: maíz, segmentos heteróticos, rendimiento en grano, líneas endocriadas

Available online at
www.sag.org.ar/jbag

INTRODUCCIÓN

Para incrementar la eficiencia en la producción de semillas híbridas en maíz se necesitan altos rendimientos con un correlativo bajo costo de producción. La importancia de disponer de líneas de alto rendimiento para la formación de híbridos queda resaltada en los estudios realizados en Estados Unidos de América (EUA), indicando que desde 1930 el incremento de rendimiento de los híbridos sobre los padres es constante y que los mayores rendimientos se deben a líneas paternas más productivas (Duvick, 1977, 2001).

El logro de este objetivo requiere una expansión de los conocimientos básicos de la herencia de caracteres que posibiliten desarrollar nuevas técnicas de mejoramiento sobre materiales experimentales locales de textura dura (*flint*), especialmente, ya que en los últimos años hubo incorporación de germoplasma de textura blanda (*dent*), con un deterioro en la calidad final del grano, causando problemas en los sectores vinculados a su industrialización y exportación.

La Genética Cuantitativa incluye el estudio de acciones e interacciones de numerosos factores genéticos y su interacción con los factores ambientales en cada etapa del ciclo de vida de las plantas. Tanto los factores citoplásmicos como nucleares pueden ser incluidos.

El desarrollo de modelos genéticos cuantitativos teóricos utilizando conceptos mendelianos en Genética, incluyendo epistasia y ligamiento, comenzó en la segunda mitad del siglo pasado (Cockerham, 1954; Kempthorne, 1954; Schnell, 1963). También han sido desarrollados modelos para la estimación de parámetros genéticos y diseños de apareamiento (Comstock y Robinson, 1948, 1952; Griffing, 1956; Gardner y Eberhart, 1968), entre otros.

Los factores ambientales incluyen la competencia entre plantas intra e interespecífica, el daño por insectos y enfermedades, las propiedades físicas, químicas y microbiológicas del suelo, los factores climáticos (que varían enormemente) y todas las prácticas culturales utilizadas en la producción de granos, sumado al estado de conocimiento en genética cuantitativa y sus aplicaciones en el mejoramiento genético vegetal y animal (Carson, 1967; Wright, 1968, 1978; Wallace, 1970; Mather y Jinks, 1971; Hartl, 1980; Falconer, 1981; Hallauer y Miranda, 1981; Gallais, 1990; Russell, 1991). Shikin (2003) propuso la Teoría de Juegos como una forma de resolución de conflictos entre el clima y el agricultor.

Los modelos genéticos y los diseños de apareamiento han probado ser extremadamente útiles para entender mecanismos y acciones genéticas cuantitativas y para desarrollar sistemas de mejoramiento (Cockerham, 1963). El uso de modelos matemáticos, estadísticos y genéticos, la simulación computada, el uso de diseños

de apareamiento especiales y diseños experimentales en ensayos a campo, han sido útiles para obtener la información básica que se requiere.

El descubrimiento del vigor híbrido en maíz es considerado una de las mayores innovaciones del siglo XX, y marca la consolidación de una verdadera industria de semillas. Estudios avanzados sobre la heterosis (o vigor híbrido) enfatizan que ésta no necesita estar basada en un gran número de genes, pero sería más frecuente el resultado de la combinación de variantes alélicas de unos pocos genes, por lo tanto, habría una cantidad considerable de vigor híbrido como resultado de las interacciones entre esos genes (Gustafsson, 1946; Whaley, 1964; Stuber *et al.*, 1992; Stuber, 1994; Crow, 1999).

No obstante, la aceptación general de la hipótesis de la dominancia para la heterosis, los recientes estudios de estimaciones fenotípicas y de análisis de QTL (*Quantitative Trait Loci*) para rendimiento en grano, demuestran verdadera sobredominancia (Lu *et al.*, 2002, 2003).

Posibles mecanismos para la superioridad de los heterocigotas incluyen la acción de selección de un mejor balance metabólico (Mangelsdorf, 1952), un control metabólico de flujos (Kacser y Burns, 1981), o selección para genes modificadores que favorecen a los heterocigotas (Fisher, 1928).

El mejoramiento en el comportamiento de los híbridos y sus padres fue constante desde 1930 a 1980 (Duvick, 1999a, 1999b). De esta manera, seleccionar sólo por aumento del rendimiento de las líneas puede indirectamente limitar la cantidad potencial de heterosis debido a la sobredominancia.

El maíz ha sido la primera especie que permitió aprovechar la heterosis, es decir la manifestación del vigor híbrido respecto a su progenitor más rendidor. Para lograr heterosis es imprescindible tener en cuenta la aptitud combinatoria (capacidad de una línea endocriada para dar descendencia híbrida caracterizada por la elevada expresión de un carácter o grupo de caracteres).

La metodología tradicional aplicada al mejoramiento genético del maíz fue desarrollada en EUA, basada en una búsqueda aleatoria en donde los cruzamientos óptimos se hallan según una metodología de cruzar todas las líneas mejoradas entre sí. A mayor cantidad de cruzamientos, mayor número de híbridos con alta heterosis entre los que se puede seleccionar, además, por características agronómicas. Esto implica la necesidad de partir de un volumen de material elevado para probar todas las combinaciones posibles, descartando en el proceso de selección la mayor parte del material. Kiesselbach (1951) estimó que de las 100.000 líneas de maíz que se habían ensayado por entonces, sólo unas 60 líneas serían promisorias y un par de ellas llegarían al final del proceso. En Argentina, Luna y Safont Lis

(1978) mostraron la falta de diversidad genética en el mejoramiento de maíz, que continúa en la actualidad, ya que los híbridos comerciales de mayor difusión están integrados por muy pocas líneas endocriadas de bajo rendimiento en grano y polen.

En forma resumida, con base en los conceptos mencionados en la técnica tradicional de obtención de híbridos de maíz importada de EUA para germoplasma de textura blanda, se observa que el número de líneas *flint* evaluadas en las pruebas de aptitud combinatoria ha sido muy alto también, pero el número de líneas efectivamente usadas en la producción ha sido muy bajo y con un uso prolongado por mucho tiempo.

Además de las 10 generaciones aproximadamente que se requieren para el desarrollo de las líneas endocriadas, las pruebas de aptitud combinatoria general y específica representan el 75% del costo de la semilla híbrida a comercializar. A esto se le suma el bajo rendimiento de las líneas madres, debido a la pérdida de vigor por endocria. Esto trae como consecuencia que para producir en gran escala el híbrido simple elegido, cuanto más bajo es el rendimiento de la línea madre, mayor será la superficie que se necesite sembrar para su multiplicación, encareciendo el costo final de producción de la semilla híbrida en aproximadamente un 25% por cada tonelada de disminución del rendimiento de la línea madre.

El estudio de la explotación de la heterosis en maíz es un área de interés esencial, tanto desde el punto de vista práctico, para la utilización del vigor híbrido como producto comercial, como del teórico, para el estudio de los mecanismos implicados en su expresión. Las poblaciones base de selección son el punto de partida para la obtención de líneas. Los cambios que ocurren en las poblaciones debido a la selección natural y artificial dependen de la diversidad genética de las mismas. Los loci con mutaciones que tienen un efecto perjudicial (deletéreo) en forma homocigota, son parte de esa diversidad genética. Estos genes mutantes aumentan la adaptabilidad de sus portadores heterocigotas y son llamados la “carga genética” de la población.

La definición más clara de este término es la expresada por Freire-Maia (1963), que considera que la carga genética es el precio que debe pagar toda población para sobrevivir y reproducirse a lo largo de su existencia. La moneda de pago son los distintos tipos de letalidad que pueden presentarse en una población. La carga genética permite la diferenciación, el grado de adaptabilidad y al mismo tiempo da una medida de la variabilidad genética. En este sentido, es muy importante considerar los mecanismos genéticos que pueden mantener la variabilidad genética, que constituye el componente esencial en el mejoramiento genético de las especies vegetales. La capacidad de una población no sólo se destaca por la respuesta de adaptación a un cambio ambiental, sino también por una alta efectividad en la selección artificial basada en una variedad de alelos.

Las mutaciones clorofílicas, debido a su fácil identificación y a la frecuencia de aparición, han sido utilizadas como indicadores de la actividad mutagénica de las radiaciones ionizantes y algunos mutágenos químicos (Muller, 1950). Además, las mutaciones clorofílicas son apropiadas para el estudio simultáneo de la mutación, la selección y los sistemas de apareamiento en las poblaciones vegetales. La frecuencia de mutaciones recesivas, como la mayoría de las mutaciones clorofílicas, da una idea objetiva de la variación genética dentro de una población. Favret y Godeck (1959) midieron el índice de mutación espontánea en cebada y otras gramíneas llegando a la misma conclusión, destacando en un trabajo posterior el posible uso de la heterocigosis permanente en cebada (Favret y Ryan, 1966).

Crumpacker (1967) hizo una revisión de la carga genética mostrando que la frecuencia de mutaciones recesivas es muy alta en diferentes poblaciones (salvajes y domesticadas), principalmente en maíz y en seres humanos.

El estudio de la carga genética en poblaciones de maíz fue encarado en profundidad en el Instituto de Genética “IGEAF” del INTA Castelar (CICVYA), en poblaciones locales de maíz de endosperma vítreo (*flint*), encontrando sistemas de letales balanceados, caracterizadas por el mantenimiento del vigor (Salerno, 1981, Salerno *et al.*, 1997, 1998, 1999, 2000, 2007; Boggio *et al.*, 1997).

Por otra parte, el vigor híbrido, definido como la superioridad de la F_1 sobre el mejor padre constituye una definición operativa, dado que aún no se han dilucidado sus bases fisiogenéticas. No obstante, se sabe que la expresión de este fenómeno depende de la condición heterocigota de una porción del genoma. Los sistemas de letales balanceados permiten estudiar la contribución relativa de distintos segmentos cromosómicos al vigor híbrido dado que permiten lograr la heterocigosis cuasi-permanente de ciertos segmentos cromosómicos, mientras el resto del genoma se vuelve homocigota por autofecundaciones sucesivas.

