



UNIVERSIDAD POLITECNICA DE VALENCIA

DEPARTAMENTO DE PRODUCCION VEGETAL

**Desarrollo y evaluación de nuevo
germoplasma de maíz (*Zea mays L.*) para
uso especial en argentina**

Memoria presentada por Víctor Raúl Corcuera
para optar al grado de Doctor Ingeniero Agrónomo
Valencia,----- de 2012

"Maíz, el grano que construyó un continente"

(Paul C. Mangelsdorf, 1974)



A mis abuelas María y Victoria y a mi abuelo Miguel, quienes al iniciar una nueva vida en Argentina nunca dejaron de anhelar y recordar su tierra española

A mi padre Miguel por enseñarme el valor de la palabra empeñada y el esfuerzo del trabajo

A mi madre Isaura, quien me dio la fuerza y el apoyo necesarios para seguir adelante

AGRADECIMIENTOS

A mis directores, Dr. Vicente Moreno Ferrero y Dra. Lidia Poggio, por su guía, y consejos durante el desarrollo del trabajo y la escritura de la Memoria.

A la Universidad Nacional de Lomas de Zamora y Universidad Politécnica de Valencia por haberme aceptado como alumno de post-grado y permitirme acceder a una mayor capacitación profesional.

Al Dr. Carlos A. Naranjo[†] por haber creído en mí y darme la posibilidad de desarrollar el Programa de Mejora Genética por Calidad del Grano de Maíz en el Centro de Investigaciones Genéticas (CONICET-CIC-UNLP).

Al Dr. Federico Vartorelli de Monsanto Argentina S.A.I.C. por facilitar la utilización del equipo de infrarrojo cercano en la Estación Experimental Fontezuela (Pergamino, Provincia de Buenos Aires, Argentina). A la Dra. Elda María Salmoral, Directora del Grupo de Ingeniería Bioquímica (GIB, Facultad de Ingeniería, Universidad de Buenos Aires, Argentina) por su colaboración con las determinaciones de laboratorio y análisis de los resultados del almidón de los materiales incluidos en estos estudios.

A los Dres. Miguel Giraudo, Héctor Sánchez-Tuero e Irene Malcowsky de la Universidad Nacional de Lanús (Provincia de Buenos Aires, Argentina) por su ayuda con los estudios de cromatografía de aceite y proteínas.

Al Dr. Juan Carlos Salerno, Director del Instituto de Genética E.A. Favret (CICVyA-INTA Castelar, Provincia de Buenos Aires, Argentina) por apoyar la prosecución del Proyecto de Mejora Genética por Calidad del Grano de Maíz y darme un espacio en el ámbito del centro académico que dirige.

Al Dr. Pablo Tomas de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Litoral (Colonia Esperanza, Provincia de Santa Fe, Argentina) por su gentil colaboración con la conducción de los ensayos de campo en esa localidad.

A los Ings. Agrs. Eduardo Bernatené, Patricio Cid, Cynthia Szemruch, Jackeline Becerra, Mariana Kandus y Liliana Cañon por asistirme en la conducción y toma de datos de los ensayos de campo a través de varios años. Al personal de campo del

CIGen, del IGEAF-CICVyA INTA Castelar y de la Universidad Nacional del Litoral por su colaboración en la instalación y mantenimiento de los ensayos de evaluación.

A Semillas Basso SACIAIF por el apoyo económico brindado para la compra de insumos de campo y laboratorio así como permitir la utilización de su campo experimental situado en Pergamino (Provincia de Buenos Aires, Argentina) para la realización de los ensayos de campo.

A la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por el apoyo económico brindado para la realización de los estudios incluidos en esta Memoria.

A mis amigos y colegas, Marcelo Lovisolo, Laura Pfluger, Graciela González, Patricia Carro, Claudio Badia, Claudio Altamiranda y Cristina Sandoval por su enorme paciencia y apoyo durante los años que demandaron estos estudios.

Resumen

Entre los años 2000 a 2005, se realizaron ensayos de campo en diferentes localidades de las provincias de Buenos Aires y Santa Fe y también se hicieron análisis de laboratorio que, en conjunto, permitieron estudiar y analizar la morfología, el comportamiento agronómico y las características químicas del grano de veintiocho nuevas líneas de endocría prolongada y doce híbridos simples derivados de ellas portadores de genes recesivos de interés comercial.

Las nuevas líneas endogámicas CIG y los híbridos simples HC se caracterizan por tener 11 a 15 hojas totales y hasta 2 espigas productivas por planta, revelando esto último un excelente comportamiento de los materiales bajo las condiciones de ensayo. Los híbridos simples sobresalen por su moderna arquitectura, manifestada a través de una reducida altura de planta, altura de inserción de la espiga, menor número de hojas y dispuestas en forma erguida respecto al tallo. La prolificidad lograda en los materiales HC es similar a la de los mejores híbridos comerciales cultivados en Argentina.

Es destacable el alto grado de precocidad a floración femenina (R_1) en los materiales desarrollados, ya que esta fase se alcanza tras acumular una suma térmica inferior a 680,0 °C-día en el 64,3% de las líneas endocriadas y 50% de los híbridos simples HC, por lo que estos materiales *ultra precoces* corresponden a las clases FAO 100 y 200. El resto de los genotipos necesita acumular 680,0 °C a 720,0 °C-día hasta la misma fase fenológica y son calificados como *precoces* (clase FAO 300-400). El nivel de precocidad de los híbridos HC facilitará su cultivo en zonas de veranos cortos y otoños húmedos, como por ejemplo la Zona Pampeana Oeste y la Zona Pampeana Sur, así como realizar siembras tardías en la Zona Pampeana Norte y en la Región Maicera VI.

Las nuevas líneas CIG producen desde 2.371,4 kg grano/ha hasta un máximo de 6.482,7 Kg. grano/ha, superando el umbral mínimo económico que cualquier línea endogámica debe alcanzar para ser empleada en la producción de semilla de híbridos simples. Por su parte, los híbridos simples de uso especial HC igualaron e incluso superaron el rendimiento medio nacional (6,4 a 7,4 ton/ha) logrado durante las cosechas 2002/03 a 2004/05. El híbrido *waxy* HC1 mostró el mayor nivel de productividad con un promedio de 11.137,1 kg grano/ha mientras que el híbrido de alta calidad proteica HC6 fue el menos rendidor con una producción media de 7.246,1 kg/ha. El efecto de la heterosis multiplicó hasta por cuatro veces el rendimiento del progenitor menos productivo del cruzamiento. Las líneas parentales CIG7 y CIG28 contribuyeron fuertemente al rendimiento de las cruzas simples más heteróticas.

Los resultados alcanzados demuestran que el 15% de las nuevas líneas endogámicas CIG y el 41,7% de los híbridos simples HC tienen un alto contenido de aceite (igual o ligeramente superior al 6,0%). Asimismo, los materiales endocriados y sus cruza simples tienen un perfil de AG similar al de los maíces argentinos comerciales de gran cultivo. Los análisis de infrarrojo cercano detectaron que el contenido de proteína total del grano supera el nivel del 11% en veinticuatro de las nuevas líneas CIG, alcanzando un valor extremo de 13,3% en el genotipo CIG21. Las cruza simples HC tienen granos con 10,7% a 12,2% de proteína, sobresaliendo en este aspecto los materiales HC6 y HC8. La mitad de estas cruza simples iguala o supera el contenido proteico medio de los híbridos comerciales cultivados en Argentina.

En las líneas endogámicas CIG e híbridos simples HC de alta calidad proteica se alcanzaron niveles de hasta 4,7 mg lisina/100 mg proteína y 1,3 mg triptófano/100 mg proteína. Entre los híbridos simples destacan particularmente los genotipos HC2, HC4 y HC10. Los resultados demuestran que los genotipos con proteínas de calidad duplican e incluso triplican el contenido de lisina y triptófano hallado en los materiales *waxy* y convencionales (*vítreos*). Los híbridos simples de alta calidad proteica, excepto HC5, poseen granos con 50 a 75% de endosperma vítreo por lo que se pueden considerar como materiales *opaco-2* modificado.

Los estudios de infrarrojo cercano (NIRT) detectaron que las líneas CIG tienen 68,0% a 72,9% de carbohidratos totales en sus granos mientras que en los híbridos simples HC se detectó un rango de 69,0% a 71,5%, que encaja dentro de los valores reportados como normales para materiales empleados en el gran cultivo. El almidón entero de algunas de las nuevas líneas CIG y cruza simples HC está constituido por un 97,5% a 99,0% de amilopectina y en presencia del reactivo de Krisman toma una coloración violeta claro u orquídea, sugiriendo la presencia de hasta tres dosis del alelo *wx^a* en estos materiales cuyo fondo genético incluye información genética de las sintéticas V1 y V2 originarias de Argentina.

El contenido y la calidad de proteína, aceite y almidón de los granos de las cruza simples HC asociado a la destacada productividad de las mismas implica que estos materiales pueden producir importantes cantidades de cada uno de estos componentes por unidad de área y, en consecuencia, resultan muy competitivos y otorgan ventajas comparativas potenciales en el campo de la nutrición humana y animal así como en las industrias de la transformación.

Palabras clave: *Zea mays* L, *waxy*, *opaco-2*, *NIR*, *HPLC*, *cromatografía gaseosa*, *almidón*, *aceite*, *proteína*, *tiempo térmico*, *rendimiento*, *paramétrico*, *análisis multivariado*

Summary

During the years 2000 to 2005, field trials were conducted in different locations of the Province of Buenos Aires and Santa Fe and also laboratory analysis were carried out. The data collected from the field trials and lab made possible to study and analyze the morphology, agronomic performance and chemical traits of the kernels of twenty-eight new inbreds and twelve single-crosses derived from them that carry recessive genes of commercial interest.

The new inbreds CIG and the single-crosses HC stand out for having 11 to 15 leaves and up to 2 productive ears per plant, the last reveals and excellent performance of the materials under the field trials conditions. The single-crosses stand out because of their modern architecture, stated through a reduced plant height and ear insertion height and a lower number of leaves which are erect in relation to the stem. The degree of prolificity achieved in the single-crosses HC is similar to that observed in the best maize hybrids commercially grown in Argentina.

It is remarkable, the high degree of precocity to silking (R_1) in the materials developed, as this phase is raised after storing less than 680,0 growing degree days in the 64,3% of the inbreds and 50% of the single-crosses, so that these ultra precocious materials belong to the classes FAO 100 and 200. The rest genotypes need to gather 680,0 to 720,0 growing degree days to the same phenological stage and are classified as precocious (class FAO 300-400). The precocity degree of the single-crosses HC will facilitate their culture in areas with short summers and humid autumns as for example the Western and Southern Pampa's regions and also will make possible to proceed with late sowings in the Northern Pampa region and the Corn region VI.

The new inbreds CIG produce from 2.371,4 Kg kernels/ha to a maximum of 6.482,7 Kg. kernels/ha, exceeding the least economic threshold that any inbred must reach to be used in the production of single-crosses seed. Otherwise, the specialty corn single-crosses HC equalled and even exceeded the national average yield (6,4 to 7,4 ton/ha) obtained during the seasons 2002/03 to 2004/05. The waxy hybrid HC1 showed the highest productivity level with an average of 11.137,1 Kg. kernel/ha whilst the high quality protein hybrid termed HC6 was the less yielding one with an average production of 7.246,1 Kg. kernels/ha. The effect of heterosis increased up to four folds the yield of the least productive parent of the crossing. The parent inbreds CIG7 and CIG28 strongly contributed to the yielding of the most heterotic single-crosses.

The results obtained show that 15% of the new inbreds CIG and the 41,7% of the single-crosses HC have a high oil content (similar or lightly higher than 6,0%). Likewise, the inbreds and their single-crosses have a fatty acids profile analogous to that of the Argentine maize hybrids commercially grown. Near infrared analysis revealed that the kernel protein level exceeds 11% in twenty-four of the new CIG inbreds, reaching the extreme value of 13,3% in case of the genotype CIG21. The single-crosses HC have a protein content of 10,7% to 12,2% in their grains and in this aspect the materials HC6 and HC8 stand out. Half of the single-crosses have a protein content similar or higher than that observed in commercial hybrids grown in Argentina.

The quality protein inbreds CIG and the single-crosses HC have up to 4,7 mg lysine/100 mg protein and 1,3 mg tryptophan/100 mg protein. The genotypes HC2, HC4 and HC10 particularly stand out amongst the single-crosses for this reason. The results prove that those genotypes with quality proteins increase two or three folds the lysine and tryptophan content found in the waxy and vitreous materials. The high quality protein single-crosses, except HC5, have kernels with 50 to 75% of vitreous endosperm, reason by which they could be considered as modified opaque-2 materials.

The near infrared transmission spectroscopy analysis (NIRT) uncovered that the total carbohydrates level of the CIG inbreds kernels varied between 68,0% to 72,9% whilst for the single-crosses HC it ranges from 69,0% to 71,5% and fits within the values usually reported for commercial maize hybrids in our country. The whole starch of some of the new CIG inbreds and single-crosses HC is constituted by 97,5% to 99,0% of amylopectin and stains light violet or orchid in presence of the Krisman's reagent. This fact suggests the presence of up to three doses of the wx^a allele in these materials whose genetic background includes genetic information of the synthetics V1 and V2 from Argentina.

The content and quality of the protein, oil and starch held within the kernels of the single-crosses HC together with their outstanding productivity implies that these materials may produce large amounts of these components per area unit and consequently be very competitive and give potential comparative advantages in the field of human and animal nutrition as well as in the transformation industries.