La utilización de los sistemas de letales balanceados que se pueden hallar en distintos sectores cromosómicos del genoma de maíz, es considerada una innovación biotecnológica y tiene la ventaja de permitir evaluar fácilmente el impacto del segmento con respecto a caracteres de interés agronómico, ya que este segmento se mantiene heterocigota a diferencia del resto del genoma y, además, permite el aprovechamiento comercial de las líneas obtenidas debido a la fijación del segmento heterocigota. De esta manera, las líneas endocriadas de las compañías semilleras que tienen buena aptitud combinatoria pero bajo rendimiento en grano o producción de polen, lo que impide su uso en el nivel comercial, pueden ser mejoradas y aprovechadas.

Por otro lado, la comprensión de los factores involucrados en el mantenimiento de los genes letales en maíz resulta interesante desde el punto de vista

teórico y práctico. En este sentido, el número total de genes involucrados en los letales clorofílicos no se conoce con exactitud. Emerson *et al.* (1935) mencionan aproximadamente 90 genes, Weijer (1952) compila un número de 120 genes, mientras que Riman (1963) menciona 180 genes. Se considera que 1×10^{-5} es un valor razonable de mutación espontánea (Crow, 1948), que coincidiría con un número de 200 genes para este carácter. El ligamiento de genes letales con otros genes que tienen un efecto favorable en caracteres de interés agronómico, como el rendimiento del grano en maíz, tenderá a mantener los genes letales en la población.

El siguiente modelo puede explicar esto:

$$WA_1 > WA_2 > wA_2$$

$$WA_2 \quad WA_1 \quad wA_2$$

→ disminuye la aptitud.

en el cual w es un gen recesivo (*albino*), A_1 es un alelo con una aptitud del locus que suma 0 a la aptitud del genotipo y A_2 es un alelo que suma una cantidad positiva a la aptitud del genotipo. El estado heterocigota en ambos loci ligados produce el genotipo con más ventaja; de esta manera, el gen w tenderá a permanecer en la población hasta que la recombinación produzca el genotipo de mayor aptitud, WA_2/WA_2 y WA_2/wA_2 , el cual comenzará luego a reemplazar al doble heterocigota y disminuir la frecuencia de w . Si A_2 muestra alguna dominancia sobre A_1 , o si A_1 y A_2 tienen sobredominancia en la combinación, el proceso de reemplazo para el gen será lento, permaneciendo muchas generaciones en la población.

El ligamiento entre estos genes clorofílicos con otros que regulan procesos de crecimiento, y la distribución de este tipo de letales en diferentes cromosomas del maíz, hace que la eliminación de plantas que segregan letales clorofílicos, como ocurre normalmente en los programas de mejoramiento genético, tienda a remover indefectiblemente genes favorables que están en el mismo cromosoma (Lindstrom, 1920; Jones, 1945, 1952; Gustafsson, 1946, 1947, 1953; Band e Ives, 1961; Band, 1963; Apirion y Zohary, 1961; Redei, 1962; Allard y Bradshaw, 1964).

Todas estas evidencias llevarían a considerar que la sobredominancia asociada con ligamiento es un factor que puede involucrarse en el mantenimiento de genes letales en poblaciones autógamias como cebada, trigo, sorgo y, además, en ciertos casos es posible detectar su efecto contra un espectro genético relativamente heterocigota.

De esta manera, se puede concluir que la incidencia de genes letales tiene similitud en el comportamiento de las poblaciones de maíz, *Drosophila* y en el ser humano. Los procesos involucrados en el mantenimiento de los genes letales incluyen la mutación, migración, selección para varios tipos, deriva génica, ligamiento y endocría. Estos factores interactúan entre sí y con los factores biológicos

y fisiológicos del ambiente en procesos complejos, determinando la estructura genética poblacional para el mejoramiento genético.

En este trabajo se evaluó la incorporación de un segmento heterótico de una línea regulada por un sistema de letales balanceados (BLS14) en dos líneas de maíz de *pedigree* cerrado, provenientes de los híbridos comerciales ACA 2000 y Cóndor. Para ello se midieron caracteres que contribuyen a la mayor eficiencia de las líneas endocriadas *per se* con textura *flint*, que tienen bajo rendimiento en grano y poca producción de polen, para producir híbridos simples de maíz, destacando particularmente el rendimiento en grano y caracteres asociados para la línea materna y la producción de polen y caracteres asociados por parte de la línea paterna, indispensable para reducir el costo de producción de la semilla híbrida. La incorporación de segmentos heteróticos, con caracteres de importancia agronómica mediante la retrocruza, permitiría contribuir en forma económica en los programas de mejoramiento públicos y privados. Además, el uso de cadenas de Markov puede ayudar a dilucidar la longitud de estos segmentos heteróticos con un modelo de simulación de la distancia del ligamiento.

El objetivo general del trabajo fue evaluar una metodología alternativa aplicando la fitotecnia clásica para mejorar aspectos relevantes de la producción de semillas, como son el incremento del rendimiento en grano y el tamaño de la panoja en líneas endocriadas de maíz.

El objetivo específico fue incorporar un segmento heterótico diferente en el genoma de líneas S_5 derivadas de dos híbridos comerciales de maíz de textura *flint*, con la finalidad de aumentar su rendimiento en grano y/o su producción de polen mediante el aumento del tamaño y el número de ramificaciones de la panoja, complementando el estudio con un análisis de componentes principales (ACP) y verificar, mediante una simulación teórica, la importancia de la distancia del ligamiento en los sistemas de letales balanceados para mantener el segmento heterótico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se muestra a modo de ejemplo la utilización de una línea de maíz del Instituto de Genética "IGEAF" del INTA Castelar (CICVYA), que presenta un sistema de letal balanceado portador de un segmento heterótico, denominada LP BLS14 (Registro Nacional de la Propiedad de Cultivares 571 del INASE, 1995), con 29 años de endocría y, líneas S_5 derivadas de la autofecundación continua de dos híbridos comerciales de textura *flint*, ACA2000 y Cóndor, de *pedigree* cerrado, lo cual obligó a realizar este procedimiento de obtención de las respectivas líneas.

Se realizaron cruzamientos controlados a mano entre la línea de maíz portadora del segmento heterótico utilizada como padre (LP), con las líneas S₅ de los híbridos comerciales ACA 2000 (LM ACA2000) y Cóndor (LM Cóndor) utilizadas como madres. En el invierno se realizaron pruebas de progenie en invernáculo para determinar el origen por cruzamiento. Para ello se sembraron 33 semillas de cada cruzamiento en cama de arena y con temperatura controlada en invernáculo. Posteriormente, en el estado de segunda hoja se caracterizaron las plántulas en normales o letales del tipo clorofílico.

En la generación siguiente se realizó a mano la primera retrocruza (R₁) con respecto a las líneas originales LM ACA2000 y LM Cóndor. Al mismo tiempo se autofecundaron todas las líneas para su multiplicación e incremento de la endocria. En el invierno se realizó nuevamente la prueba de progenie en invernáculo para verificar el origen por cruzamiento y la presencia del sistema de letal balanceado en las autofecundaciones de las líneas *per se*. Al año siguiente se realizó a mano la segunda retrocruza (R₂) con las líneas originales LM ACA2000 y LM Cóndor. Por cruzamientos con la línea LP BLS14 se avanzó una generación más de retrocruza (R₃).

Luego se evaluó el comportamiento de las líneas derivadas de los híbridos comerciales en combinación con la línea BLS14 en ensayos comparativos de rendimiento.

Se empleó un diseño en bloques completos al azar, con tres repeticiones y parcelas de dos surcos de 3,5 m x 1,4 m. La densidad fue de 75.000 plantas por hectárea a cosecha. Toda la siembra y cosecha se realizó en forma manual, en el campo experimental del Instituto de Genética, para la línea evaluada (LM ACA2000, LM Cóndor, LP BLS14) y las distintas retrocruzas.

Para la variable rendimiento en grano (KGHA), se trilló cada parcela del ensayo con una trilladora de ensayos experimentales marca Forti y se pesó el grano con una balanza de precisión EL-5, que se utilizó también para determinar el peso de 100 semillas en gramos (P100K). La humedad del grano en % se determinó con un higrómetro portátil Delver (HD10121J). El peso total del grano se llevó al valor estable de comercialización de 14,5% de humedad, aplicando la siguiente fórmula: $(\text{kg ha}^{-1}) = \text{Peso del grano trillado}/85,5 \times (100 - \% \text{ humedad del grano a la cosecha})$. Las variables de medición como longitud de espiga (LE), profundidad del grano (TG, calculada por diferencia del diámetro de espiga y diámetro del marlo) y longitud de la panoja (LP), se midieron con una regla. El número de hileras de granos de la espiga (NH) se contó a mano. El porcentaje de marlo (%MARLO) se determinó por diferencia del peso total de la espiga con el peso total del marlo que fue llevado a porcentaje. La altura de planta (HP) y la altura de inserción de espiga (HE) se midieron con una regla especial que permite la medición automática de cada

planta. El número de ramificaciones de la panoja (NRP) se contó en forma manual.

Se realizó un análisis de variancia (ANOVA) y se utilizó la prueba de Tukey para la comparación de medias ($\alpha=0,05$) solamente cuando se observó diferencia significativa de *p*.

Se efectuó un análisis de componentes principales (ACP) para determinar la correlación entre variables y su relación con la línea evaluada (LM ACA2000, LM Cóndor y LP BLS14) y las distintas retrocruzas. Las variables se evaluaron en dos grupos: KGHA, LE, P100K, NH, TG y %MARLO, por un lado y HP, HE, LP y NRP, por otro. El ANOVA y el ACP se llevaron a cabo con el programa Infostat/profesional, versión 2007p (Infostat, 2004).

Para complementar el estudio de la evolución de los segmentos cromosómicos a través de las generaciones de endocria, haciendo uso de las cadenas de Markov, se realizó el análisis de los estados absorbentes, incorporando el factor de distancia del ligamiento y determinando las frecuencias de acción de los sistemas involucrados. De esta manera se puede determinar el número de generaciones que los sistemas pueden permanecer en las líneas en cuestión, variando la distancia del ligamiento.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Hallauer y Miranda (1981) realizaron un resumen de varios estudios en maíz, encontrando que las correlaciones de distintos atributos con el rendimiento fueron mayores para caracteres relacionados con la espiga (como longitud y diámetro de espiga, profundidad del grano, peso del grano, número de hileras de granos por espiga). De estos caracteres, la profundidad del grano fue el más asociado al rendimiento; sin embargo, ningún carácter por sí solo posee las condiciones necesarias para realizar una selección indirecta.