Keywords: *Zea mays* L, waxy, opaque-2, NIR, HPLC, gas chromatography, starch, oil, protein, thermal time, yield, parametric, multivariate analysis

Resum

ÍNDICE

ÍNDICE GENERAL

Contenido	Página
ÍNDICE DE TABLAS	
ÍNDICE DE FIGURAS	
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 CLASIFICACIÓN BOTÁNICA	1
1.2 SISTEMÁTICA DEL GÉNERO ZEA	5
1.3 DESCRIPCIÓN BOTÁNICA DE LA PLANTA	7
1.3.1 <i>Desarrollo vegetativo</i>	8
1.3.2 <i>Reproductivo</i>	12
1.3.2.1 <i>Inflorescencia masculina y flores estaminadas</i>	13
1.3.2.2 <i>Inflorescencia femenina y flores pistiladas</i>	15
1.3.2.3 <i>Grano</i>	21
1.3.2.3.1 <i>Cubiertas seminales</i>	21
1.3.2.3.2 <i>Nucelo</i>	22
1.3.2.3.3 <i>Endosperma</i>	22
1.3.2.3.4 <i>Embrión</i>	24
1.4 BIOLOGÍA FLORAL, ANTESIS Y FECUNDACIÓN	25
1.5 EL MAÍZ EN LA HISTORIA	28
1.6 ORIGEN DEL MAÍZ DOMESTICADO	32

ÍNDICE

1.7 ORIGEN POLIPLOIDE DEL MAÍZ	36
1.8 VARIABILIDAD Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL GÉNERO ZEA	37
1.9 IMPORTANCIA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL CULTIVO DE MAÍZ	40
1.10 EL CULTIVO DE MAÍZ EN LA REPÚBLICA ARGENTINA	45
1.11 SITUACIÓN Y PERSPECTIVA DEL CULTIVO DE MAÍZ	48
1.11.1 <i>Internacional</i>	48
1.11.2 <i>Argentina</i>	53
1.12 CALIDAD DEL GRANO DE MAÍZ	56
1.13 USOS E INDUSTRIALIZACIÓN DEL GRANO	57
1.13.1 <i>Generalidades</i>	57
1.13.2 <i>Usos del maíz como alimento humano</i>	59
1.13.3 <i>Maíces especiales y su uso como alimento humano</i>	61
1.13.4 <i>Maíces para consumo animal</i>	62
1.13.5 <i>Industrialización</i>	64
1.13.5.1 <i>Molienda húmeda</i>	64
1.13.5.2 <i>Molienda seca</i>	66
1.14 BREVE HISTORIA DE LA MEJORA GENÉTICA DEL MAÍZ	67
1.14.1 <i>En el mundo</i>	67
1.14.2 <i>En Argentina</i>	71

CAPÍTULO 2. DESARROLLO DE MAÍCES PARA USO ESPECIAL	74
2.1 CONSIDERACIONES GENERALES	74
2.2 HIPÓTESIS DE TRABAJO	75
2.3 OBJETIVOS	75
2.3.1 <i>Generales</i>	75
2.3.2 <i>Particulares o Específicos</i>	75
2.4. DESCRIPCIÓN DEL PROCESO DE DESARROLLO DE LOS MATERIALES	76
2.4.1 <i>Materiales de partida o fundacionales</i>	76
2.4.2 <i>Obtención de las nuevas líneas de maíz</i>	80
2.4.3 <i>Ensayos de aptitud combinatoria de las líneas</i>	88
2.4.4 <i>Efectos de la endocría continua (depresión por consanguinidad)</i>	89
CAPÍTULO 3. METODOLOGÍAS UTILIZADAS PARA DESCRIBIR Y EVALUAR A LOS NUEVOS MAÍCES PARA USO ESPECIAL	90
3.1 INTRODUCCIÓN	90
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS	93
3.2.1 <i>Materiales empleados</i>	93
3.2.2 <i>Localización, Diseño, Siembra y Mantenimiento de los Ensayos de evaluación</i>	93
3.2.3 <i>Evaluación y caracterización morfoagronómica de los materiales</i>	96
3.2.3.1 <i>Caracteres morfológicos</i>	97
3.2.3.1.1 <i>Planta y prolificidad</i>	97

ÍNDICE

3.2.3.1.2 <i>Espiga</i>	97
3.2.3.1.3 <i>Grano</i>	98
3.2.3.2 <i>Caracteres fisiológicos</i>	98
3.2.3.2.1 <i>Ciclo evolutivo</i>	98
3.2.3.2.2 <i>Rendimiento potencial mínimo de grano (RPMG)</i>	100
3.2.3.3 <i>Análisis estadístico de los datos agronómicos</i>	100
3.2.4 <i>Evaluación química de los materiales</i>	106
3.2.4.1 <i>Espectroscopia de infrarrojo cercano por reflectancia (NIR)</i>	108
3.2.4.2 <i>Estudios del almidón</i>	109
3.2.4.2.1 <i>Aislamiento, purificación y cuantificación del almidón por vía analítica</i>	109
3.2.4.2.2 <i>Fraccionamiento molecular del almidón mediante el método de la solubilidad diferencial en butanol:agua</i>	109
3.2.4.2.3 <i>Caracterización de los polisacáridos mediante espectrofotometría u.v.</i>	110
3.2.4.3 <i>Determinación de la calidad proteica mediante cromatografía líquida de alta resolución en fase reversa (RP-HPLC)</i>	111
3.2.4.4 <i>Análisis de la calidad de ácidos grasos mediante cromatografía en fase gaseosa</i>	113
CAPÍTULO 4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE LA EVALUACIÓN QUÍMICA	114
4.1 COMPOSICIÓN QUÍMICA Y CALIDAD DEL GRANO DE MAÍZ	114
4.2 ANÁLISIS DE LA COMPOSICIÓN DEL GRANO ENTERO DE LAS LÍNEAS ENDOCRIADAS CIG E HÍBRIDOS SIMPLES HC MEDIANTE ESPECTROSCOPIA DE INFRARROJO CERCANO POR REFLECTANCIA	114

4.2.1	<i>Determinación del contenido de aceite</i>	116
4.2.2	<i>Determinación del nivel proteico</i>	121
4.2.3	<i>Determinación del nivel de carbohidratos</i>	125
4.3	ANÁLISIS DE LA INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE DE LOS COMPONENTES QUÍMICOS DEL GRANO	
4.4	CORRELACIÓN FENOTÍPICA ENTRE COMPONENTES QUÍMICOS DEL GRANO	135
4.5	CALIDAD DEL ACEITE DEL GRANO DE LAS LÍNEAS ENDOCRIADAS CIG E HÍBRIDOS SIMPLES HC	136
4.6	CALIDAD DE LAS PROTEÍNAS DEL ENDOSPERMA DEL GRANO DE LAS LÍNEAS ENDOCRIADAS CIG E HÍBRIDOS SIMPLES HC	142
4.7	CALIDAD DEL ALMIDÓN CONTENIDO EN EL ENDOSPERMA DE LAS LÍNEAS ENDOCRIADAS CIG E HÍBRIDOS SIMPLES HC	157
4.8	ASPECTOS DE INTERÉS APLICADO	173
CAPÍTULO 5.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE LA EVALUACIÓN AGRONÓMICA POR CARACTERES MORFOLÓGICOS	175
5.1	CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE LAS LÍNEAS PURAS CIG	175
5.1.1	<i>Análisis de la varianza de los caracteres morfológicos</i>	183
5.2	CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE LOS HÍBRIDOS SIMPLES HC	186
5.2.1	<i>Análisis de la varianza y estimación de los parámetros genéticos para los caracteres morfológicos de los híbridos simples HC</i>	194

ÍNDICE

5.2.2 <i>Análisis de la estabilidad de los caracteres morfológicos en híbridos HC aplicando el coeficiente de variabilidad de Francis y Kannenberg (CV%)</i>	197
5.3 ASPECTOS DE INTERÉS APLICADO	201
CAPÍTULO 6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE LA EVALUACIÓN AGRONÓMICA POR CARACTERES DE CICLO A FLORACIÓN FEMENINA	203
6.1 EVALUACIÓN DEL CICLO EN DÍAS Y REQUERIMIENTO TÉRMICO A FLORACIÓN FEMENINA DE LAS LÍNEAS PURAS CIG	203
6.1.1 <i>Análisis de la varianza y determinación de parámetros genéticos para caracteres del ciclo a floración femenina en las líneas CIG</i>	209
6.1.2 <i>Evaluación de la estabilidad del ciclo a floración femenina de las líneas puras CIG mediante el coeficiente de variabilidad de Francis y Kannenberg (CV%)</i>	212
6.1.3 <i>Valoración de la interacción genotipo x ambiente para el número de días a R_1 en líneas CIG utilizando el análisis estadístico multivariado (AMMI)</i>	214
6.2 VALORACIÓN DEL CICLO A FLORACIÓN FEMENINA DE LOS HÍBRIDOS HC	216
6.2.1 <i>Estudio de la interacción genotipo x ambiente (IGA) para caracteres de ciclo en los híbridos HC</i>	221
6.2.1.1 <i>Análisis combinado de la varianza (ANAVA)</i>	221
6.2.1.2 <i>Análisis de estabilidad para caracteres de ciclo en híbridos HC mediante aproximación paramétrica</i>	227
6.2.1.2.1 <i>Medida de la estabilidad fenotípica aplicando el concepto estático</i>	227
6.2.1.2.2 <i>Análisis de regresión conjunta (JLR) para caracteres de ciclo a través de años y localidades</i>	230

6.2.1.2.3 <i>Análisis de estabilidad de los caracteres de ciclo mediante ecovalencia</i>	233
6.2.1.3 <i>Análisis de interacción genotipo x ambiente para caracteres caracteres de ciclo en híbridos HC aplicando un modelo estadístico multivariado</i>	237
6.2.2 <i>Efecto de la heterosis sobre caracteres de ciclo en híbridos HC</i>	244
6.3 ASPECTOS DE INTERÉS APLICADO	246
 CAPÍTULO 7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE LA EVALUACIÓN AGRONÓMICA POR CARACTERES DE RENDIMIENTO	 249
7.1 DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES EN LÍNEAS ENDOCRIADAS CIG	249
7.1.1 <i>Análisis de la varianza y determinación de parámetros genéticos para el rendimiento de las líneas puras CIG</i>	257
7.1.2 <i>Evaluación de la estabilidad del rendimiento de las líneas endogámicas CIG aplicando análisis univariado paramétrico y análisis multivariado</i>	259
7.2 DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES EN HÍBRIDOS SIMPLES HC	261
7.2.1 <i>Estudio de la interacción genotipo x ambiente (IGA) y estabilidad para el carácter rendimiento en los híbridos HC</i>	274
7.2.1.1 <i>Análisis combinado de la varianza (ANAVA)</i>	274
7.2.1.2 <i>Análisis de regresión conjunta (JLR) y de ecovalencia para el rendimiento a través de años y localidades</i>	277
7.2.1.3 <i>Aplicación del análisis multivariado al estudio de la interacción genotipo x ambiente para el carácter rendimiento en híbridos simples HC</i>	281
7.2.1.3.1 <i>Modelos de efectos principales aditivos e interacción multiplicativa (AMMI)</i>	281

ÍNDICE

7.2.1.3.2 <i>Modelos bidimensionales de regresión por sitio (SREG)</i>	286
7.2.2 <i>Efecto de la heterosis sobre el rendimiento de los híbridos HC</i>	288
7.2.3 <i>Análisis de agrupamiento de las cruzas simples HC</i>	294
7.3 ASPECTOS DE INTERÉS APLICADO	296
CAPÍTULO 8. USO POTENCIAL DE LOS HÍBRIDOS HC EN APLICACIONES INDUSTRIALES	299
8.1 DESARROLLO DE UNA EMULSIÓN BIOPLÁSTICA PARA LA INDUSTRIA COSMÉTICA A PARTIR DEL ALMIDÓN DEL HÍBRIDO WAXY HC1	299
8.2 USO POTENCIAL DE LOS HÍBRIDOS HC PARA PRODUCIR BIOCOMBUSTIBLE	301
CONCLUSIONES	308
BIBLIOGRAFÍA	312

ÍNDICE DE TABLAS

		Página
Tabla 1.1	Actualización de mega-ambientes de maíz según la normativa del Comité de especialistas del CIMMYT organizado en 1991	43
Tabla 1.2	Criterios agroclimáticos utilizados en la clasificación de medios ambientes del maíz de Doswell, Paliwal y Cantrell (1996)	43
Tabla 1.3	Descripción, regiones, países y sitios representativos asociados con mega-ambientes globales de maíz (ME)	44
Tabla 1.4	Evolución de la superficie cultivada, producción total y rendimiento por hectárea del cultivo de maíz en Argentina entre 1970 y 1998	54
Tabla 1.5	Posicionamiento de la Argentina en la última década como país productor y exportador a nivel mundial	55
Tabla 1.6	Uso del maíz en los países tropicales según región (Tomado de Paliwal, 2005)	58
Tabla 2.7	Características relevantes de los materiales base o fundacionales	78
Tabla 2.8	Características relevantes de las líneas puras incorporadas desde bancos de germoplasma	79
Tabla 2.9	Características de las cruza desarrolladas para ser utilizadas como materiales base o fundacionales	82
Tabla 2.10	Listado de 28 nuevas líneas puras desarrolladas a partir de diversos materiales y las cinco líneas utilizadas como testigos del ensayo	87
Tabla 2.11	Híbridos simples obtenidos a partir de la cruza de líneas CIG	88

ÍNDICE

Tabla 3.12	Esperanza de cuadrados medios (CM) del ANAVA combinado a través de años aplicado a las líneas endogámicas CIG	103
Tabla 3.13	Esperanza de cuadrados medios (CM) del ANAVA combinado a través de años aplicado a los híbridos simples HC	103
Tabla 4.14	Nivel medio de aceite de las líneas CIG ensayadas en tres ambientes	120
Tabla 4.15	Contenido medio de aceite de los híbridos HC ensayados en tres ambientes	121
Tabla 4.16	Nivel medio de proteína de las líneas CIG ensayadas en tres ambientes	124
Tabla 4.17	Contenido medio de proteína de los híbridos HC ensayados en tres ambientes	125
Tabla 4.18	Contenido medio de carbohidratos de las líneas CIG ensayadas en tres ambientes	127
Tabla 4.19	Contenido medio de carbohidratos de los híbridos HC ensayados en tres ambientes	128
Tabla 4.20	Resultados del análisis de la varianza combinado en años para los componentes químicos del grano de las líneas endogámicas CIG e híbridos simples HC ensayados en Llavallol (Prov. Bs. As., Argentina)	129
Tabla 4.21	Comparación de las medias ambientales estimadas para los componentes químicos del grano de los materiales genéticos ensayados en Llavallol (Prov. Bs. As., Argentina) mediante la prueba $t_{Student}$	130
Tabla 4.22	Valor de constancia (C) de los componentes químicos del grano de las líneas CIG e híbridos simples HC cosechados en Llavallol entre 2002/03 a 2004/05	131