La asociación entre caracteres que involucren el rendimiento en grano es un aspecto importante para tener en cuenta en los programas de mejoramiento, ya que los cambios por selección en un carácter dado pueden afectar positiva o negativamente a otros caracteres (Vencovsky y Barriga, 1992).

Recientemente se encontró que las correlaciones entre peso de mil semillas, longitud de espiga, diámetro de espiga, longitud del grano, tamaño del grano y altura de planta en maíz, fueron positivas y significativas (Brandolini y Brandolini, 2001).

Resultados de la línea LM ACA 2000 (RD)

RDI. Análisis de variancia de las variables consideradas para la línea materna LM ACA2000 con la introgresión del segmento heterótico de la línea paterna LP BLS14

RDIA. Rendimiento en grano (kg ha⁻¹)

Se observó un incremento del rendimiento en grano de las retrocruzas con respecto a la línea materna LM ACA2000 original, con la incorporación del segmento heterótico en forma individual, siendo el rendimiento la principal variable a tener en cuenta en el mejoramiento de las líneas de maíz y objetivo primario de la producción de semilla híbrida (Tabla 1 y Figuras 1 y 2). En la Tabla 1 se muestra el análisis de la variancia de las retrocruzas con el segmento heterótico con respecto a la misma línea LM ACA2000 original. Este esquema se repite en todas las variables evaluadas para una mejor interpretación en su conjunto del comportamiento de las retrocruzas de cada segmento a la línea materna LM ACA2000.

El segmento heterótico de la línea de maíz paterna LP BLS14 de endosperma *flint* fue localizado en las cercanías del centrómero del cromosoma 6, con un 6% de recombinación (Salerno y Díaz, 1992). En coincidencia con estos resultados, una publicación posterior del grupo del “Instituto Sperimentale per la Cerealicoltura”, Bergamo-Italia (Ajmone-Marsan *et al.*, 1995), encontró un QTL (*Quantitative Trait Loci*) para la producción de grano en la región cromosómica cercana al centrómero del cromosoma 6 de maíz, con endosperma no definido. Este QTL posee un *lod score* de 7,4 que según lo mencionan los autores explicó 24,5% del total de la variación fenotípica detectada para la producción de grano, y mostró un efecto promedio de sustitución alélica de 1 tonelada por hectárea. Estos resultados confirman la importancia de la región del genoma analizada en este trabajo.

RDIB. Longitud de espiga (mm)

Se observó un incremento en la longitud de espiga de las retrocruzas con respecto a la línea materna LM ACA2000 original, siendo la misma no significativa en el caso de la introgresión del segmento heterótico de la línea paterna LP BLS14 poniendo de manifiesto la importancia de la incorporación del segmento heterótico (Tabla 1 y Figuras 2 y 3).

RDIC. Peso de 100 semillas (g)

Se observó un aumento significativo en el peso de 100 semillas de las retrocruzas evaluadas con respecto a la línea materna LM ACA2000 original (Tabla 1 y Figura 4).

RDID. Número de hileras de granos de la espiga

Se observaron valores similares en el número de hileras de granos de las retrocruzas evaluadas, siendo significativa para la introgresión de la línea materna LM ACA 2000 original con la línea paterna LP BLS14 (Tabla 1 y Figura 5).

RDIE. Profundidad del grano (mm)

La profundidad del grano en las retrocruzas se incrementó con respecto a la línea materna LM ACA2000 original (Tabla 1). Esta variable obtenida por diferencia de las variables diámetro de la espiga y diámetro del marlo, pone de manifiesto el incremento de productividad de la línea receptora, orientada al objetivo buscado (Figura 6).

RDIF. Porcentaje de marlo (%)

El porcentaje de marlo fue menor en las retrocruzas que en la línea materna LM ACA2000 original (Tabla 1 y Figura 7).

RDIG. Humedad del grano a la cosecha (%)

La humedad del grano a la cosecha mostró valores distintos en las retrocruzas, con respecto a la línea materna LM ACA2000 original (Tabla 1 y Figura 8).

RDIH. Altura de planta y de inserción de espiga (cm)

La altura de planta y de inserción de espiga en las retrocruzas se incrementó con respecto a la línea materna LM ACA2000 original, como resultado del mayor vigor que presenta la línea materna LM ACA2000 retrocruzada (Tabla 1 y Figura 9).

RDII. Longitud de la panoja (mm)

La longitud de la panoja se incrementó en las retrocruzas con respecto a la línea materna LM ACA2000 original, lo que destaca la importancia de esta variable para la producción de polen (Tabla 1 y Figuras 10 y 11). El tamaño de la panoja es importante en la producción de polen, especialmente en condiciones de estrés, ya sea de temperatura y/o humedad (Duplesis y Dijkhuis, 1967).

RDIJ. Número de ramificaciones de la panoja

Se observó un aumento en el número de ramificaciones de la panoja de las retrocruzas con respecto a la línea materna LM ACA2000 original. Se destaca que, con una mayor longitud y un mayor número de ramificaciones aumenta la producción de polen (Berbecel y Eftimescu, 1973) (Tabla 1 y Figuras 11 y 12).

Algunos estudios demostraron que los caracteres de la panoja tienen un rango de heredabilidad de 46 a 89%, estableciendo ocho factores genéticos involucrados en la determinación del número de ramificaciones de la panoja (Mock y Schuetz, 1974).

Similar heredabilidad fue determinada por Schuetz y Mock (1978) y Geraldi *et al.* (1985). Se encontraron tres QTL para el ángulo de las ramificaciones y seis QTL para el número de ramificaciones de la panoja, asociados a producción (Mickelson *et al.*, 2002). Berke y

RocheFord (1999) encontraron seis QTL para el ángulo de las ramificaciones, tres QTL para el número de ramificaciones de la panoja y siete QTL para el peso de la panoja.

Tabla 1. Análisis de la variancia de caracteres para la línea materna LM ACA2000 con la introgresión la línea paterna BLS14 como fuente de variación

Carácter	g.l.	CM	p	CV (%)	dms*
Rendimiento en grano (kg ha ⁻¹)	5	23895136,86	<0,0001	9,00	17,11
Longitud de espiga (mm)	5	1427,17	0,0511	11,09	
Peso de 100 semillas (g)	5	155,69	<0,0001	8,38	7,66
Número de hileras de granos	5	5,33	0,0216	7,82	3,11
Profundidad del grano (mm)	5	264,06	0,0001	10,75	4,79
Porcentaje de marlo	5	59,83	0,0003	13,10	5,88
Porcentaje de humedad del grano a cosecha	5	27,00	0,0007	8,45	4,35
Altura de planta (cm)	5	1608,40	0,0001	3,88	22,11
Altura de inserción de espiga (cm)	5	1402,99	<0,0001	5,03	12,68
Longitud de la panoja (mm)	5	4349,29	0,0155	8,33	84,16
Número de ramificaciones de la panoja	5	27,12	0,0298	12,44	7,39

*: diferencia mínima significativa (Test Tukey, $\alpha = 0,05$)

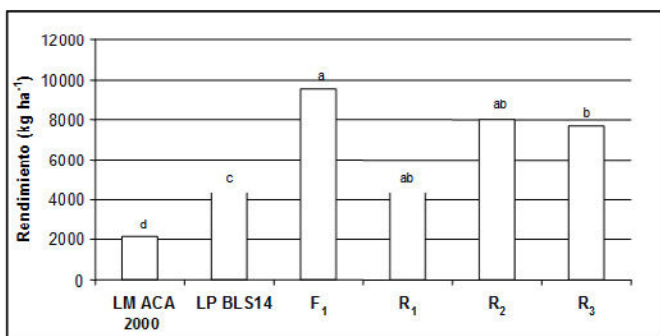


Figura 1. Rendimiento en grano (kg ha⁻¹) de las líneas progenitoras LM ACA2000, LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas R₁, R₂ y R₃. (LM= Línea materna; LP= Línea paterna). Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey. (Reproducido de Salerno *et al.*, 2010)



Figura 2. Espigas de las líneas progenitoras LM ACA2000 (Foto: LE ACA2000), LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas R₁, R₂ y R₃. (Reproducido de Salerno *et al.*, 2010)

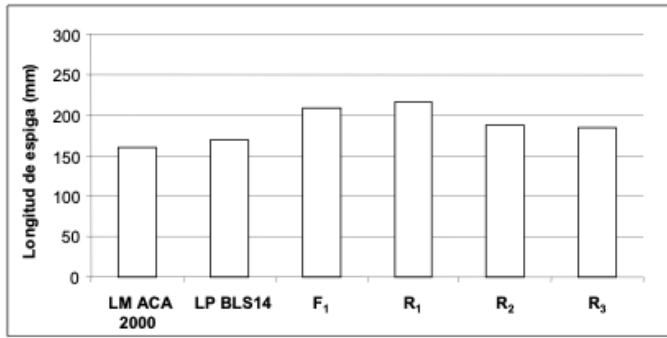


Figura 3. Longitud de espiga (mm) de las líneas progenitoras LM ACA2000, LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁, R₂ y R₃.