Tabla 4.23	Composición porcentual de ácidos grasos del grano de las líneas endogámicas CIG	138
Tabla 4.24	Composición porcentual de ácidos grasos del aceite del germen de los híbridos HC	139
Tabla 4.25	Resultados del análisis de la varianza para composición de ácidos grasos del germen de los materiales analizados mediante cromatografía gaseosa	139
Tabla 4.26	Perfil de aminoácidos esenciales en proteínas del endosperma de las líneas endogámicas CIG	150
Tabla 4.27	Nivel de aminoácidos esenciales en proteínas del endosperma de los híbridos HC	152
Tabla 4.28	Nivel de aminoácidos esenciales en los tres grupos de híbridos HC	154
Tabla 4.29	Comparación de los niveles de aminoácidos esenciales entre los distintos grupos de híbridos HC ($t_{Student}$)	154
Tabla 4.30	Resultados del fraccionamiento molecular del almidón de las líneas endogámicas CIG	167
Tabla 4.31	Resultados del fraccionamiento molecular del almidón de los híbridos HC	168
Tabla 4.32	Medias y desvíos estándar correspondientes a las dos fracciones moleculares del almidón de los materiales analizados	168
Tabla 4.33	Diferencias estadísticas ($t_{Student}$) halladas entre los grupos de híbridos simples para nivel de amilosa y de amilopectina	168
Tabla 4.34	Diferencias estadísticas ($t_{Student}$) halladas entre los grupos de líneas endogámicas para nivel de amilosa y de amilopectina	169
Tabla 5.35	Medias, desviaciones estándar, MDS_{Fisher} y partición de la suma de cuadrados de los caracteres morfológicos de líneas puras evaluadas en tres ambientes	177

ÍNDICE

Tabla 5.36	Medias ambientales correspondientes a los caracteres morfológicos de las líneas puras ensayadas en Llavallol-Argentina (2002/03 a 2004/05)	180
Tabla 5.37	Medias grupales de los caracteres morfológicos de las líneas puras evaluadas en Llavallol-Argentina (2002/03 a 2004/05)	180
Tabla 5.38	Cuadrados medios y significancia de los caracteres morfológicos evaluados en líneas CIG (Llavallol, Argentina; 2002/03 a 2004/05)	184
Tabla 5.39	Valor del índice ambiental para diferentes caracteres morfológicos evaluados durante tres años en Llavallol (Prov. Bs. As., Argentina)	184
Tabla 5.40	Estimación de los componentes de la varianza de los caracteres morfoagronómicos evaluados en las líneas endogámicas CIG	184
Tabla 5.41	Valores de constancia para caracteres morfológicos de las líneas endogámicas CIG	185
Tabla 5.42	Medias, desvío estándar y MDS_{Fisher} para los caracteres morfológicos de los híbridos simples evaluados en nueve ambientes	189
Tabla 5.43	Medias grupales de los caracteres morfológicos de los híbridos HC evaluados en nueve ambientes	189
Tabla 5.44	Medias y $MDS_{Fisher 0,01}$ de los caracteres morfológicos de los híbridos simples evaluados en distintos ambientes	190
Tabla 5.45	Cuadrado medio y significancia de las características agronómicas de los híbridos HC evaluados	195
Tabla 5.46	Particionamiento de la suma de cuadrados de los rasgos agronómicos evaluados en híbridos HC	196
Tabla 5.47	Estimación de los componentes de la varianza de los caracteres morfológicos de híbridos HC	196

Tabla 5.48	Constancia estimada para los caracteres morfológicos de los híbridos HC evaluados en el período 2002/03 – 2004/05 en cuatro localidades	197
Tabla 6.49	Medias ambientales correspondientes a longitud de ciclo y tiempo térmico de las líneas puras CIG evaluadas en Llavallol	207
Tabla 6.50	Comparación mediante el coeficiente de variación (C.V.) y la desviación estándar en días (S_d) de los diferentes modelos de estimación de la longitud del ciclo a floración femenina de las líneas puras CIG	207
Tabla 6.51	Días a floración femenina y suma térmica hasta R_1 calculada mediante diferentes modelos (promedio de cinco años)	208
Tabla 6.52	Cuadrados medios y significancia correspondientes al ciclo en días y tiempo térmico hasta R_1 de las líneas puras CIG	210
Tabla 6.53	Partición de la suma de cuadrados (%SC) para la longitud del ciclo a R_1 de las líneas puras CIG	211
Tabla 6.54	Estimación de los componentes de la varianza para caracteres de ciclo en las líneas puras CIG	211
Tabla 6.55	Constancia de los caracteres de ciclo evaluados en las líneas puras CIG (2000/01 A 2004/05)	211
Tabla 6.56	Comparación de los modelos de estimación del ciclo a floración femenina utilizando el coeficiente de variación (C.V.) y la desviación estándar en días (S_d)	219
Tabla 6.57	Medias, desviación estándar y MDS_{Fisher} para ciclo en días calendario y tiempo térmico de los híbridos HC a través de doce ambientes	219
Tabla 6.58	Medias y $MDS_{Fisher 0,01}$ para ciclo en días calendario y tiempo térmico de los híbridos HC evaluados según agrupamiento ambiental	220

ÍNDICE

Tabla 6.59	Cuadrado medio y significancia para ciclo en días y tiempo térmico de los híbridos HC	224
Tabla 6.60	Partición de la suma de cuadrados (%) para ciclo en días y tiempo térmico hasta R_1 de los híbridos HC	224
Tabla 6.61	Estimación de los componentes de la varianza para el ciclo en días y tiempo térmico hasta floración femenina de los híbridos HC	225
Tabla 6.62	Índice ambiental (IA) calculado en base al número de días a R_1 de los híbridos HC (4 localidades; 2002/03 a 2004/05)	225
Tabla 6.63	Heredabilidad y repetibilidad (constancia) de los caracteres de ciclo evaluados en híbridos simples HC (2002/03 a 2004/05)	226
Tabla 6.64	Medidas paramétricas ($CV\%$, S^2_{xi}) y no paramétricas (Rango) univariadas para número de días a floración femenina	228
Tabla 6.65	Medidas paramétricas ($CV\%$, S^2_{xi}) y no paramétricas (Rango) univariadas para tiempo térmico a floración femenina	228
Tabla 6.66	Coefficiente de regresión (b_i) y desvíos desde la regresión (S^2_{di}) para días a R_1 de los híbridos HC ensayados en doce ambientes	233
Tabla 6.67	Coefficiente de regresión (b_i) y desvíos desde la regresión (S^2_{di}) para el tiempo térmico a R_1 de los híbridos HC ensayados en doce ambientes	233
Tabla 6.68	Valores de ecovalencia correspondientes a los caracteres de ciclo de los híbridos HC ensayados en cuatro localidades desde 2002/03 a 2004/05	235
Tabla 6.69	Correlaciones de rango de Spearman para estadígrafos de estabilidad calculados para número de días y tiempo térmico a floración femenina en doce ambientes	237

Tabla 6.70	Heterosis (%) correspondiente al número de días a R ₁ de los híbridos simples HC en relación al progenitor más precoz del cruzamiento	245
Tabla 6.71	Heterosis (%) correspondiente al tiempo térmico a R ₁ de los híbridos simples HC en relación al progenitor más precoz del cruzamiento	245
Tabla 7.72	Componentes de rendimiento evaluados en líneas endogámicas CIG cultivadas en Llavallol durante tres años consecutivos	254
Tabla 7.73	Medias grupales correspondientes a los componentes del rendimiento de las líneas endogámicas CIG	255
Tabla 7.74	Coeficientes de correlación fenotípica entre los componentes del rendimiento de las líneas CIG	255
Tabla 7.75	Determinación de las diferencias entre las medias ambientales del rendimiento y sus componentes en líneas CIG (<i>t_{Student}</i>)	255
Tabla 7.76	Rendimiento medio de las líneas endogámicas CIG ensayadas en un MET conducido en Llavallol-Argentina durante 2002/03 a 2004/05	256
Tabla 7.77	Cuadrados medios y su nivel de significancia correspondientes al rendimiento de las líneas CIG	258
Tabla 7.78	Partición de la suma de cuadrados (%SC) para el carácter rendimiento de las líneas CIG	258
Tabla 7.79	Estimación de los componentes de la varianza para rendimiento en las líneas CIG	258
Tabla 7.80	Componentes del rendimiento de los híbridos simples HC evaluados en Llavallol-Argentina	267
Tabla 7.81	Resultados del contraste de medias correspondientes a los componentes del rendimiento de los híbridos simples HC (<i>t_{Student}</i>)	268

ÍNDICE

Tabla 7.82	Diferencias entre las medias ambientales del rendimiento y sus componentes correspondientes a híbridos simples HC ($t_{Student}$)	268
Tabla 7.83	Coefficientes de correlación fenotípica entre los componentes del rendimiento de los híbridos de uso especial HC	268
Tabla 7.84	Rendimiento potencial anual y promedio de tres años de los híbridos HC ensayados en Llavallol-Argentina	269
Tabla 7.85	Rendimiento potencial anual y promedio de tres años de los híbridos HC ensayados en Castelar-Argentina	269
Tabla 7.86	Rendimiento potencial anual y promedio de tres años de los híbridos HC ensayados en Pergamino-Argentina	270
Tabla 7.87	Rendimiento potencial anual y promedio de tres años de los híbridos HC ensayados en Esperanza-Argentina	270
Tabla 7.88	Diferencias observadas entre las medias ambientales del rendimiento mínimo potencial de grano (RMPG)	271
Tabla 7.89	Diferencias observadas entre las medias grupales de RPMG correspondientes a cada localidad de evaluación	271
Tabla 7.90	RPMG medio de cada híbrido HC, medida de la estabilidad biológica ($CV\%$) y rangos	271
Tabla 7.91	Cuadrado medio y partición de la suma de cuadrados correspondientes al rendimiento de los híbridos simples HC evaluados en doce ambientes	276
Tabla 7.92	Esperanzas de los cuadrados medios de los diferentes componentes de la varianza calculados para el rendimiento de los híbridos simples HC	276
Tabla 7.93	Índices ambientales (IA) correspondientes a los doce ambientes del MET	276
Tabla 7.94	Coefficiente de regresión (b_i), desvíos desde la regresión (S^2_{di}) y medida de la ecovalencia para el rendimiento de los híbridos HC ensayados en un MET	279

Tabla 7.95	Correlaciones de rango de Spearman entre estadísticos de estabilidad del rendimiento calculados a través de doce ambientes	281
Tabla 7.96	Niveles de heterosis calculados a partir del progenitor de menor valor y acción génica predominante para el carácter rendimiento en doce cruzas simples evaluadas en un MET	291
Tabla 7.97	Niveles de heterosis calculados a partir del progenitor de mayor valor y acción génica predominante para el carácter rendimiento en doce cruzas simples evaluadas en un MET	291
Tabla 7.98	Niveles de LP-heterosis, HP-heterosis y acción génica predominante observada para el número de granos por hilera (Gr/H) de las cruzas simples HC ensayadas en Llavallol desde 2002/03 a 2004/05	292
Tabla 7.99	Niveles de LP-heterosis, HP-heterosis y acción génica predominante observada para el número de hileras de granos por espiga (HGE) de las cruzas simples HC evaluadas en Llavallol desde 2002/03 a 2004/05	292
Tabla 7.100	Niveles de LP-heterosis, HP-heterosis y acción génica predominante observada para el número de granos por espiga (NGE) de las cruzas simples HC evaluadas en Llavallol desde 2002/03 a 2004/05	292
Tabla 7.101	Niveles de LP-heterosis, HP-heterosis y acción génica predominante observada para el peso de 1000 granos (P_{1000}) de las cruzas simples HC evaluadas en Llavallol desde 2002/03 a 2004/05	292

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1.1 Clasificación utilitaria de Sturtevant (1899) basada en las características de la reserva hidrocarbonada del endosperma	3
Figura 1.2 Espigas y granos cortados longitudinalmente de las variedades de maíz incluidos en la clasificación de Sturtevant	4
Figura 1.3 Nueva taxonomía del género Zea según Doebley e Iltis (1980)	7
Figura 1.4 Sistema radicular del maíz	8
Figura 1.5 Arquitectura de la planta del maíz	10
Figura 1.6 Detalle de las distintas partes de la hoja	11
Figura 1.7 Inflorescencias del maíz	12
Figura 1.8 Detalle de la inflorescencia masculina o panoja	13
Figura 1.9 Estructura de las espiguillas estaminadas	13
Figura 1.10 Fases de madurez y características de la estructura de la panoja	14
Figura 1.11 Partes de la inflorescencia femenina o espiga	15
Figura 1.12 Detalle de las espiguillas pistiladas	16
Figura 1.13 Disposición de las espiguillas pistiladas en la espiga	17
Figura 1.14 Ubicación de la espiga en la planta	19
Figura 1.15 Estructura de la inflorescencia femenina o espiga	20
Figura 1.16 Estructura del grano de maíz	21
Figura 1.17 Estructura del embrión	25

Figura 1.18	Urna funeraria procedente de las altas tierras mexicanas, ca. 600 - 900 a.C.	29
Figura 1.19	Deidad zapoteca correspondiente al 600 – 800 a.C.	30
Figura 1.20	Diferencias entre maíz y teosinte	33
Figura 1.21	Teorías concernientes a la evolución del maíz	35
Figura 1.22	Diversidad hallada en el maíz cultivado en América	37
Figura 1.23	Distribución de los teosintes	39
Figura 1.24	Mapa mundial simplificado de mega-ambientes del cultivo de maíz según una aproximación por GIS	42
Figura 1.25	Mega-ambientes del maíz en Sudamérica según la clasificación de 1991 y con puntos de distribución del maíz cultivado según Hyman <i>et al.</i> (1998)	42
Figura 1.26	Distribución de las nueve regiones maiceras argentinas (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos de la República Argentina, 2007)	48
Figura 1.27	Cultivo de cereales: total mundial. Evolución porcentual entre las décadas del 50 y del 90	49
Figura 1.28	Estadísticas mundiales de maíz. Producción, consumo, existencias finales y relación existencias/consumo	51
Figura 1.29	Maíz: evolución del precio FOB Golfo y de la relación stock/consumo a nivel mundial y en EE.UU.	52
Figura 1.30	Precios de exportación de maíz y sorgo (precios FOB, dólares/tonelada)	52
Figura 1.31	Importancia de las exportaciones argentinas de maíz	55
Figura 1.32	Participación del maíz en el volumen total de granos producidos en Argentina	56