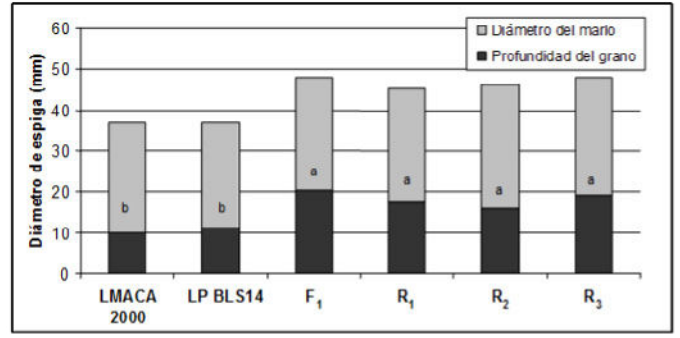


Figura 6. Profundidad del grano (mm), obtenida por diferencia entre el diámetro de espiga y diámetro del marlo, de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁, R₂ y R₃. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

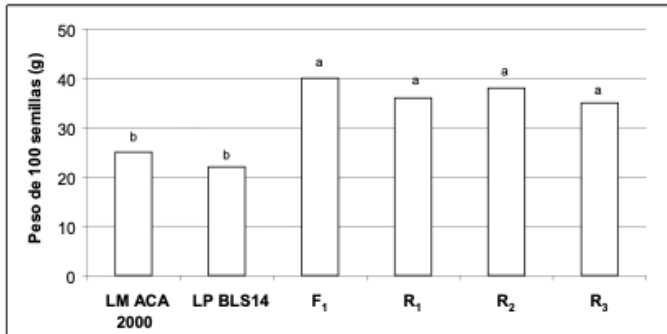


Figura 4. Peso de 100 semillas (g) de las líneas progenitoras LM ACA2000, LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁, R₂ y R₃. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

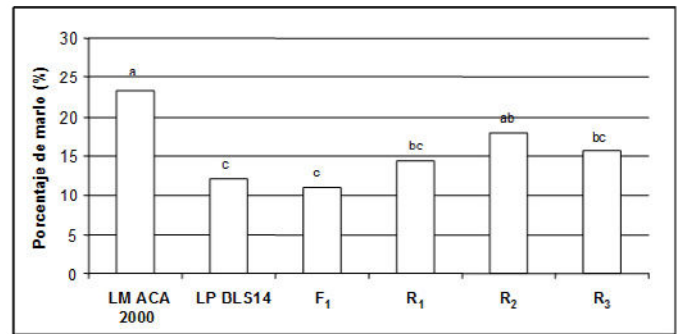


Figura 7. Porcentaje de marlo de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁, R₂ y R₃. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

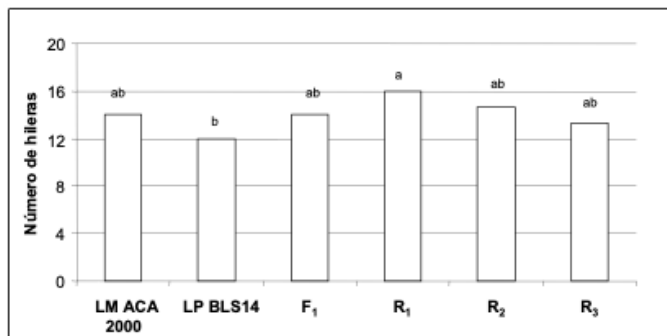


Figura 5. Número de hileras de granos de la espiga de las líneas progenitoras LM ACA2000, LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁, R₂ y R₃. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

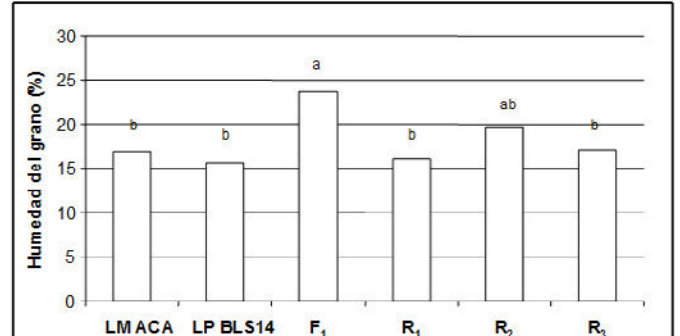


Figura 8. Humedad del grano a la cosecha (%) de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁, R₂ y R₃. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

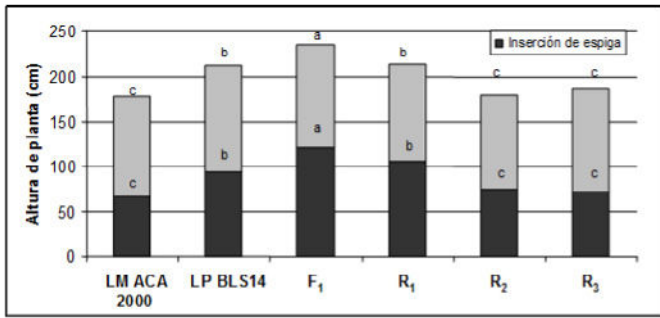


Figura 9. Altura de planta y de inserción de espigas (cm) de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁, R₂ y R₃. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

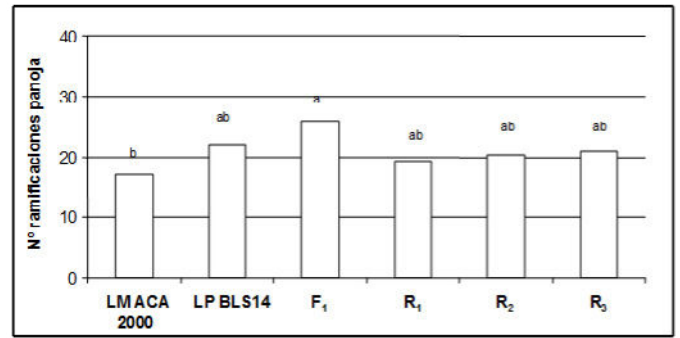


Figura 12. Ramificación de la panoja de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LPBLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁, R₂ y R₃. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

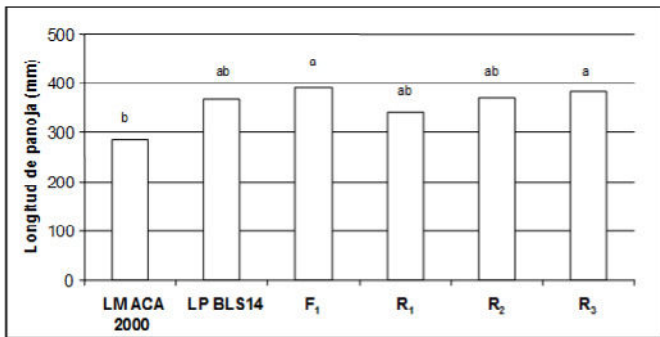


Figura 10. Longitud de la panoja (mm) de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LPBLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁, R₂ y R₃. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey. (Reproducido de Salerno *et al.*, 2010)



Figura 11. Panojas de las líneas progenitoras LM ACA2000 (Foto: LE ACA2000) y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁, R₂ y R₃. (Reproducido de Salerno *et al.*, 2010)

Resultados de la línea LM Cándor (RDV)

RDVI. Análisis de variancia de las variables consideradas para la línea materna LM Cándor con la introgresión del segmento heterótico de la línea paterna LP BLS14

RDVIa. Rendimiento en grano (kg ha⁻¹)

Se observó un incremento del rendimiento en grano de las retrocruzadas con respecto a la línea materna LM Cándor original, con la incorporación del segmento heterótico en forma individual, de la misma manera encontrada para la línea materna LM ACA2000, confirmando la principal variable a tener en cuenta en el mejoramiento de las líneas de maíz y objetivo primario de la producción de semilla híbrida (Tabla 2 y Figuras 13 y 14).

RDVIb. Longitud de espiga (mm)

Se observó un incremento en la longitud de espiga en las retrocruzadas con respecto a la línea materna LM Cándor original (Tabla 2 y Figura 15).

RDVIc. Peso de 100 semillas (g)

Se observó un comportamiento similar en el peso de 100 semillas en las retrocruzadas con respecto a la línea materna LM Cándor original (Tabla 2 y Figura 16).

RDVID. Número de hileras de granos de la espiga

El número de hileras de granos de la espiga en las retrocruzadas fue mayor que el de la línea materna LM Cándor original (Tabla 2 y Figura 17).

RDVIe. Profundidad del grano (mm)

La profundidad del grano en las retrocruzas se incrementó con respecto a la línea materna LM Cóndor original (Tabla 2). Esta variable obtenida por diferencia de las variables diámetro de la espiga y diámetro del marlo, pone de manifiesto el incremento de productividad alcanzado por la línea receptora, orientada al objetivo buscado (Figura 18).

RDVI f. Porcentaje de marlo (%)

El porcentaje de marlo en las retrocruzas fue menor que en la línea materna LM Cóndor original (Tabla 2 y Figura 19).

RDVIg. Humedad del grano a la cosecha (%)

La humedad del grano a la cosecha en las retrocruzas fue mayor que en la línea materna LM Cóndor original, pero no hubo diferencia significativa (Tabla 2 y Figura 20).

RDVIh. Altura de planta y de inserción de espiga (cm)

La altura de planta y de inserción de espiga en las retrocruzas fueron mayores que en la línea materna LM Cóndor original (Tabla 2, y Figura 21).

RDVIi. Longitud de la panoja (mm)

La longitud de la panoja en las retrocruzas fue significativamente mayor que en la línea materna LM Cóndor original (Tabla 2 y Figura 22).

RDVIj. Número de ramificaciones de la panoja

El número de ramificaciones de la panoja fue mayor en las retrocruzas que en la línea materna LM Cóndor original (Tabla 2 y Figuras 23 y 24).

Tabla 2. Análisis de la varianza de caracteres para la línea materna LM Cóndor con la introgresión de la línea paterna BLS14 como fuente de variación

Carácter	g.l.	CM	p	CV (%)	dms*
Rendimiento en grano (kg ha ⁻¹)	4	27217103,57	<0,0001	14,46	2734
Longitud de espiga (mm)	4	919,60	0,0001	4,41	19
Peso de 100 semillas (g)	4	100,50	<0,0001	5,93	5,10
Número de hileras de granos	4	5,60	0,0013	5,42	2
Profundidad del grano (mm)	4	54,23	0,0001	10,50	4,50
Porcentaje de marlo	4	40,93	0,0004	12,07	4,50
Porcentaje de humedad del grano a cosecha	4	15,71	0,0001	5,05	2,40
Altura de planta (cm)	4	1722,23	0,0003	5,48	28,21
Altura de inserción de espiga (cm)	4	579,07	0,0038	9,86	22,97
Longitud de la panoja (mm)	4	5661,10	0,0027	7,25	68,64
Número de ramificaciones de la panoja	4	66,90	0,0008	14,64	6,32

*: diferencia mínima significativa (Test Tukey, $\alpha = 0,05$)

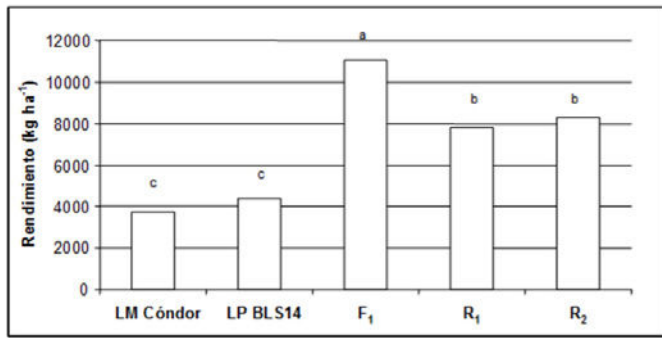


Figura 13. Rendimiento en grano (kg ha⁻¹) de las líneas progenitoras LM Cónдор, LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂ (LM= Línea materna; LP= Línea paterna). Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

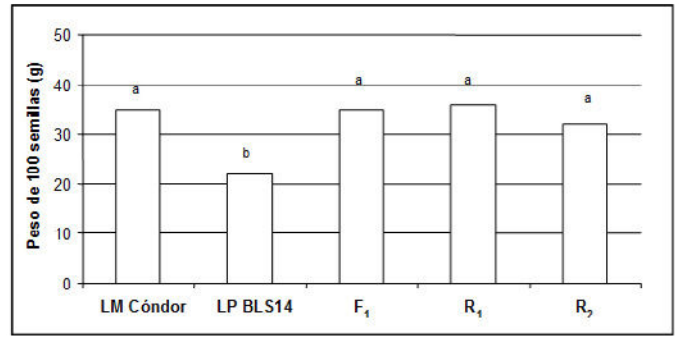


Figura 16. Peso de 100 semillas (g) de las líneas progenitoras LM Cónдор, LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.



Figura 14. Espigas de las líneas progenitoras LM Cónдор (Foto S5 Cónдор), LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂

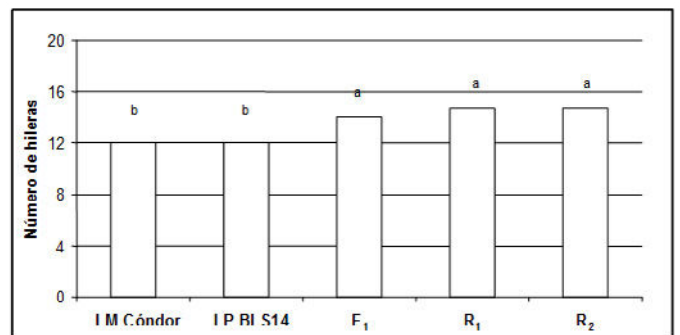


Figura 17. Número de hileras de granos de las líneas progenitoras LM Cónдор, LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

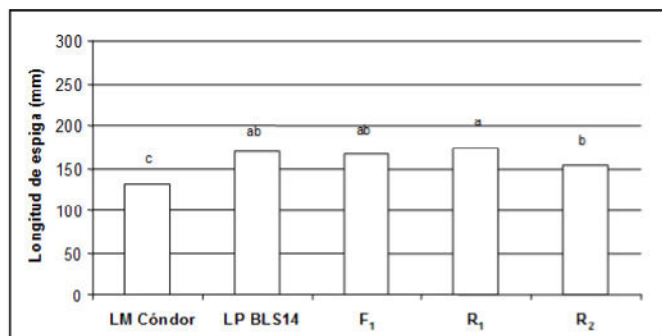


Figura 15. Longitud de espiga (mm) de las líneas progenitoras LM Cónдор, LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

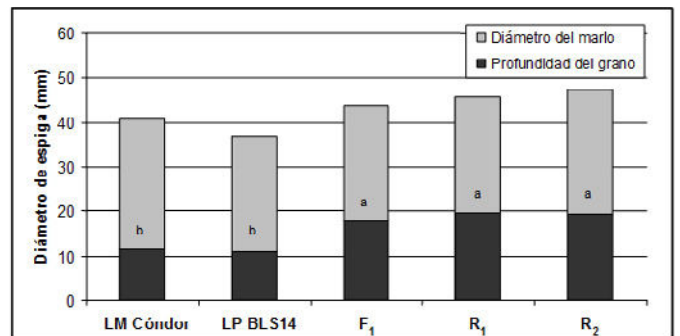


Figura 18. Profundidad del grano (mm) obtenida por diferencia entre el diámetro de espiga y diámetro del marlo de las líneas progenitoras LM Cónдор y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

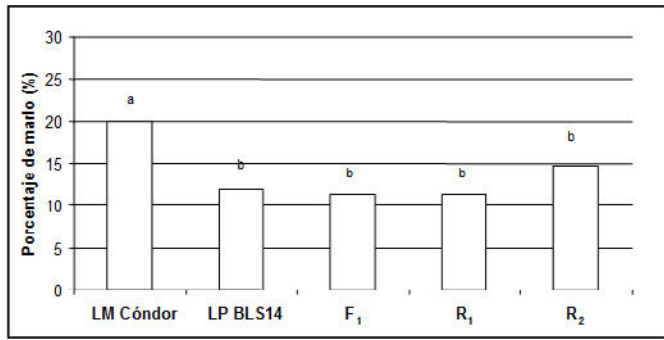


Figura 19. Porcentaje de marlo de las líneas progenitoras LM Cónдор y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

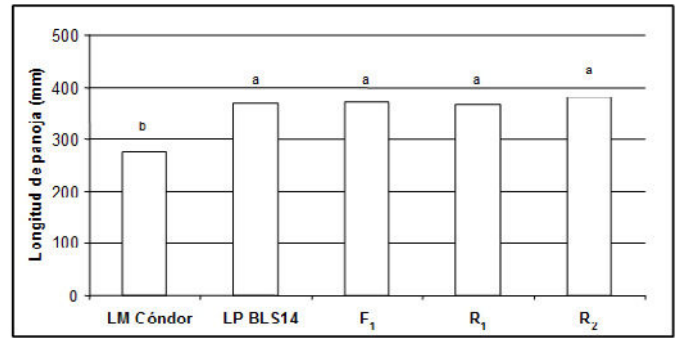


Figura 22. Longitud de la panoja (mm) de las líneas progenitoras LM Cónдор y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

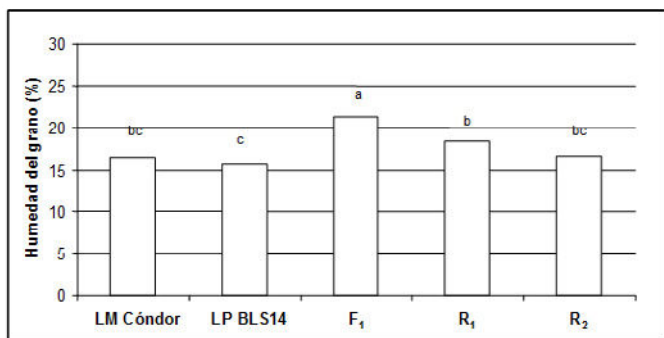


Figura 20. Humedad del grano a la cosecha (%) de las líneas progenitoras LM Cónдор y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

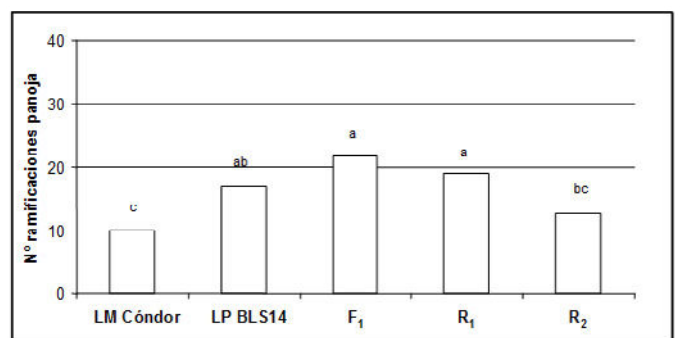


Figura 23. Número de ramificaciones de la panoja de las líneas progenitoras LM Cónдор y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.

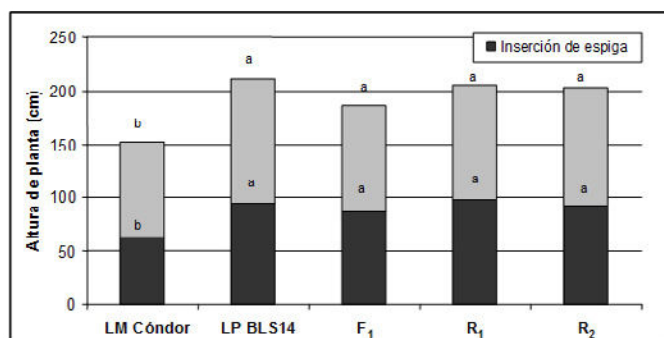


Figura 21. Altura de planta y de inserción de espiga (cm) de las líneas progenitoras LM Cónдор y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂. Letras distintas indican diferencias significativas al 5% con el test de Tukey.



Figura 24. Panojas de las líneas progenitoras LM Cónдор (Foto LE Cónдор), LP BLS14, la F₁ y las retrocruzadas R₁ y R₂

Análisis de componentes principales de la línea materna LM ACA2000 con la línea paterna LP BLS14, F₁ y retrocruzas, para rendimiento en grano (KGHA), peso de 100 semillas (P100K), porcentaje de marlo (%MARLO), profundidad del grano (TG), longitud de espiga (LE) y número de hileras de granos de la espiga (NH)

Los componentes principales CP1 y CP2 explicaron 80% de la variabilidad de los datos. Se encontró correlación positiva y significativa entre rendimiento (KGHA), profundidad del grano (TG), peso de 100 semillas (P100K) y longitud de espiga (LE). En este sentido, Smith y Smith (1989) encontraron una correlación positiva entre P100K y TG. Por otro lado, KGHA y TG estuvieron correlacionados en forma negativa con %MARLO. Además, se observó que no hubo correlación entre KGHA

y NH. Las variables KGHA, P100K, TG y LE estuvieron asociadas al CP1, mientras que el NH y el %MARLO estuvieron principalmente asociados al CP2 (Tablas 3, 4 y 5). Por lo tanto, en el cuadrante derecho del *biplot* se encontraron los genotipos de mayor KGHA, P100K, TG y LE y en los cuadrantes superiores los genotipos de mayor NH y mayor %MARLO. Se formaron distintos grupos de genotipos: 1) formado por la línea materna LM ACA2000, de menor KGHA, P100K, TG y LE y mayor NH y %MARLO; 2) formado por la línea paterna LP BLS14, de menor KGHA, P100K, TG y LE y menor NH y %MARLO; 3) formado por la F₁, de mayor KGHA, P100K, TG y LE y menor NH y %MARLO y 4) formado por las R₁, con un comportamiento similar o inferior a las F₁ pero con mayor NH y %MARLO. Las retrocruzas R₂ y R₃, se encontraron en el cuadrante derecho (Figura 25).