ÍNDICE

Figura 1.33	A. Esquema de la molienda húmeda; B. Esquema de la molienda seca	64
Figura 2.34	Esquema del método clásico de obtención de líneas endocriadas	84
Figura 4.35	Respuesta del rendimiento de aceite (concentración % sobre peso seco del grano) de los materiales genéticos ensayados en tres ambientes	132
Figura 4.36	Respuesta del rendimiento de proteína (concentración % sobre peso seco del grano) de los materiales genéticos ensayados en tres ambientes	133
Figura 4.37	Respuesta del rendimiento de carbohidratos (concentración % sobre peso seco del grano) de los materiales genéticos ensayados en tres ambientes	134
Figura 4.38	Mesa de luz y líneas endogámicas con granos de alta calidad proteica (CP) y textura variada	146
Figura 4.39	Corte transversal de espigas y granos de líneas CIG con diferente textura del endosperma por efecto de los genes <i>wx</i> , <i>o2</i> y sus modificadores	147
Figura 4.40	Corte longitudinal de espigas y granos de las líneas CIG con diferente textura del endosperma	148
Figura 4.41	Imágenes correspondientes a espigas de híbridos simples de alta calidad proteica con endosperma harinoso o vítreo (modificado)	153
Figura 4.42	Estructura elemental del almidón: Moléculas de α -D-Glucosa (a) y su derivado α -D-Glucopiranosido (b)	158
Figura 4.43	Estructura de las moléculas de amilosa (a) y de amilopectina (b)	159
Figura 4.44	Espigas y granos de materiales cerosos (<i>waxy</i>) y normales o vítreos	169

Figura 4.45	Espigas de líneas endogámicas e híbridos simples cerosos	170
Figura 4.46	Espectros de absorción de amilopectina de líneas endogámicas CIG e híbridos simples HC	171
Figura 4.47	Espectros de absorción de amilosa de líneas endogámicas CIG e híbridos simples HC	172
Figura 5.48	Valor medio y desviación estándar para el carácter altura de planta (AP) de las líneas CIG	181
Figura 5.49	Valor medio y desviación estándar para el carácter altura de inserción de la espiga superior (AIE) de las líneas CIG	181
Figura 5.50	Valor medio y desviación estándar para el carácter número de hojas (NH) de las líneas CIG	182
Figura 5.51	Valor medio y desviación estándar para el carácter número de hojas encima de la espiga superior(NHEE) de las líneas CIG	182
Figura 5.52	Valor medio y desviación estándar para el carácter número de espigas por planta (EP) de las líneas CIG	183
Figura 5.53	Valor medio del carácter altura de planta (AP)	191
Figura 5.54	Valor medio del carácter altura de inserción de la espiga (AIE) de los híbridos HC	191
Figura 5.55	Valor medio del carácter diámetro del tallo (DT) de los híbridos HC	192
Figura 5.56	Valor medio del carácter número de hojas (NH) de los híbridos HC	192
Figura 5.57	Valor medio del carácter número de hojas encima de la espiga superior (NHEE) de los híbridos HC	193
Figura 5.58	Valor medio del carácter número de espigas por planta (EP) de los híbridos HC	193

ÍNDICE

Figura 5.59	AP media (cm.) versus CV% correspondiente a los híbridos simples HC evaluados en nueve ambientes	198
Figura 5.60	AIE media (cm.) versus CV% correspondiente a los híbridos simples HC evaluados en nueve ambientes	198
Figura 5.61	DT medio (cm.) versus CV% correspondiente a los híbridos simples HC evaluados en nueve ambientes	199
Figura 5.62	NH medio (cm.) versus CV% correspondiente a los híbridos simples HC evaluados en nueve ambientes	199
Figura 5.63	NHEE medio (cm.) versus CV% correspondiente a los híbridos HC evaluados en nueve ambientes	200
Figura 5.64	EP medio (cm.) versus CV% correspondiente a los híbridos simples HC evaluados en nueve ambientes	200
Figura 6.65	Número de días a floración femenina (R_1) registrados en las líneas CIG ensayadas durante cinco años en Llavallol - Argentina	209
Figura 6.66	Ciclo en días versus CV% de las líneas CIG evaluadas desde 2000/01 a 2004/05	212
Figura 6.67	Tiempo térmico expresado en CHU versus CV% de las líneas CIG evaluadas desde 2000/01 a 2004/05	213
Figura 6.68	Tiempo térmico expresado en GDD versus CV% de las líneas CIG evaluadas desde 2000/01 a 2004/05	213
Figura 6.69	Ciclo en días a R_1 versus las coordenadas de genotipos y ambientes del IPCA1 correspondientes a un ensayo multiambiental de líneas puras de maíz	215
Figura 6.70	Tiempo térmico (CHU) a R_1 versus las coordenadas de genotipos y ambientes del IPCA1 correspondientes a un ensayo multiambiental de líneas puras de maíz	216
Figura 6.71	Tiempo térmico (CHU) de los híbridos HC a través de los doce ambientes de evaluación	226

Figura 6.72	Número de días a R_1 versus CV% correspondiente a híbridos HC evaluados en cuatro localidades desde 2002/03 a 2004/05	229
Figura 6.73	Tiempo térmico (CHU) a R_1 versus CV% de los híbridos HC evaluados en cuatro localidades desde 2002/03 a 2004/05	230
Figura 6.74	Coefficiente de regresión (b_i) versus número de días (a) y tiempo térmico expresado en CHU (b)	234
Figura 6.75	Número de días y tiempo térmico (CHU) versus las coordenadas de genotipos y ambientes del IPCA1-Modelo AMMI1	242
Figura 6.76	Gráfico bidimensional asociado al modelo SREG-GGE para Número de días y Tiempo térmico (CHU)	243
Figura 7.77	Rendimiento medio (Kg/ha) versus CV% de las líneas puras evaluadas durante 3 años en Llavallol–Argentina	259
Figura 7.78	Rendimiento medio (Kg/ha) versus las coordenadas de genotipos y ambientes del IPCA1 – Modelo AMMI1	261
Figura 7.79	Rendimiento medio (RPMG) en Kg/ha versus CV% de los híbridos HC ensayados en doce ambientes	272
Figura 7.80	Respuesta específica de los híbridos simples HC a los diferentes ambientes de evaluación	272
Figura 7.81	Espigas de los híbridos simples HC y el testigo ACA 2000 ensayados en doce ambientes	273
Figura 7.82	Coefficiente de regresión (b_i) versus rendimiento medio de los híbridos simples HC a través de doce ambientes de evaluación	279
Figura 7.83	Gráfico bidimensional asociado al modelo AMMI2 para el carácter rendimiento de los híbridos HC evaluados a través de un MET	285
Figura 7.84	Rendimiento medio versus las coordenadas de genotipos y ambientes del IPCA1 – Modelo AMMI1	285

ÍNDICE

Figura 7.85	Rendimiento genotípico por ambiente de los híbridos HC versus las coordenadas ambientales sobre el eje IPCA1 - Modelo AMMI1	286
Figura 7.86	Gráfico bidimensional asociado al modelo SREG-GEE para rendimiento de los híbridos simples HC	287
Figura 7.87	Dendrograma resultante del análisis de agrupamiento para los híbridos HC aplicando el algoritmo UPGMA sobre la matriz de distancias Euclídeas	295

Capítulo 1

INTRODUCCIÓN GENERAL



1.1 CLASIFICACIÓN BOTÁNICA

El maíz es una *espermatofita* perteneciente a la Familia *Gramineae* (= *Poaceae*), cuyos nombres vulgares o colectivos son: *pastos, gramillas, cañas, cereales, zacates* (México). Dentro de esta Familia, se ubica en la Subflía. *Panicoideas* porque la articulación del ráquis con la espiguilla está por debajo de las glumas y por ende éstas no son persistentes. Por tener flores diclino-monoicas se lo incluye en la Tribu Maídeas (*Maydeae* = *Tripsacaceae* Hitchc. = *Zeacées* G. Roberty).

1. **Familia:** Gramíneas
2. **Subflía.:** Panicoideas
3. **Tribu:** Maídeas
4. **Género:** *Zea*
5. **Especie:** *mays* L.
6. **subespecie:** varias
7. **Nombres vulgares:** *maíz, mahí, acecintle, cincocopi, teosinte, teosintle, etc.*

La clasificación botánica de los tipos de maíz existentes resulta compleja y presenta dificultades en la definición de líneas de demarcación nítidas entre las diversas poblaciones del género *Zea*, monoico y alógamo, en el cual es frecuente el flujo genético entre poblaciones distantes lo que no facilita la adopción de los módulos clasificatorios generalmente utilizados para los géneros y especies botánicas. Desde que el maíz se introdujo en Europa, en la época de los herboristas del Renacimiento, se intentaron varias clasificaciones como por ejemplo las de Bonafous (1836), Sturtevant (1899) y Kuleshov (1929) (Figuras 1.1 y 1.2). Las clasificaciones se basaron fundamentalmente en algunos caracteres del grano y de la espiga lo que resultó útil al permitir encasillar a las variedades estudiadas pero dejó abierto el problema taxonómico intraespecífico porque las clases individualizadas de esta manera comprenden tipos disímiles en cuanto a origen pero no

por sus características morfológicas, biológicas y de adaptabilidad. Por lo tanto, no pudo delinearse hasta ahora una clasificación natural del maíz apta para encuadrar completamente las diversas formas conocidas y que no se limite a subdividir las artificialmente sobre la base de unos pocos caracteres y sin hacer evidentes las relaciones de parentesco y de origen.

El profundo conocimiento de genética básica, citología y genética de poblaciones permitió a Anderson y Cutler (1942) proponer una nueva aproximación al problema de clasificación del maíz, a través del uso de elementos propios de la botánica, genética y arqueología. En contraposición a la clasificación un tanto artificial de Sturtevant, fundada sobre diferencias discriminantes entre caracteres monogénicos, se pone en evidencia que una clasificación natural debe basarse en la valoración de todo el genoma, integrando el máximo número de caracteres hereditarios.

Desde el punto de vista de la clasificación de las diversas formas de la especie, puede ser que una clasificación natural no resulte superior a cualquier otra clasificación artificial, pero definitivamente resulta infinitamente más válida como medio apto para definir las relaciones filogenéticas e individualizar la dirección de la evolución de cualquier especie. También quedó definitivamente demostrada la gran importancia que tiene el recuento citológico del número y posición de *knobs* en la fase de paquiteno como complemento de características biométricas utilizadas con fines clasificatorios por autores como Mangelsdorf y Smith (1949) y Longley (1939). El examen de numerosas poblaciones regionales permitió a Brown (1949), Mc Clintock (1960), Longley y Kato (1965), entre otros, corroborar la hipótesis sobre la existencia de relaciones filogenéticas entre razas y variedades.

El primer estudio sistemático moderno de las razas de maíz en el hemisferio occidental fue realizado por Wellhausen *et al.* (1951), quienes clasificaron una enorme cantidad de material recolectado en México en grupos de razas. Esta clasificación se basó en estudios genéticos, citológicos, morfológicos y arqueológicos. El análisis de los datos permitió proponer relaciones filogenéticas entre las razas descritas y también hacer una subdivisión en razas primitivas, derivadas, introducidas e incipientes. Con posterioridad y tomando como modelo esta monografía, en la mayoría de los países latinoamericanos se inició la colección y estudio del germoplasma local de maíz, al principio con el auspicio de la Fundación Rockefeller y luego de la FAO e IPGRI (ex IBPGR).

Figura 1.1: Clasificación utilitaria de Sturtevant (1899) basada en las características de la reserva hidrocarbonada del endosperma.

A. CARIOPSE DESNUDO

- B.** Cariopses de textura blanda y harinosa con una porción córnea muy delgada a los lados. Se colorean de azul-violeta con iodo. Granos medianos a grandes; aovados o acuminados.

subesp. AMYLACEA (maíz Capia)

- BB.** Endosperma vítreo en la zona externa y harinoso rodeando al embrión.

- C.** Granos aovados o acuminados; turgentes y duros; el endosperma córneo ocupa las partes laterales y superior.

- D.** Endosperma almidonoso; se colorea azul-violeta con iodo; granos lustrosos.

- E..** Endosperma córneo en la periferia, porción central harinosa. Granos cuneiformes, aovados o globosos; revientan con dificultad por el calor.

subesp. INDURATA (maíz duro o "Flint")

- EE.** Endosperma casi totalmente córneo, sólo una pequeña porción harinosa rodeando el embrión. Granos que revientan fácilmente por el calor.

- F.** Granos aovados o cuneiformes; muy duros; de 4 a 6 mm. de largo.

subesp. MICROSPERMA (maíz Perla)

- FF.** Granos cónicos, fusiformes o rostrados; de 6 a 8 mm. de largo.

subesp. ORYZAEA (maíz Pisingallo o Popcorn)

- DD.** Endosperma ceroso, formado por un hidrato de carbono que por acción del iodo se colorea de castaño rojizo o rojo violáceo. Granos opacos.

subesp. CERATINA (maíz ceroso o Waxy)

- CC.** Granos aovados o cuneiformes; deprimidos o rugosos en la parte superior.

- D.** Endosperma córneo a los costados del grano, parte mediana hasta la extremidad superior harinosa; toma coloración azul con el iodo. Granos en forma de diente.

subesp. INDENTATA (maíz dentado o Diente de caballo)

- DD.** Endosperma translúcido y dextrinoso; toma coloración rojiza con el iodo. Granos rugosos y dulces.