Tabla 3. Coeficientes de correlación y probabilidad (entre paréntesis) para las variables rendimiento en grano (KGHA), peso de 100 semillas (P100K), porcentaje de marlo (%MARLO), profundidad del grano (TG), longitud de espiga (LE) y número de hileras de granos de la espiga (NH) de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas R₁, R₂ y R₃

	KGHA	P100K	%MARLO	TG	LE	NH
KGHA	1,00					
P100K	0,85 (<0,0001)	1,00				
%MARLO	-0,53 (0,0229)	-0,20 (0,4288)	1,00			
TG	0,82 (<0,0001)	0,77 (0,000)	-0,54 (0,0219)	1,00		
LE	0,64 (0,0040)	0,53 (0,0237)	-0,20 (0,4296)	0,43 (0,0766)	1,00	
NH	0,35 (0,1512)	0,42 (0,0817)	0,20 (0,4212)	0,22 (0,3869)	0,51 (0,0319)	1,00

Tabla 4. Autovalores de los componentes principales (CP) para las variables rendimiento en grano, peso de 100 semillas, porcentaje de marlo, profundidad del grano, longitud de espiga y número de hileras de granos de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas R₁, R₂ y R₃

CP	Valor	Proporción	Proporción acumulada
CP1	3,46	0,58	0,58
CP2	1,36	0,23	0,80
CP3	0,58	0,10	0,90
CP4	0,37	0,06	0,96
CP5	0,17	0,03	0,99
CP6	0,06	0,01	1,00

Tabla 5. Correlaciones de los componentes principales (CP) con las variables originales, autovectores (e1, e2) y correlación cofenética para las variables rendimiento en grano (KGHA), peso de 100 semillas (P100K), porcentaje de marlo (%MARLO), profundidad del grano (TG), longitud de espiga (LE) y número de hileras de granos (NH) de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas R₁, R₂ y R₃

Variable	CP1	CP2	e1	e2
KGHA	0,96	-0,11	0,52	-0,09
P100K	0,88	0,12	0,47	0,10
%MARLO	-0,49	0,75	-0,26	0,65
TG	0,87	-0,27	0,47	-0,23
LE	0,73	0,33	0,39	0,28
NH	0,48	0,76	0,26	0,66

Correlación cofenética= 0,968

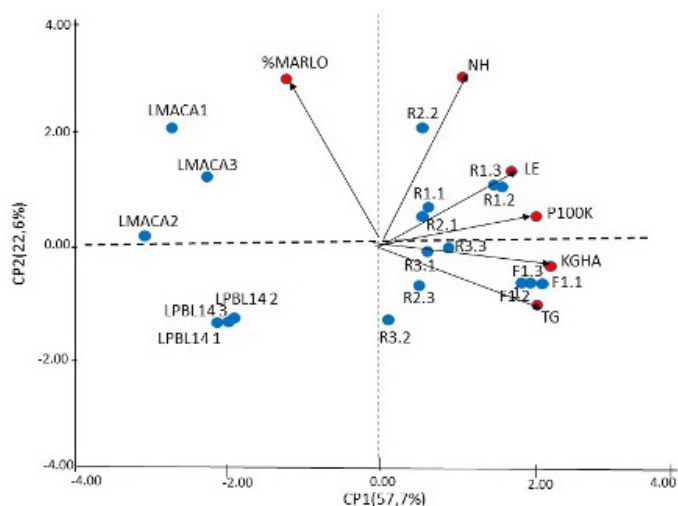


Figura 25. Biplot que resume la relación entre los genotipos y las variables rendimiento en grano (KGHA), peso de 100 semillas (P100K), porcentaje de marlo (% MARLO), profundidad del grano (TG), longitud de espiga (LE) y número de hileras de granos de la espiga (NH) de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F_1 y las retrocruzas R_1 , R_2 y R_3 (tres repeticiones de cada material)

Análisis de componentes principales de la línea materna LM ACA2000 con la línea paterna LP BLS14, F_1 y retrocruzas para altura de planta (HP), altura de inserción de espiga (HE), longitud de panoja (LP) y número de ramificaciones de la panoja (NRP)

Los resultados mostraron que los componentes principales CP1 y CP2 explicaron 90% de la variabilidad de los datos. Se encontró correlación positiva y significativa entre altura de planta (HP) y altura de inserción de espiga (HE), en coincidencia con Smith y Smith (1989), entre longitud de la panoja (LP) y número de ramificaciones de la panoja (NRP) y, entre NRP y HE. No se detectó correlación entre las variables HP-HE y LP. Las variables HP, HE y NRP estuvieron asociadas en forma positiva al CP1, mientras que LP estuvo más asociada al CP2, también en forma positiva. Por lo tanto, en el cuadrante derecho del biplot se encontraron los genotipos de mayor HP, HE y NRP y en los cuadrantes superiores los de mayor LP (Tablas 6, 7 y 8; Figura 26).

Se formaron distintos grupos de genotipos: 1) la F_1 que tuvo mayor HP, HE, NRP y LP promedio; 2) la línea LP BLS14 y la R_1 , de comportamiento intermedio en relación con las variables HP, HE y NRAMPANO, 3) las R_2 y R_3 de menor HP, HE y NRP pero LP superior al promedio, y, 4) la línea materna LM ACA2000 de menor HP, HE, NRP y LP (excepto la repetición 2) (Tablas 6, 7 y 8; Figura 26).

Análisis de componentes principales de la línea materna LM Cándor con la línea paterna LP BLS14, F_1 y retrocruzas para rendimiento en grano (KGHA), peso de 100 semillas (P100K), porcentaje de marlo (%MARLO), profundidad del grano (TG), longitud de espiga (LE) y número de hileras de granos de la espiga (NH)

Los resultados mostraron que los componentes principales CP1 y CP2 explicaron 85% de la variabilidad de los datos. Se encontró correlación significativa entre rendimiento en grano (KGHA) y las siguientes variables, en forma positiva: profundidad del grano (TG) y número de hileras de granos de la espiga (NH), mientras que tanto KGHA como longitud de espiga (LE) estuvieron correlacionados en forma negativa con porcentaje de marlo (%MARLO). Además, se observó correlación positiva y significativa entre TG y peso de 100 semillas (P100K). Las variables: KGHA, TG y NH estuvieron asociadas en forma positiva al CP1, mientras que el P100K estuvo principalmente asociado al CP2, también en forma positiva. Por otro lado, la LE estuvo asociada en forma positiva al CP1 y negativa al CP2 y lo contrario ocurrió con el %MARLO. Por lo tanto, en el cuadrante derecho del biplot se encuentran los genotipos de mayor KGHA, TG, NH y LE y menor %MARLO y en los cuadrantes superiores los genotipos de menor LE y mayor %MARLO. Se formaron distintos grupos de genotipos: 1) formado por las F_1 , R_1 y R_2 , de mayor KGHA, TG, NH y LE y menor %MARLO; 2) formado por la línea paterna LP BLS14, de menor KGHA, TG y NH y de LE y %MARLO intermedio y 3) formado por la línea materna LM Cándor, de menor KGHA, TG, NH y LE y mayor %MARLO (Tablas 9, 10 y 11; Figura 27).

Análisis de componentes principales de la línea materna LM Cándor con la línea paterna LP BLS14, F_1 y retrocruzas para altura de planta (HP), altura de inserción de espiga (HE), longitud de panoja (LP), número de ramificaciones de la panoja (NRP)

Los resultados mostraron que los componentes principales CP1 y CP2 explicaron aproximadamente 90% de la variabilidad de los datos. Se encontró correlación positiva y significativa entre altura de planta (HP) y altura de inserción de espiga (HE) y entre longitud de la panoja (LP) y número de ramificaciones de la panoja (NRP). También se observó correlación positiva entre LP y HP-HE.

Las variables: HP, HE y LP estuvieron asociadas en forma positiva al CP1, mientras que NRP estuvo asociada a ambos CP, en forma positiva. Por lo tanto, en el cuadrante derecho del biplot se encuentran los genotipos de mayor HP, HE, LP y NRP y en los cuadrantes superiores los de mayor NRP. Se formaron dos grupos de genotipos: 1) la línea materna LM Cándor de menor HP, HE, LP y NRP y 2) la F_1 , R_1 , R_2 y la línea paterna LP BLS14

que tuvieron mayor HP, HE, LP y NRP (Tablas 12, 13 y 14; Figura 28).

En el ANEXO 1 se describen la evolución de los segmentos cromosómicos a través de las generaciones de endocría, haciendo uso de las cadenas de Markov, y

el análisis de los estados absorbentes, incorporando el factor de distancia del ligamiento y determinando las frecuencias de acción de los sistemas involucrados, determinando en seis generaciones que los sistemas pueden permanecer en las líneas en cuestión, variando la distancia del ligamiento.

Tabla 6. Coeficientes de correlación y probabilidad (entre paréntesis) para las variables HP, HE, LP, NRP de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas R₁, R₂ y R₃

	HP	HE	LP	NRP
HP	1,00			
HE	0,95 (<0,0001)	1,00		
LP	0,29 (0,2452)	0,27 (0,2811)	1,00	
NRP	0,60 (0,0086)	0,51 (0,0289)	0,58 (0,0125)	1,00

Tabla 7. Autovalores de los componentes principales (CP) para las variables HP, HE, LP, NRP de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas R₁, R₂ y R₃

CP	Valor	Proporción	Proporción acumulada
CP1	2,64	0,66	0,66
CP2	0,96	0,24	0,90
CP3	0,36	0,09	0,99
CP4	0,04	0,01	1,00

Tabla 8. Correlaciones de los componentes principales con las variables originales, autovectores (e1, e2) y correlación cofenética para las variables HP, HE, LP, NRP de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas R₁, R₂ y R₃

Variable	CP1	CP2	e1	e2
HP	0,92	-0,37	0,56	-0,38
HE	0,88	-0,42	0,54	-0,42
LP	0,59	0,74	0,36	0,75
NRP	0,82	0,33	0,50	0,34

Correlación cofenética= 0,984

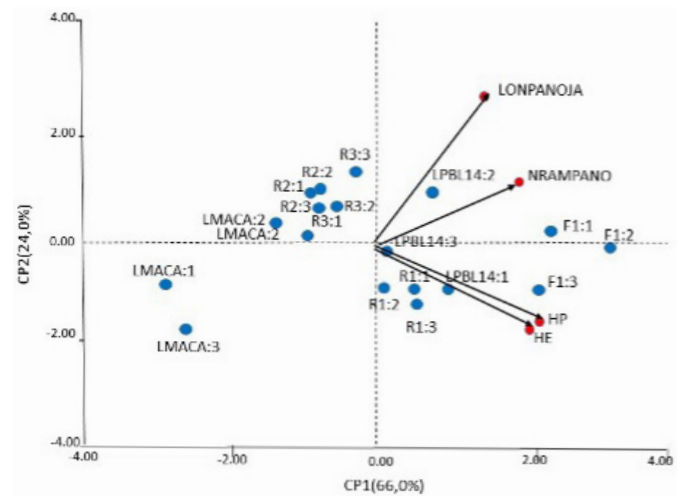


Figura 26. Biplot que resume la relación entre los genotipos y las variables altura de planta (HP), altura de inserción de espiga (HE), longitud de panoja (LONPANOJA), número de ramificaciones de la panoja (NRAMPANO) de las líneas progenitoras LM ACA2000 y LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas R₁, R₂ y R₃ (tres repeticiones de cada material)

Tabla 9. Matriz de correlación y probabilidad (entre paréntesis) para las variables KGHA, P100K, %MARLO, TG, LE, NH de la línea materna LM Cóndor y la línea paterna LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas

	KGHA	P100K	%MARLO	TG	LE	NH
KGHA	1,00					
P100K	0,48 (0,0698)	1,00				
%MARLO	-0,55 (0,0348)	0,18 (0,5141)	1,00			
TG	0,76 (0,0009)	0,54 (0,0389)	-0,42 (0,1231)	1,00		
LE	0,41 (0,1338)	-0,26 (0,3413)	-0,85 (<0,0001)	0,37 (0,1775)	1,00	
NH	0,63 (0,0117)	0,42 (0,1217)	-0,48 (0,0696)	0,79 (0,0004)	0,41 (0,1264)	1,00

Tabla 10. Componentes principales (CP) y autovalores para las variables KGHA, P100K, %MARLO, TG, LE, NH de la línea materna LM Cóndor y la línea paterna LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas

CP	Valor	Proporción	Proporción acumulada
CP1	3,38	0,56	0,56
CP2	1,72	0,29	0,85
CP3	0,39	0,07	0,92
CP4	0,22	0,04	0,95
CP5	0,18	0,03	0,98
CP6	0,10	0,02	1,00

Tabla 11. Correlaciones de los componentes principales con las variables originales, autovectores (e1, e2) y correlación cofenética para las variables KGHA, P100K, %MARLO, TG, LE, NH de la línea materna LM Cóndor y la línea paterna LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas

Variable	CP1	CP2	e1	e2
KGHA	0,87	0,18	0,47	0,13
P100K	0,40	0,85	0,22	0,65
%MARLO	-0,73	0,61	-0,40	0,47
TG	0,88	0,30	0,48	0,23
LE	0,65	-0,69	0,35	-0,53
NH	0,86	0,17	0,47	0,13

Correlación cofenética= 0,970

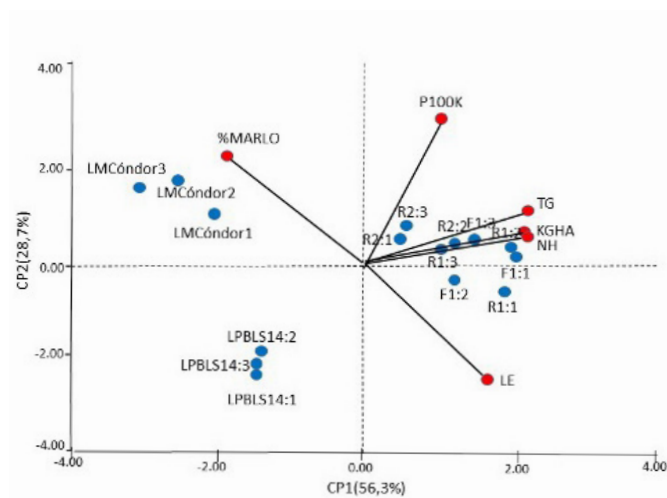


Figura 27. Biplot que resume la relación entre los genotipos y las variables rendimiento en grano (KGHA), peso de 100 semillas (P100K), porcentaje de marlo (% MARLO), profundidad del grano (TG), longitud de espiga (LE) y número de hileras de granos de la espiga (NH) de la línea materna LM Cóndor y la línea paterna LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas (tres repeticiones de cada material)

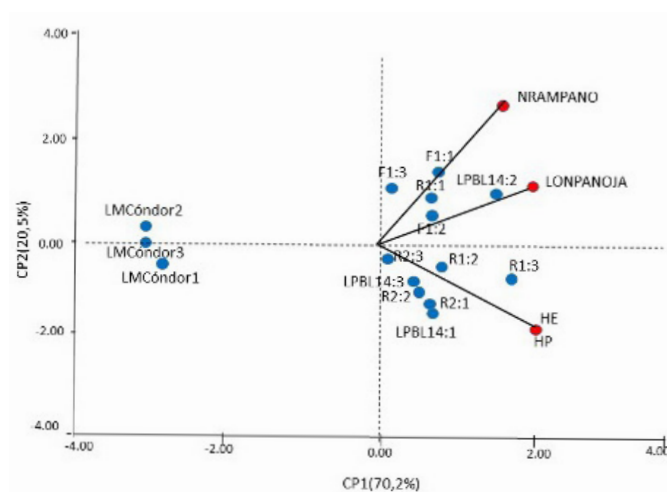


Figura 28. Biplot que resume la relación entre los genotipos y las variables altura de planta (HP), altura de inserción de espiga (HE), longitud de panoja (LONPANOJA), número de ramificaciones de la panoja (NRAMPANO) de la línea materna LM Cóndor y la línea paterna LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas (tres repeticiones de cada material)

Tabla 12. Matriz de correlación y probabilidad (entre paréntesis) para las variables HP, HE, LP, NRP de la línea materna LM Cándor y la línea paterna LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas

	HP	HE	LP	NRP
HP	1,00			
HE	0,90 (<0,0001)	1,00		
LP	0,64 (0,0109)	0,61 (0,0168)	1,00	
NRP	0,38 (0,1669)	0,39 (0,1491)	0,67 (0,0065)	1,00

Tabla 13. Componentes principales (CP) y autovalores para las variables HP, HE, LP, NRP de la línea materna LM Cándor y la línea paterna LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas

CP	Valor	Proporción	Proporción acumulada
CP1	2,81	0,70	0,70
CP2	0,82	0,21	0,91
CP3	0,27	0,07	0,98
CP4	0,10	0,02	1,00

Tabla 14. Correlaciones de los componentes principales con las variables originales, autovectores (e1, e2) y correlación cofenética y para las variables HP, HE, LP, NRP de la línea materna LM Cándor y la línea paterna LP BLS14, la F₁ y las retrocruzas.

Variable	CPI	CP2	e1	e2
HP	0,89	-0,40	0,53	-0,44
HE	0,88	-0,39	0,53	-0,43
LP	0,87	0,28	0,52	0,31
NRP	0,70	0,66	0,42	0,73

Correlación cofenética= 0,983

CONCLUSIONES

- La introgresión de segmentos heteróticos incrementó el rendimiento en grano de las líneas maternas LM ACA2000 y LM Cándor a mejorar.
- Se observó aumento de la longitud y número de ramificaciones de la panoja en estas líneas a mejorar para la mayor producción de polen.
- En ambas cruzas con la línea LP BLS14 existe correlación entre rendimiento en grano, longitud de la espiga, peso de 100 semillas y profundidad del grano, por un lado y entre longitud y número de ramificaciones de la panoja por otro, lo cual permite aumentar la eficiencia en la evaluación de caracteres.

BIBLIOGRAFÍA

Ajmone-Marsan P., Monfredini G., Ludwig W.F., Melchinger A.E., Franceschini P., Pagnotto G., Motto M. (1995) In an elite cross of maize a major quantitative trait locus controls one-fourth of the genetic variation for grain yield. *Theor. Appl. Genet.* 90(3): 415-424.

Allard R.W, Bradshaw A.D. (1964) Implications of genotype-environment interactions in applied plant breeding. *Crop Sci.* 4: 503-508.

Apirion D., Zohary D. (1961) Chlorophyll lethal in natural populations of the orchard grass (*Dactylis glomerata* L.). *Genetics* 46: 393-399.

Band H.T. (1963) Genetic structure of populations. II. Viabilities and variances of heterozygotes in constant and fluctuating environments. *Evolution* 17: 307-319.

Band H.T., Ives P.T. (1961) Correlated changes in environment and lethal frequency in a natural population of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 47: 180-185.

Berbecel O., Eftimescu M. (1973) Effect of agrometeorological conditions on maize growth and development. (English translation). P. 10-31. *Inst. Meteorol Hydrology. Bucharest- Romania.*

Berke T.G., Rocheford T.R. (1999) Quantitative trait loci for tassel traits in maize. *Crop Sci.* 39: 1439-1443.

Boggio R., Sorarrain O., Salerno J.C., Favret E.A. (1997) Theoretical analysis of lethal factors in plant populations. *Math. Biosci.* 140: 85-99.

Brandolini A., Brandolini A. (2001) Classification of Italian maize (*Zea mays* L.) germplasm. *Plant Genet. Resour. Newsl.* 126: 1-11.

Carson H.L. (1967) Permanent heterozygosis. *Evolutionary Biology* 1: 168-193.