- E.** Endosperma totalmente dextrinoso o con una reducida porción harinosa rodeando el embrión. Granos rugosos cuando secos.

subesp. SACCHARATA (maíz dulce o Maizón)

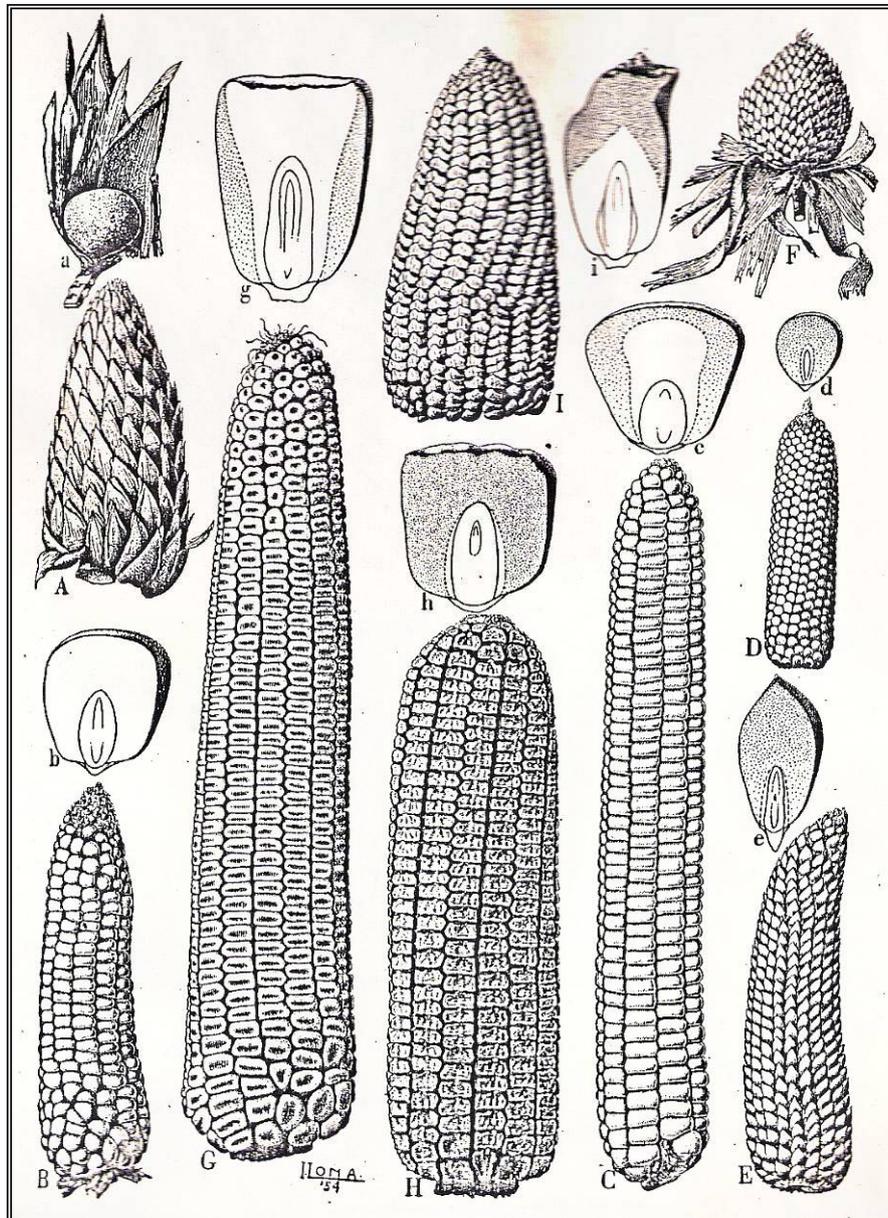
- EE.** Endosperma dextrinoso en las partes laterales y superior del grano, harinoso en los dos tercios interiores rodeando el embrión.

subesp. AMYLEASACCHARATA (maíz Chullpi)

AA. CARIOPSE VESTIDO. CADA GRANO ENVUELTO POR GLUMAS Y GLUMELAS

subesp. TUNICATA (maíz Tunicado o Pod corn)

Figura 1.2: Espigas y granos cortados longitudinalmente de las variedades de maíz incluidas en la clasificación de Sturtevant.



Zea mays. **A.** v. *tunicata* (maíz vestido); a, grano parcialmente descubierto. **B.** v. *amylacea* (maíz amiláceo); b, grano. **C.** v. *indurata* (maíz vítreo o flint); c, corte del grano (periferia= endosperma córneo). **D.** v. *minima* (maíz perla); d, corte del grano (en gris= endosperma córneo). **E.** v. *oryzaea* (maíz pisingallo o pisinga); e, corte del grano (en gris= endosperma córneo). **F.** v. *oryzaea* (maíz mora). **G.** v. *indentata* (maíz dentado o diente de caballo); g, corte del grano (en gris= endosperma córneo). **H.** v. *rugosa* o *saccharata* (maíz dulce); h, corte del grano (en gris= endosperma dextrinoso). **I.** v. *amyleasaccharata* (maíz Chulpi); i, corte del grano (en gris= endosperma dextrinoso). En todos los casos la parte blanca que rodea el embrión representa el endosperma harinoso. Espiga ½ tamaño natural, granos x 2. (Tomado de Parodi L, 1987)

1.2 SISTEMÁTICA DEL GENERO ZEA

El género *Zea* comprende una única subespecie cultivada (*Z. mays* L ssp. *mays*) y varias especies y subespecies silvestres vulgarmente conocidas como Teosintes. Pertenece a la tribu Maydeae, que también incluye al género *Tripsacum* (originario de América) y cinco géneros originarios de Oriente. Entre las Maídeas orientales, sólo el género *Coix* (de India) tiene alguna importancia en el sur y el sudeste de Asia (Jugenheimer, 1985; Koul y Paliwal, 1964; Kumar y Sachan, 1991); es usado como cultivo forrajero y con sus semillas se hacen rosetas para bocadillos. Los otros cuatro géneros de las Maydeas orientales, *Schleracne*, *Polytoca*, *Chionachne* y *Trilobachne* no tienen, por el momento, mayor importancia económica.

Hasta 1980, la Tribu Maydeae también comprendía al género *Euchlaena* (genéricamente Teosintes), pero la nueva sistemática de las maídeas debida a Doebley & Iltis (1980) e Iltis & Doebley (1980) agrupa a los Teosintes y al Maíz bajo el mismo género *Zea* y así desaparece de la clasificación sistemática moderna el género *Euchlaena*. El origen de la especie cultivada es desconocido hasta hoy. Sin embargo, el hombre la ha manipulado desde muy antiguo basándose en su capacidad alimenticia. Este proceso hizo que el maíz, se haya ido modificando a través de milenios, resultando la planta actual una monstruosidad biológica, que en casi nada se parece a sus ancestros. Unos 10.000 años atrás, las sociedades humanas de todo el planeta comenzaron su proceso de transición desde la caza y recolección hacia la agricultura y aproximadamente unos 6.000 años después ya habían completado la domesticación de las principales especies de cultivo en las que se basa la supervivencia humana, entre ellas se incluye el arroz, el trigo y el maíz. Estudios recientes sugieren que diversas etapas del desarrollo de las plantas fueron blancos específicos de la selección del hombre, con lo cual puede decirse que pequeños ajustes génicos (i.e. la selección intuitiva de algunas mutaciones con efectos fenotípicos relevantes en el contexto de ciertas combinaciones génicas), que comenzaron en el período neolítico condujeron a la revolución agrícola (Doebley *et al.*, 2006).

¿Cuál fue la naturaleza del maíz silvestre o primitivo del cual surgió la multitud de formas presentes hoy día?. ¿Cuándo, donde y cómo, una especie tan “dura” que podía sobrevivir por sí misma en estado silvestre, fue convertida a una planta cultivada tan especializada y tan dependiente del hombre que pronto desaparecería de la faz de la tierra sin su ayuda? (Wilkes, 1985; Galinat, 1988; Dowsell *et al.*, 1996). Estas preguntas forman parte de algunos de los más intrigantes misterios de la actualidad. Un misterio que ocupa la

atención de arqueólogos y etnólogos que saben que las civilizaciones de México, América Central y Perú estaban basadas en la cultura del maíz; botánicos, genetistas y citólogos que se dieron cuenta que la solución a este problema surgirá de echar luz sobre los procesos de evolución bajo domesticación. El maíz brinda el mejor ejemplo de cómo la investigación genética y arqueológica conducidas en paralelo pueden combinarse para brindar una descripción razonablemente detallada y comprensiva del proceso inicial de domesticación y la posterior dispersión geográfica de una especie (Doebley *et al.*, 2006).

En base a caracteres de la panoja, Doebley e Iltis (1980) e Iltis y Doebley (1980) dividieron al género *Zea* en dos secciones: la sección *Luxuriantes* (Doebley e Iltis), que incluye a las especies perennes *Zea diploperennis* (Doebley y Guzman), *Zea perennis* (Hitch.) (Reeves y Mangelsdorf) y a la especie anual *Zea luxurians* (Durieu y Ascherson, Bird) y la sección *Zea* consistente en una sola especie anual y polimórfica *Zea mays* L. Ellos reconocieron tres subespecies dentro de *Zea mays* L.: *Zea mays* ssp. *mays* (maíz), *Zea mays* ssp. *mexicana* (Teosinte anual) y *Zea mays* ssp. *parviglumis*, esta última con dos variedades: *Zea mays* ssp. *parviglumis* var. *parviglumis* (Teosinte Balsas) y *Zea mays* ssp. *parviglumis* var. *huehuetenanguensis* (Teosinte Huehuetenango). Posteriormente, Doebley (1990) basándose en diferencias en la constitución isoenzimática, morfológica y en también en su distribución geográfica, le asignó a estas dos variedades la categoría de subespecies. Todos los taxones mencionados poseen $2n=20$ cromosomas excepto *Zea perennis* que posee $2n=40$ (Figura 1.3). El equipo de trabajo conducido por el Profesor J.F. Doebley sostiene que si bien el maíz y sus parientes silvestres cercanos, los teosintes, difieren notoriamente en la estructura de sus inflorescencias femeninas, algunas variedades de teosinte no pueden distinguirse citológicamente del maíz y son capaces de dar híbridos completamente fértiles con él. Los análisis moleculares han permitido identificar una forma de teosinte (*Zea mays* ssp. *Parviglumis*) como el ancestro del maíz (Clark *et al.*, 2006). Los análisis de la herencia de caracteres morfológicos que distinguen al maíz de teosinte indican que están bajo control de genes múltiples que exhiben herencia de tipo cuantitativo. Sin embargo, estos análisis también permitieron identificar a unos pocos QTLs con efecto mayor que representan innovaciones clave durante el proceso de domesticación del maíz (Doebley, 2004). Varios estudios genéticos demostraron que un gen denominado *tb1* (*teosinte branched 1*) fue uno de los blancos “predilectos” de la selección humana durante el proceso de domesticación de la especie cultivada. Se observó que la diversidad de secuencia en la región reguladora en 5’ respecto a la secuencia codificadora de *tb1* es extraordinariamente baja (Wang *et al.*, 1999). Ello indica que la selección ejercida sobre el gen *tb1* tuvo un mínimo impacto en las regiones cromosómicas vecinas (Clark, 2004). El polimorfismo en la región 5’ es

consistente con la ocurrencia de nuevas mutaciones que siguieron a la fijación de un pequeño número de haplotipos de *tb1* durante la domesticación (Clark *et al.*, 2005,2006).

Figura 1.3: Nueva taxonomía del género *Zea* según Doebley & Iltis (1980).

I. SECCION LUXURIANTES (Doebley & Iltis)

Zea diploperennis (perenne, 2n:20). Teosinte diploperenne

Z. perennis (perenne, 2n:40). Teosinte perenne

Z. luxurians (anual, 2n:20). Teosinte de Guatemala

II. SECCION ZEA (Doebley & Iltis)

Zea mays L. (2n:20). Teosintes anuales y maíz de cultivo

Z. mays L. ssp. mays (2n:20). Maíz

Z. mays L. ssp. mexicana (2n:20). Teosinte anual o Teosinte de México. Varias razas

Z. mays L. ssp. parviglumis (2n:20)

Z. mays L. ssp. parviglumis var. parviglumis (2n:20). Teosinte Balsas

Z. mays L. ssp. parviglumis var. huehuetenanguensis (2n:20). Teosinte

1.3 DESCRIPCIÓN BOTÁNICA DE LA PLANTA

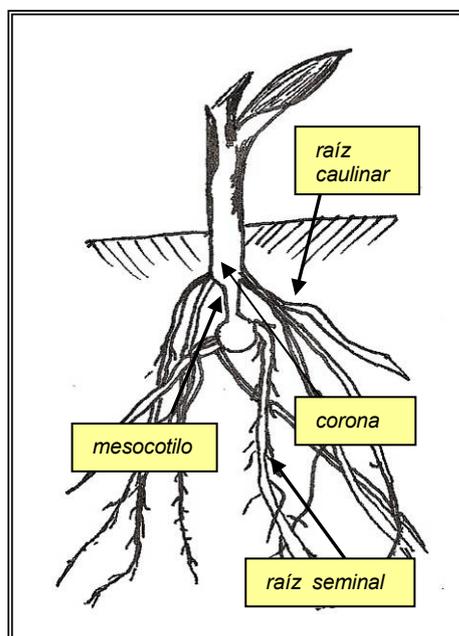
De todas las plantas del Nuevo Mundo que provocaron la curiosidad y admiración de los herboristas inmediatamente posteriores a Colón, ninguna resultó tan intrigante como el maíz. Las espigas y también en un grado ligeramente menor, las panojas, resultaron desconcertantes para los estudiosos de ese período y continuaron provocando perplejidad en los botánicos por más de cuatro siglos. En la traducción de Dodoens de 1619 del *Nuevo Herbario* de Lyte es donde se pueden reconocer más vívidamente expresadas las peculiaridades de la planta de maíz. Allí se describe al maíz como *una maravillosa y extraña planta, que no recuerda a ningún otro tipo de grano, ya que lleva sus semillas descubiertas en un lugar diferente de aquél en el cual crecen las flores, lo cual es contra la naturaleza de todas las otras plantas, que portan sus frutos donde han crecido las flores*. Además Lyte agrega: *en lo alto de sus tallos crecen ociosas e infértiles espigas, que no llevan nada más que flores*. Los botánicos reconocen esta descripción, como la de una planta diclino monoica, es decir, que lleva los sexos separados en distintas inflorescencias dentro del mismo pie.

A pesar de existir descripciones más recientes, las realizadas por Hector (1936), Kiesselbach (1949) y Weatherwax (1955), pueden calificarse como excelentes y detallistas.

1.3.1 Desarrollo vegetativo

El maíz es un cereal anual, ahora sólo conocido bajo cultivo. Es una espermatofita monocárpica anual porque sólo florece una vez antes de morir y su ciclo vegetativo dura menos de un año.

Figura 1.4: Sistema radicular del maíz.



Existe una enorme y marcada variación fenotípica en la especie. Presenta raíces fibrosas de tres tipos: seminales, adventicias y de anclaje. Por lo general, el sistema radicular del maíz se extiende lateralmente hasta casi 1 m. y puede alcanzar 2,20 m. de profundidad. Las raíces seminales nutren a la planta durante los primeros estadios. Posteriormente, a partir de los nudos basales (*corona*) crecen raíces adventicias permanentes por debajo del nivel del suelo. Al finalizar el panojamiento, de los primeros nudos por encima del suelo brotan verticilos radicales que penetran en el suelo y que conforman el sistema radicular de anclaje (Figuras 1.4 y 1.5). La altura de los tallos varía desde 50-60 cm. hasta 4,20 m. Existen formas enanas. Los tallos presentan nudos y

entrenudos bien marcados. El tallo es más grueso en la base de los nudos, donde se encuentra el tejido meristemático responsable del crecimiento en longitud. Los entrenudos inferiores son cortos, pero se alargan hacia la parte superior del tallo, donde también resultan más finos. Nudos y entrenudos son sólidos. Del lado de la hoja, los tallos presentan una hendidura, alterna en cada nudo. El último nudo termina en una panoja. En el maíz existe una yema en la axila de cada hoja. Las yemas de los nudos inferiores (1,2 y 3), generalmente no se desarrollan. Las yemas de los nudos situados inmediatamente debajo del suelo eventualmente pueden originar macollos. Las yemas de los nudos superiores, especialmente las correspondientes a las hojas más grandes, forman las ramificaciones pistiladas (espigas), cuyo número depende de la variedad y el espaciamiento (Figura 1.5).