- Cockerham C.C. (1954) An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance's among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39: 859-882.
- Cockerham D.M. (1963) Estimation of genetic variances. In Hanson W.D., Robinson H.F. (Eds.) *Statistical Genetics and Plant Breeding*. National Academy of Sciences. National Research Council, Washington D.C., pp. 53-54.
- Comstock R.E., Robinson H.F. (1948) The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4: 254-268.
- Comstock R.E., Robinson H.F. (1952) Estimation of average dominance of genes. In Gowen J.W. (Ed.) *Heterosis*. ISCPress, USA, pp. 494-516.
- Crow J.F. (1948) Alternative hypotheses of hybrid vigour. *Genetics* 33: 477-487.
- Crow J.F. (1999) Dominance and overdominance. In: Coors J.G., Pandey S. (Eds.) *Genetics and exploitation of heterosis in crops*. Am. Soc. Agron., Crop Sci. Soc. Am., Inc, Madison, Wisconsin, USA, pp. 49-58.
- Crumpacker D.W. (1967) Genetic loads in maize (*Zea mays* L.) and other cross-fertilised plants and animals. *Evol. Biol.* 1: 396-415.
- Duplessis D.P., Dijkhuis F.J. (1967) The inheritance of lag time between pollen shedding and silking on the yield of maize. *S. Afr. J. Agric. Sci.* 10: 667-674.
- Duvick D. (1977) Genetic rates of gain in hybrid maize yields during the past 40 years. *Maydica* 22: 187-196.
- Duvick D. (1999a) Commercial Strategies for Exploitation of heterosis. In: Coors J.G., Pandey S. (Eds.) *Genetics and exploitation of heterosis in crops*. Am. Soc. Agron., Crop Sci. Soc. Am., Inc, Madison, Wisconsin, USA, pp. 295-304.
- Duvick D. (1999b) Heterosis: feeding people and protecting natural resources. In: Lamkey K.R., Staub J.E. (Eds.) *Concepts and breeding of heterosis in crop plants*. Crop Sci. Soc. Am., Madison, Wisconsin, USA, pp. 19-29.
- Duvick D. (2001) Biotechnology in the 1930. The development of hybrid maize. *Nat. Rev. Genet.* 2: 69-74.
- Emerson R.A., Beadle G.W., Fraser A.C. (1935) A summary of linkage studies in maize. Cornell Univ. Agric. Exp. Sta., New York, USA.
- Falconer D.S. (1981) *Introduction to quantitative genetics*, 2nd edition. Longman Group, London.
- Favret E.A., Godeck W. (1959) Índice de mutación espontánea en cebada y otras gramíneas. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 13(3).
- Favret E.A., Ryan G. (1966) Possible use of permanent heterozygosis in barley breeding. *Barley Newsletter* 10: 122-123.
- Fisher R.A. (1928) The possible modifications of the response of the wild-type to recurrent mutations. *Am. Nat.* 62:115-126.
- Freire-Maia N. (1963) Carga genética, o preço da evolução. In Pavan C., da Cunha A.B. (Eds.) (2^oed.) *Genética*. Companhia Editora Nacional, São Paulo, Brasil. 560 pp.
- Gallais A. (1990) *Théorie de la selection en amélioration des plantes*. Masson Laris, Madison, Wisconsin, USA.
- Gardner C.O., Eberhart S.A. (1968) Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22: 439-451.
- Geraldi I.O., Miranda Filho J.B., Vencovsky R. (1985) Estimates of genetics parameters for tassel characters in maize (*Zea mays* L.) and breeding perspectives. *Maydica*. 30: 1-14.
- Griffing B. (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Jour. Biol. Sci.* 9:463-493.
- Gustafsson A. (1946) The effect of heterozygosis on variability and vigour. *Hereditas* 32: 263-286.
- Gustafsson A. (1947) The advantageous of deleterious mutations. *Hereditas* 33: 575.
- Gustafsson A. (1953) The cooperation of genotypes in barley. *Hereditas* 39: 1-18.
- Hallauer A.R., Miranda J.B. (1981) *Quantitative genetics in maize breeding*. IsuPress, Iowa, USA.
- Hartl D.L. (1980) *Principles of population genetics*. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, USA.
- Infostat (2004) *Infostat/p, versión 2004. Manual del Usuario*. Grupo Infostat, FCA, U.N. Córdoba. Primera Edición. Editorial Brujas, Argentina.
- Jones D.F. (1945) Heterosis resulting from degenerative changes. *Genetics* 30: 527-542.
- Jones D.F. (1952) Plasmagenes and chromogenes in heterosis. In: Gowen J.W. (Ed.) *Heterosis*. ISCPress, USA, pp. 224-225.
- Kacser H., Burns J.A. (1981) The molecular basic of dominance. *Genetics* 97: 639-666.
- Kempthorne O. (1954) The correlation between relatives in a random mating population. *Proc. Roy. Soc. London, B.* 143: 103-113.
- Kiesselbach T.A. (1951) A half-century of corn research. *Am. Sci.* 39:629-655.
- Lindstrom E.W. (1920) Chlorophyll factors in maize. Their distribution on the chromosomes and relation to the problem of inbreeding. *J. Heredity* 11: 269-277.
- Lu H., Romero-Severson J., Bernardo R. (2002) Chromosomal regions associated with segregation distortion in maize. *Theor. Appl. Genet.* 105:622-628.
- Lu H., Romero-Severson J., Bernardo R. (2003) Theory basic of heterosis explored by simple sequence repeat markers in a random-mated maize population. *Theor. Appl. Genet.* 107:494-502.
- Luna J.T., Safont Lis J. (1978) El maíz en la Argentina. Vulnerabilidad y recursos genéticos. *Ciencia e investigación*, Tomo 34, No. 3-4-5-6: 83-90.
- Mangelsdorf A.J. (1952) Gene interaction in heterosis. In: Gowen J.W. (Ed.). *Heterosis*. ISCPress, USA, pp. 321-329.
- Mather K., Jinks J.L. (1971). *Biometrical genetics*, 2nd ed. Chapman & Hall, London.
- Mickelson S.M., Stuber C.S., Senior L., Kaeppeler S.M. (2002) Quantitative trait loci controlling leaf and tassel trait in a B73 x Mo17 population of maize. *Crop Sci.* 42: 1902-1909.
- Mock J.J., Schuetz S.H. (1974) Inheritance of tassel branch number in maize. *Crop Sci.* 14: 885-888.
- Muller H.J. (1950) Our load of mutations. *Am. J. Hum. Gen.* 2: 111-176.
- Redei G.P. (1962) Single locus heterosis. *Z. Vererbungsl* 93: 164-170.
- Riman L. (1963) A synoptic survey of maize genes. *Maydica* 8: 99-123.
- Russell W.A. (1991) Genetic improvement of maize yields. *Adv. Agron.* 33:245-298.
- Salerno J.C. (1981) Utilización de los sistemas letales balanceados en maíz. *Acta Jornadas de Genética Aplicada del Noroeste Argentino*. SAG: 43-51.
- Salerno J.C. (1989) Aprovechamiento de los factores letales en el mejoramiento genético. *Bol. Genét.* 15: 67-72.
- Salerno J.C., Díaz D.G. (1992) Un Sistema Letal Balanceado en el Cromosoma 6 de Maíz. *Acta XXIII Congreso Argentino de Genética*, 30 set.- 3 oct. 1992, Pergamino, p. 35.
- Salerno J.C., Favret E.A. (1984) Introduction among lethal genes in two lines of maize (*Zea mays* L.) *Genetics* 107 (1): 93.
- Salerno J.C., Favret E.A. (1994) 17 Años de letales balanceados en maíz. *Mendeliana*. 11(1): 82-85.
- Salerno J.C., Boggio R., Sorarrain O. (1999) Análisis teórico de rendimiento en plantas reguladas por factores letales. *Revista de Agricultura*. Piracicaba. 74(2): 137-156.
- Salerno J.C., Kandus M.V., Boggio Ronceros

- R., Almorza D. (2010) Utilizar regiones heteróticas mantenidas por letales balanceados en el genoma de maíz se hace realidad. BAG. J. Basic Appl. Genet. 21 (2).
- Salerno J.C., Díaz D.G., Robredo C., Boggio R., Sorarrain O. (1998) Explotación de la Carga genética en la producción de semilla híbrida en maíz. IAMFE-Simposio Internacional de Experimentación de la Maquinaria Agrícola, 23-25 de noviembre de 1998, Castelar, Buenos Aires; pp. 256-262.
- Salerno J.C., Díaz D.G., Robredo C., Boggio R., Sorarrain O. (2000) La carga genética en el mejoramiento genético del maíz. Actas del XVIII Reunión Latinoamericana del Maíz. CIMMYT-EMBRAPA, Sete Lagoas, Minas Gerais, Brasil; pp: 211-218.
- Salerno J.C., Kandus M., Boggio R., Sorarrain O., Gonzalez C., Almorza D. (2007) Genetics and statistical association between lethal alleles and quantitative yield factors in maize (*Zea mays* L.). BAG. J. Basic Appl. Genet. 18(1): 7-13.
- Salerno J.C., Díaz D.G., Robredo C., Ríos R., Reid A.G., Boggio Ronceros R., Sorarrain O. (1997) Lethal genes associated with grain yield in inbred lines of maize. CIMMYT. Proceeding. The genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. ASA-CSSA-CIMMYT, 17-22 August 1997, México; pp. 134-135.
- Schnell F.W. (1963) The covariance between relatives in the presence of linkage. In Hanson W.D., Robinson H.F. (Eds.) Statistical Genetics and Plant Breeding. National Academy of Sci. NRC, Washington D.C., pp: 468-483.
- Schuetz S.H., Mock J.J. (1978) Genetics of tassel branch number in maize and its implications for a selection program for small tassel size. Theor. Appl. Genet. 53: 265-271.
- Shikin I.V. (2003) Introducción a la Teoría de Juegos. Editorial URSS, Moscú, Rusia.
- Smith O.S. (1989) The description and assessment of distances between inbred lines of maize. II: The utility of morphological biochemical, and genetic descriptors and a scheme for the testing of distinctiveness between inbred lines. Maydica 34 (2): 151-161.
- Stuber C.W. (1994) Heterosis in plant breeding. Plant Breed. Rev. 12: 227-251.
- Stuber C.W., Lincoln S.E., Wolff D.W., Helentjaris T., Lander E.S. (1992) Identification of genetic factors contributing to Heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. Genetics 132: 823-839.
- Vencovsky R., Barriga P. (1992) Genética biométrica no fitomelhoramento. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto, Brasil.
- Wallace B. (1970) Genetic load. Its Biological and Conceptual Aspects. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J. Chapter 8: 52 pp.
- Weijer J. (1952) A catalogue of genetic maize types together with a maize bibliography. Bibl. Genetics 50: 294.
- Whaley W. (1964) Physiology of gene action in hybrids. In: Gowen J.W. (Ed.) Heterosis. Hafner, N.Y., pp. 98-115.
- Wright S. (1968) Evolution and the Genetics of Populations. Vol 1. Genetic and Biometric Foundations. The University of Chicago Press, Chicago, EE.UU.
- Wright S. (1978) Evolution and the Genetics of Populations. Vol 4. Variability Within and Among Natural Populations. The University of Chicago Press, Chicago, EE.UU.