La hoja del maíz presenta varias modificaciones: *cotiledón*, *coleoptile*, *hojas de follaje*, *prófilos*, *chalias* y *brácteas de las inflorescencias*. Las hojas de follaje se disponen alternadamente con una divergencia de 180° (filotaxia dística conspicua, ver Figura 1.5) y su número varia de 8 a 20. La vaina de la hoja está adherida al nudo y envuelve al entrenudo por una distancia variable. Es entera en su parte inferior pero hendida en su porción superior. La vaina de un nudo se sobrepone con la del siguiente. Pueden ser glabras o pubescentes, pero los márgenes siempre son glabros en la parte inferior y a menudo con flecos bien marcados y pelos en la porción superior (Figura 1.6). La lámina es continua con la vaina, es una estructura delgada, lanceolada y terminada en un ápice agudo. Su longitud puede variar desde 0,4 a 1,0 m. y su ancho desde 4 a 10 cm y puede presentar repliegues u ondulaciones a lo largo de sus bordes y en la base. La lámina está atravesada por una nervadura central prominente de color amarillento. Numerosas venas más pequeñas se distribuyen paralelamente a la nervadura central. Se anastomosan en la base y ápice, y al igual que en el trigo existen haces vasculares que permiten la conexión transversal. La lámina tiene una superficie levemente ondulada y puede ser glabra o pubescente (Figura 1.6).

La lígula es una formación membranosa que crece a partir de la epidermis en la unión de vaina y lámina, es incolora, mide aproximadamente 6 mm y se ubica rodeando muy de cerca al tallo. La base de la hoja se contrae y luego se expande formando como dos lóbulos laterales, genéricamente denominados aurículas (Figura 1.6). En determinados genotipos pueden estar ausentes o pobremente desarrollados. La primera hoja que aparece en cada ramificación (*incluyendo las pistiladas*) está muy modificada y se denomina *prófilo*. Tiene forma de vaina con dos quillas prominentes.

Las hojas generalmente son de color verde (*claro, medio u oscuro*) pero pueden observarse coloraciones púrpuras, rojizas o marrones al igual que en las chalias, tallos y panojas. La coloración anormal de la hoja se debe a un tipo de clorofila defectiva y es bastante común. Las anomalías clorofilianas pueden ser de dos tipos: aquéllas que aparecen en la plántula y las que se manifiestan en la madurez. Existe un gran número de genes responsables de estas coloraciones anormales y las diferentes interacciones entre ellos provocan una amplia variedad de expresiones. La planta verde (normal) es portadora de alelomorfos dominantes de todas estas anomalías esencialmente letales.

Figura 1.5: Arquitectura de la planta de maíz.

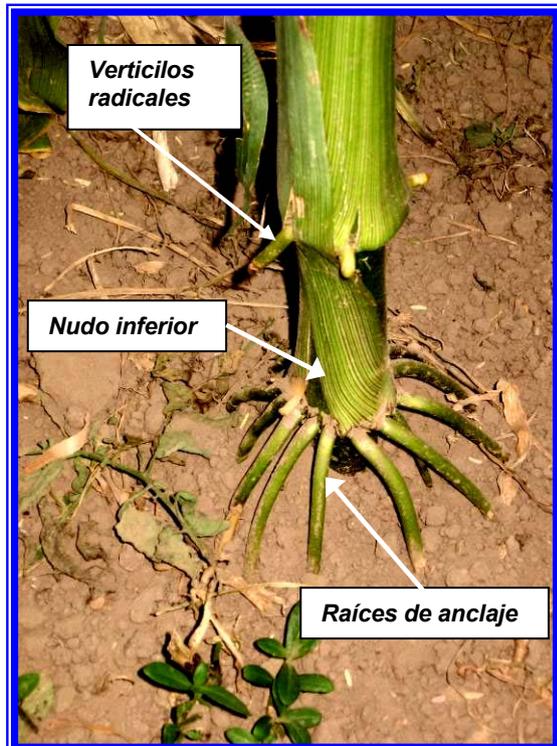
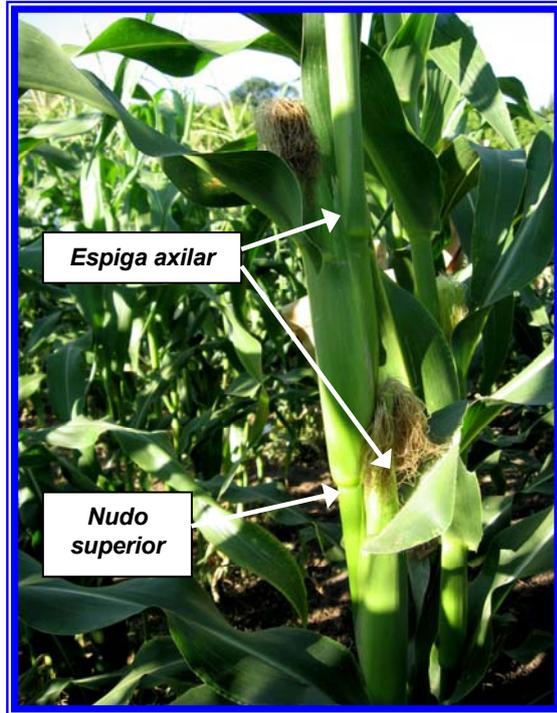
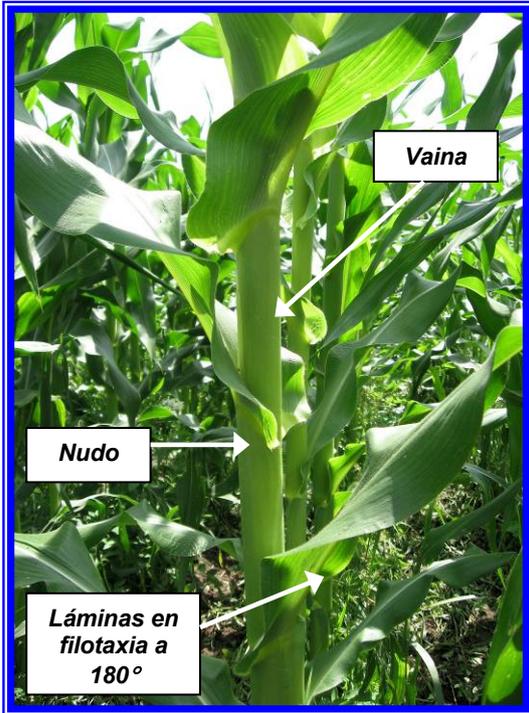
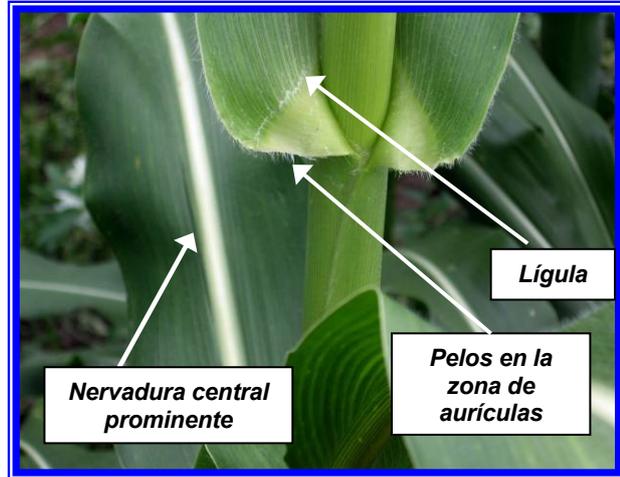
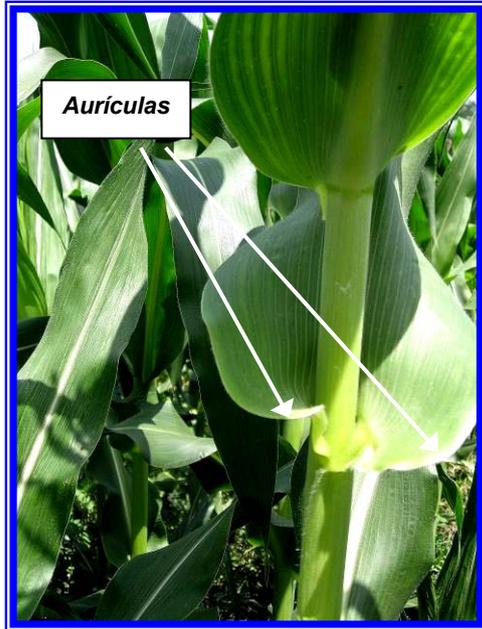
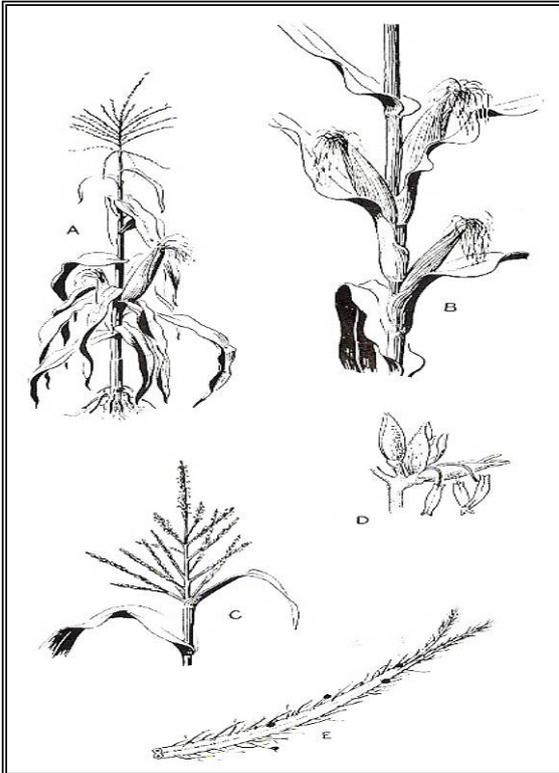


Figura 1.6: *Detalle de las distintas partes de la hoja.*



1.3.2 Reproductivo

Figura 1.7: Inflorescencias del maíz.



a. Planta entera, b. Inflorescencia femenina (espiga), c. Inflorescencia masculina (panoja), d. Anteras, e. Estigma (Tomado de Mangelsdorf P, 1974)

El maíz tiene sus estambres y pistilos ubicados en inflorescencias separadas dentro de la misma planta y esta característica lo hace peculiar entre el resto de los cereales. Como las flores unisexuadas de sexo diferente están presentes dentro del mismo individuo, se dice que es una especie diclino-monoica (Figura 1.7). El polen se produce sólo en la inflorescencia estaminada y el saco embrionario en la inflorescencia pistilada.

La mayoría de las *Gramineae* tienen flores perfectas que contienen ambos sexos dentro de la misma flor. Sin embargo, la monoecia no es rara en esta Familia y es propia de todas las especies de la Tribu *Maydeae*, a la cual pertenece el maíz. En realidad esta es la característica más notoria de la Tribu, y en ella se basaron los taxónomos a la hora de hacer la clasificación. La reproducción sexual de las

angiospermas, involucra la formación de las flores como órganos reproductivos. La mayoría de las angiospermas, tienen flores bisexuadas con estambres y pistilo dentro de una flor simple. Sin embargo, algunas especies tienen flores unisexuadas. El proceso que da origen a la formación de flores unisexuadas es conocido como determinación del sexo. Desde una perspectiva evolucionista, el desarrollo de flores unisexuadas puede ser considerado como una forma de promover la alogamia aunque la unisexualidad no es el único o más prevalente mecanismo de alogamia encontrado en las angiospermas.

1.3.2.1 Inflorescencia masculina y flores estaminadas

Las espiguillas estaminadas se disponen en una panoja situada en el extremo terminal del tallo (Figuras 1.8 y 1.10). El eje central de la inflorescencia es una prolongación del eje principal del tallo y en su parte inferior tiene varias ramificaciones laterales dispuestas helicoidalmente. Las espiguillas se disponen sobre el eje central en varias hileras (4 a 11), o sea que el eje central de la panoja es polístico. En cambio, en las ramificaciones laterales de la panoja las espiguillas se disponen sólo en dos hileras, por lo cual son dísticas (Figura 1.10, e-f). Cada hilera consiste de un par de espiguillas iguales, salvo que una es sésil y la otra pedicelada. Cada espiguilla posee en su base un par de glumas de tamaño similar aunque ligeramente más largas que la misma espiguilla. Las glumas tienen 7 a 12 nervios, son glabras excepto en los márgenes y en el ápice donde existen unos pelos cortos y finos. La gluma exterior o inferior cubre ligeramente a la interior o superior.

Figura 1.8: Detalle de la inflorescencia masculina o panoja.

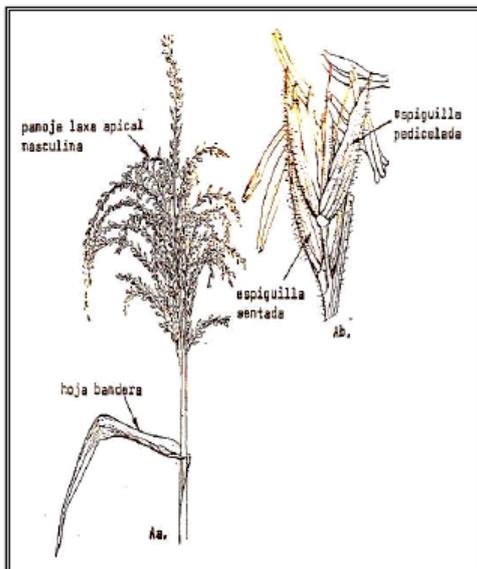
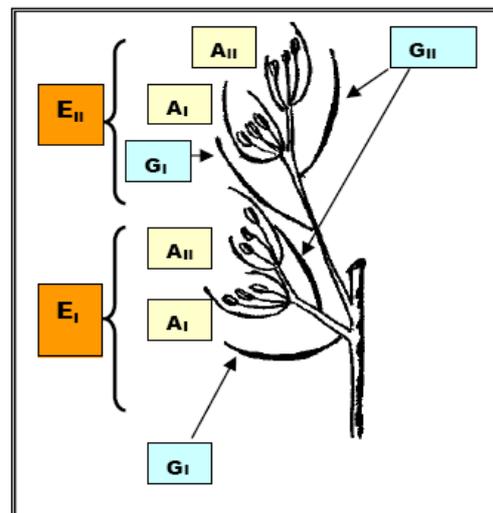


Figura 1.9: Estructura de las espiguillas estaminadas.



Panoja terminal con espiguillas (E_I y E_{II}) por pares, una sésil y otra pedicelada; antecios (A_I y A_{II}), a veces uno de ellos atrofiado.

Las glumas encierran dos flores estaminadas dispuestas sobre una raquilla breve. Cada flor tiene una bráctea externa (lemma) y otra interna (pálea). La lemma es más o menos oval, cóncava, tiene 3 nervios y es glabra salvo en los márgenes superiores y en su ápice más o menos romo. La pálea casi plana es delgada y membranosa, tiene 2 nervios y sus márgenes se disponen hacia adentro. La pálea de la flor superior es más grande que la lemma, mientras que en la flor inferior se observa lo opuesto (Figura 1.9).

Dentro de cada flor hay tres estambres (uno dorsal y opuesto a la pálea y los otros dos opuestos a la lemma) que se distribuyen más o menos igual alrededor del ápice. Al

principio los filamentos son cortos, pero se elongan durante la antesis. Las anteras son bilobadas, versátiles y pueden ser de color púrpura, rosada o verde, dependiendo del genotipo. Presentan dehiscencia a través de una pequeña hendidura en el extremo distal. En ambas flores existe un rudimento de gineceo. Como la flor superior del par madura primero, la espiguilla es de crecimiento determinado.

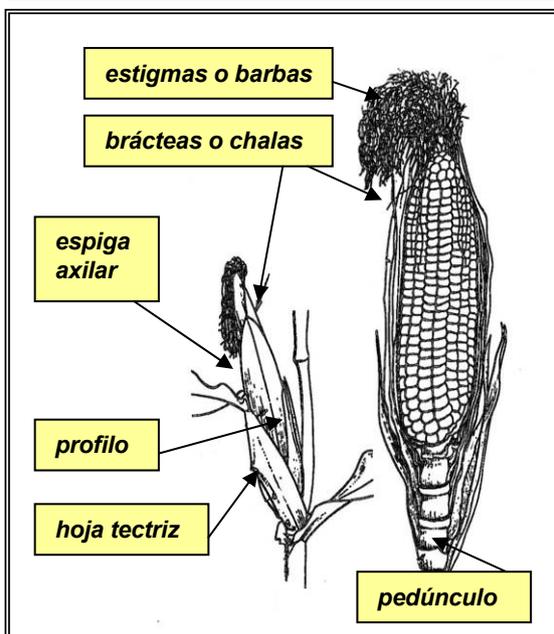
Figura 1.10: Fases de madurez y características de la estructura de la panoja.



a-c: panojas jóvenes emergiendo de la hoja bandera (estadio v_{14} a v_{16} , escala de Hanway); **d:** panoja adulta, abierta, exerta, soportada sobre un largo pedúnculo que nace del nudo superior del tallo; **e:** ramificaciones laterales con pares de espiguillas dispuestas sobre una sola cara del eje; **f:** eje central polístico y ramificaciones laterales dísticas en antesis.

1.3.2.2 Inflorescencia femenina y flores pistiladas

Figura 1.11: Partes de la Inflorescencia femenina o espiga.

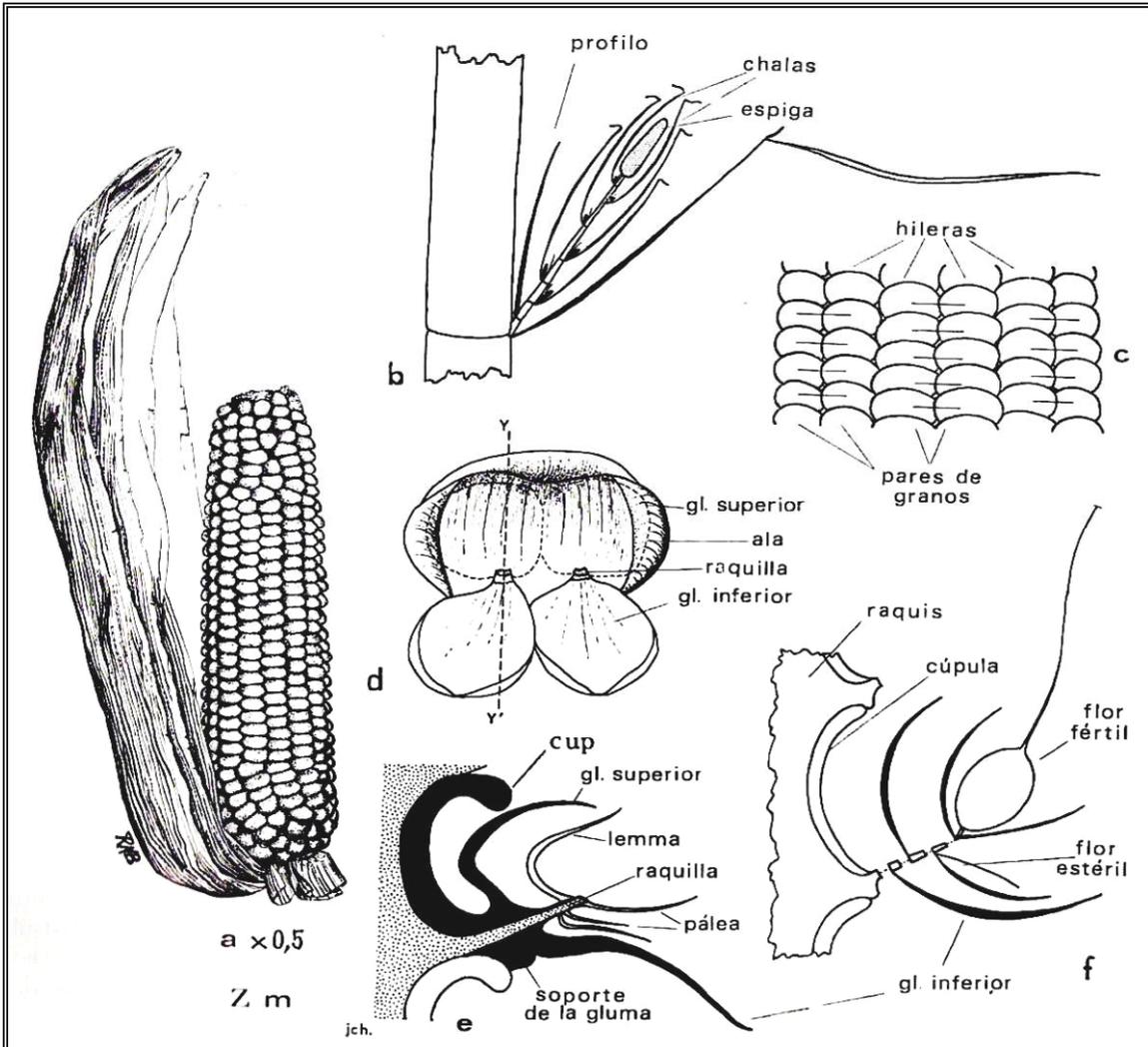


La inflorescencia femenina –espiga– se desarrolla a partir de una yema ubicada en la axila de las hojas más grandes, generalmente la 6^{ta} a 8^{va} hoja y constituye la terminación de una ramificación lateral corta. En algunas plantas pueden desarrollarse 2 yemas reproductivas o más raramente 3 desde arriba hacia abajo. La espiga consiste en un eje central o raquis engrosado sobre el que se alojan pares de espiguillas pistiladas sésiles y bifloras dispuestas en hileras longitudinales. El raquis corchoso junto con las glumas y glumelas de las espiguillas que sostiene constituye el marlo, maslo o pirulo. Este termina en un ápice romo y su

estructura es similar a la del tallo aunque con entrenudos tan cercanos entre sí que casi no es posible diferenciarlos. La hoja del nudo basal del marlo es un prófalo; en cambio, las hojas que nacen a partir de los nudos restantes son brácteas foliáceas u hojas modificadas con su vaina desarrollada y una lámina reducida, que en conjunto constituyen las “chalas” que cubren y protegen a la espiga (Figuras 1.11 y 1.14).

Dentro de esta espiga encerrada en chalas, se esconde gran parte del misterio del maíz. En ninguna otra planta silvestre o cultivada es posible encontrar una estructura similar. La espiga está magníficamente “diseñada” para producir granos bajo la conducción del hombre, pero tiene escasas posibilidades de éxito en estado natural debido a la ausencia de un mecanismo de autodiseminación. El centro del marlo está relleno con una médula blanca y los numerosos haces fibrovasculares forman una red compacta en el esclerénquima periférico. Es de consistencia corchosa, aunque tenaz. Su color varía de naranja a colorado, variegado o blanco. La coloración del marlo y pericarpio están relacionados y depende tanto en un caso como en el otro de alelomorfos del gen P.

Figura 1.12: Detalle de las espiguillas pistiladas.

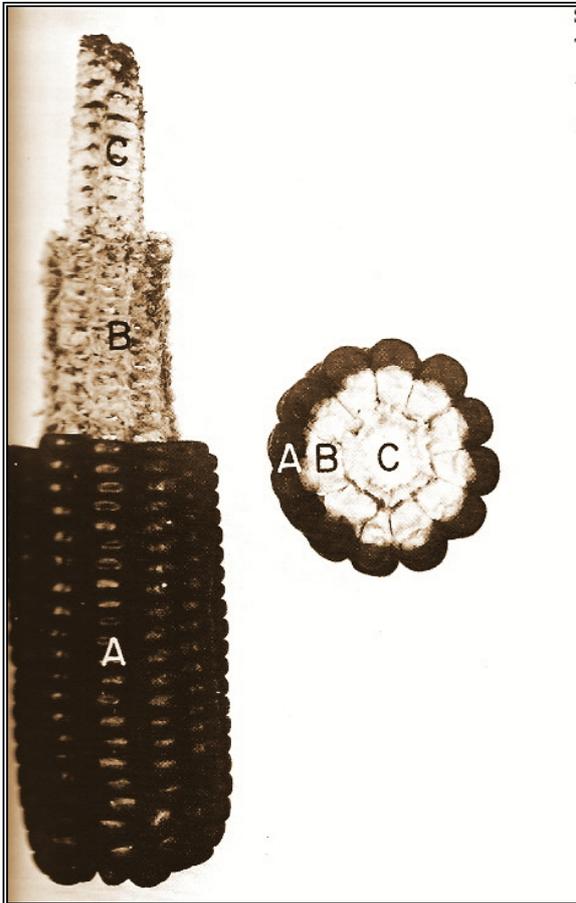


Zea mays L. var. *indurata* (Sturt.) Bailey.: a, mazorca madura de maíz con chalas apartadas; b-f, esquemas para explicar la naturaleza morfológica de la inflorescencia femenina: b, esquema de un fitómero de maíz con una mazorca rematando una rama axilar acortada; c, disposición de los granos en la espiga; d, un par de espiguillas femeninas con sus glumas I o superiores arriba dentro de la cúpula y las glumas II o inferiores, abajo; e, corte longitudinal según y-y' a través de una espiguilla femenina mostrando las 2 glumas (en negro), las glumelas de 2 antecios (el inferior, reducido y estéril; y el apical, fértil) y la cúpula (en negro); f, otro esquema de corte longitudinal de una porción del raquis de la mazorca, una cúpula y una espiguilla. (Tomado de Cámara Hernández J, 1966).

Las espiguillas pistiladas se disponen a pares, son bifloras, sésiles e idénticas. Nacen en una cavidad reducida o alveolo revestido por la cúpula que es el resto modificado de un prófalo (Figuras 1.12 y 1.13). Poseen dos glumas iguales, más cortas que el ovario, anchas y succulentas en la base, delgadas y membranosas más arriba y con flecos en los bordes. Sin embargo, en *Zea mays tunicata* (Pod-corn o Maíz Tunicado) la mutación del locus *Tu* provoca gran desarrollo de las glumas. Generalmente, cada espiguilla tiene la

flor inferior reducida a una lemma y pálea cortas, anchas y membranosas, la primera más

Figura 1.13: Disposición de las espiguillas pistiladas en la espiga.



Vista lateral y corte transversal de una espiga:
A. Granos; **B.** Brácteas (glumas y glumelas); **C.** Ráquis con alveolos. Nótese que se disponen dos hileras de grano en cada alveolo. Ambos provienen de las flores superiores fértiles de cada par de espiguillas pistiladas sésiles. (Tomado de Mangelsdorf P., 1974)

grande que la segunda. Las lodículas se observan como dos pequeñas escamas.

Una observación más detallada revela también la presencia de trazas del pistilo faltante y de los 3 estambres. La flor superior es pistilada. Su lemma es corta, ancha y membranosa y la pálea muy similar, igual o aún más grande que la lemma. Las lodículas generalmente están ausentes y a veces se detectan rudimentos de los 3 estambres. Las brácteas casi nunca cubren enteramente el ovario para permitir la fertilización. El ovario es simple, corto, basal (*infero*), bicarpelar, uniseminado y presenta placentación parietal. Es cupuliforme, de paredes desuniformes, ya que una de ellas se desarrolla mucho para formar un filamento único, fino y muy delgado que corresponde al estilo y estigma y que es conocido vulgarmente como "barba". Esto último constituye una diferencia con el resto de

los cereales, al igual que su espiga femenina cilíndrica (*polística*). Este filamento, recorrido por dos haces fibrovasculares en toda su longitud en algunas variedades puede alcanzar una

longitud de 45 cm y es sólido, aplanado, con estrías en ambos lados, de color verde, rojo, salmón, marrón o púrpura y receptivo al polen en toda su longitud, En los trabajos más antiguos se consideraba a esta estructura como un verdadero estilo y al ápice hendido en dos lóbulos desiguales con pelos que cubren su superficie como el estigma. Sin embargo, en la actualidad es considerado como un verdadero estigma. Como cada hilera de alvéolos lleva dos espiguillas, el aborto de la flor inferior de cada una de ellas provoca inevitablemente que la espiga siempre posea un número par de hileras de granos. El número de hileras de espiguillas apareadas es muy variable y por consiguiente también el número resultante de hileras de granos. Dos hileras de alvéolos (produce una espiga de 4

hileras de granos) es raro; 3 hileras (produciría 6 hileras de granos) es prácticamente desconocido; 4 hileras (origina una espiga de 8 carreras de granos) es común; y así hasta 15 (o más) filas que pueden producir una espiga con 30, o más, hileras de granos. Lo más frecuente es que haya 6 a 8 hileras de espiguillas apareadas (12 a 16 hileras de grano) (Figura 1.15). Sin embargo, en algunos genotipos como *Zea mays saccharata* var. Country Gentleman se desarrollan dos granos en cada espiguilla y por consiguiente los granos supernumerarios provocan anomalías en la distribución regular de las hileras.

Figura 1.14: *Ubicación de la espiga en la planta.*



a: espigas múltiples en posición axilar en una planta de la línea endogámica CIG4;
b: espigas ubicadas en nudos contiguos del híbrido precomercial HC8; **c:** estigmas del híbrido precomercial HC2 presentando coloración antocianica;**d:** espiga madura del híbrido experimental HC1; **e:** espiga madura del híbrido precomercial HC4.

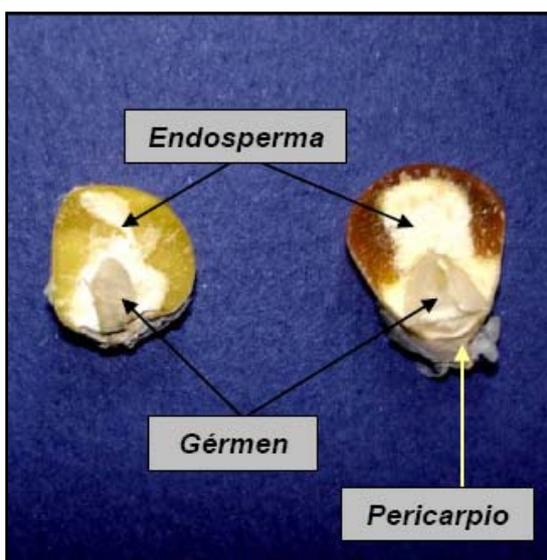
Figura 1.15: Estructura de la inflorescencia femenina o espiga.



a-b: corte longitudinal de la espiga, **I.** hileras de grano, **II.** glumas y glumelas; **c-d:** corte transversal de la espiga, **I.** pares de hileras de grano, **II.** Glumas y glumelas, **III.** raquis corchoso; **e-f:** pares de hileras de granos en dirección recta (I) y en espiral (II).

1.3.2.3 Grano

Figura 1.16: Estructura del grano de maíz.



Es un cariopse de forma aovada, cuneiforme o acuminada. Comprimido o prismático, de 5 a 25 mm de longitud, generalmente sobresaliendo de las glumas y glumelas; endosperma amiláceo, dextrinoso o ceroso; almidón de granos simples. La superficie es lisa, suave, excepto en algunas variedades de maíz blando y en todos los maíces dulces. En el grano maduro pueden reconocerse cuatro partes principales: *cubiertas seminales* (pericarpio y testa) adheridas a la semilla que está formada por el *nuclolo*, *endosperma* y *embrión* (Burkart, 1969; Boelcke, 1986;

Hector, 1936; Parodi y Dimitri, 1987) (Figura 1.16).

1.3.2.3.1 Cubiertas seminales

a. Pericarpio

Es una envoltura transparente (*permite ver los tejidos internos*), lisa o rugosa, de origen materno, por lo cual la coloración es uniforme en toda la espiga, aunque a veces es irregular. Muchas veces puede ser incoloro pero a veces es coloreado y en este caso lo más común es que sea blanco; rojo; azul; púrpura, amarillo; castaño o pardo oscuro. Consta de cuatro capas: *epidermis* (células elongadas, achatadas, con paredes gruesas y cutícula cérea sobre la superficie externa); *mesocarpio* (seis o más capas de células similares a las epidérmicas, aunque con paredes más gruesas. Las capas más internas son de mayor tamaño y poseen paredes más gruesas); *parénquima esponjoso* (originado en la capa más interna del parénquima del ovario y compuesto de células ramificadas en brazos radiales y anastomosadas con grandes espacios intercelulares) y *células de tubo* (originadas en la epidermis más interna).

b. Testa

Los tegumentos seminales comienzan a desintegrarse rápidamente unos tres días después de la fertilización, por lo que resulta difícil encontrar restos de ellos a los veinte

días. Sin embargo, las diferentes variedades de maíz difieren en cuanto a la persistencia de sus tegumentos, que en ningún caso permanecen como una cobertura seminal relevante. En el grano maduro, la testa puede observarse como una fina membrana suberizada. Junto con el pericarpio forma la *cáscara* que representa aproximadamente el 6% del peso del grano.

1.3.2.3.2 Nucelo

La epidermis nucelar es una capa transparente muy fina, sumamente difícil de reconocer y parece estar ausente en la mayoría de los granos.

1.3.2.3.3 Endosperma

Proviene de la fusión del primer anterozoide con las dos células polares y por lo tanto es un tejido triploide (3n). El núcleo inicial comienza a dividirse dentro de las cuatro horas posteriores a la fusión. A los doce días de la fusión, el endosperma ocupa toda la cavidad nucelar y su capa más periférica se diferencia en la capa aleuronífera. Constituye la mayor parte del grano y representa el 85% del peso del mismo. En el endosperma se deposita el alimento de reserva como granos de almidón intracelulares y cuerpos de proteína. Está dividido en dos partes: *capa aleuronífera* y *parénquima amiloproteico*.

a. Capa aleuronífera: es la porción más externa del endosperma y está formada por células de forma poligonal si se las ve desde arriba, pero cúbicas cuando se las observa desde el costado. Contienen nada o poco almidón. Constituye del 8 al 14% del peso del grano. En algunos genotipos hay un pigmento cuya coloración varía según el pH del medio: *rojo* (medio ácido) o *azul* (medio alcalino). La intensidad de la coloración y el patrón de la misma también pueden variar, observándose un mosaico en algunos híbridos. La aleurona normal es de color *púrpura, rojo* o *variegado*. En muchas ocasiones es *incolora*

b. Parénquima amiloproteico: se reconocen dos tipos principales: córneo o cristalino y blando o almidonoso. La mayoría de los genotipos tienen cantidades variables de cada uno de ellos. El color del endosperma puede variar desde el amarillo fuerte, amarillo suave hasta blanco.

Todas las células del endosperma poseen gránulos de almidón embebidos en una matriz protoplásmica coloidal que contiene proteína y algunos carbohidratos. Si la matriz no alcanza a llenar todos los espacios existentes entre los gránulos de almidón, el resultado es un endosperma más o menos opaco, blando y almidonoso. Por el contrario, cuando la matriz rellena todos los intersticios, el endosperma resulta duro, translúcido, córneo, cristalino o vítreo. En los granos de tipo cristalino o *flint*, la concentración de proteína es más alta en la periferia del endosperma que en el centro, por lo que su textura resulta dura o córnea, aunque suave y granular en el centro. El índice de dureza del grano nos da una idea del nivel de contenido proteico. La acumulación de reservas se inicia en las capas celulares más externas y progresa centrípetamente hacia dentro. Por lo tanto, las diferencias físicas producidas por la deposición relativa de las reservas se ubican en áreas definidas desde el exterior hacia el interior del grano. Siempre existe una cierta cantidad de endosperma granular, opaco y harinoso en el centro del grano y en contacto con el escutelo. El endosperma vítreo generalmente cubre todo el exterior del endosperma, pero el grado de extensión del mismo hacia la zona interna del grano depende del genotipo. Por ejemplo, en las variedades de grano blando, el endosperma córneo es sólo una delgada capa que cubre la masa principal de endosperma harinoso; en genotipos vítreos, adquiere un espesor considerablemente mayor y en el maíz reventón o pisingallo, el endosperma córneo se extiende hacia dentro hasta que sólo queda una traza de endosperma blando en contacto con el escutelo. La capa externa córnea impide o reduce cualquier daño de la superficie del grano. En los granos de maíz dentados, el endosperma córneo se extiende por alguna distancia desde los costados hacia el interior del grano, pero no alcanza a cubrir la cara. En estos granos, el tejido blando o granular se expande hacia la cara o corona del grano y entonces en un corte longitudinal se observa endosperma córneo externo hacia los costados y un corazón de tejido almidonoso que se prolonga hacia el interior. Debido a ello, luego del secado se produce un colapso de la zona blanda que forma la indentación característica.

En el maíz dulce, al principio todas las células contienen una matriz amiloproteica en la cual comienzan a formarse los gránulos de almidón, pero los granos no maduran porque la variedad perdió la habilidad de desarrollar granos totalmente desarrollados. No existe endosperma córneo verdadero y como consecuencia de ello, cuando los granos se secan, toda la superficie colapsa y se arruga. Sin embargo, a pesar de la superficie arrugada, el endosperma resulta totalmente translúcido y vítreo cuando se seca y cada célula contiene pequeños gránulos de almidón de forma irregular embebidos completamente en la matriz. Existen también granos de maíz que contienen un almidón modificado por acción de un

gen recesivo simple y que se conocen como cerosos o *waxy*. En este caso, la superficie del grano es lisa, suave, de textura cerosa y color amarillo suave.

El carácter *flint* o *dentado* es de herencia poligénica y resulta característico de razas específicas de maíz. Otros caracteres comunes del endosperma tales como *azucarado*, *abollado*, *defectivo*, *harinoso* y *rugoso* se deben a genes mutantes simples recesivos y pueden coexistir tanto en un grano de tipo *flint* o *dentado*. Al menos dieciocho genes en estado dominante deben estar presentes en el maíz para permitir la expresión de un endosperma normal. Por lo tanto, si alguno de estos genes se encuentra en la condición de homocigosis recesiva, resultará en una reducción de la expresión normal del endosperma.

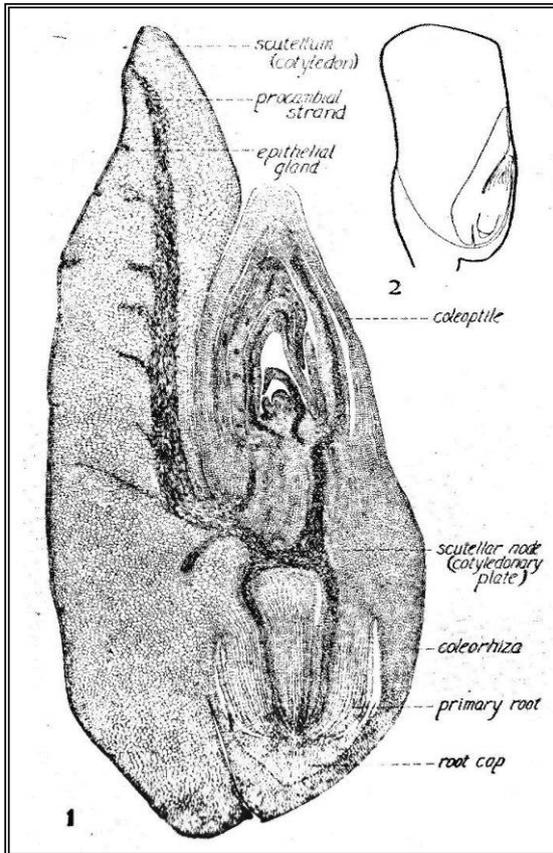
1.3.2.3.4 Embrión

El tamaño y la forma del embrión varían en los diferentes genotipos. Puede ser de forma elíptica o lanceolada. Se ubica en el costado del grano que mira hacia la parte superior de la espiga; ocupa 2/3 a 3/4 partes de la altura del grano. Se diferencian tres estructuras: *cotiledón* o *escutelo* (ubicado contra el endosperma), *plúmula* y *sistema radicular* (situados en la parte anterior) (Figura 1.17).

El *cotiledón* o *escutelo* es de forma oval, su cara externa es ligeramente cóncava y la interna es marcadamente convexa. Normalmente es de color cremoso, pero en algunos genotipos puede ser púrpura o rojo. Aunque predomina el tejido parenquimatoso, en la superficie del mismo que está inmediatamente en contacto con el endosperma se diferencia una capa epitelial.

La *plúmula* se ubica en el ápice de un eje corto denominado *mesocotilo*, que es la estructura de transición entre el tallo y la raíz. En la base del mesocotilo y a partir de su periciclo, se desarrollan las raíces seminales secundarias. El meristema de crecimiento situado en el ápice del mesocotilo está protegido por una serie de hojas modificadas o rudimentarias sobrepuestas. La primera de estas hojas, denominada *vaina de la plúmula* o *coleoptilo* encierra completamente a las partes remanentes. Opuesta al coleoptile, se ubica la primera hoja verdadera, seguida por la segunda, la tercera y más raramente la cuarta.

Figura 1.17: Estructura del embrión.



1. Corte longitudinal del embrión. 2. Diagrama de la sección media longitudinal del cariopse mostrando la localización del embrión (Tomado de Hector, 1936).

El sistema radicular seminal está constituido por una raíz seminal primaria que es continua con el eje principal en su extremo proximal y representa el extremo basal del eje de la planta. En su extremo tiene un punto de crecimiento (tejido meristemático) y está protegida y encerrada por una vaina denominada coleorhiza. En el embrión, también son visibles tres raicillas adicionales. En la base del mesocotile (o encima del segundo nudo), un par de raicillas se desarrolla hacia la derecha e izquierda del plano del eje medio (raíces seminales laterales). Finalmente, en el extremo opuesto y justo por encima del punto de inserción, donde debió estar el epiblasto no formado, se ubica la tercera raicilla.

1.4 BIOLOGÍA FLORAL, ANTESIS Y FECUNDACIÓN

Por su ciclo biológico, el maíz resulta ser una *gramínea monocárpica anual*. Es de polinización anemófila, aunque la gravedad también es importante en la distribución del polen. Si bien los insectos visitan frecuentemente sus flores, no revisten importancia como agentes polinizadores. En un día calmo, el polen cae desde la panoja y se distribuye sobre un radio de aproximadamente 1,1m. En cambio, en un día ventoso el polen puede ser llevado a cientos de metros de distancia. Debido a estos mecanismos de dispersión del polen y a la biología floral de la especie, la fecundación cruzada y la autofecundación son posibles.

Se estima que cada antera produce aproximadamente 2.500 granos de polen y una sola espiguilla unos 15.000 (Sturtevant, 1881). Por consiguiente, una panoja puede producir

entre 20 a 50 millones de granos de polen. De acuerdo a Lazenby (1898) en el caso del maíz dentado hay disponibles unos 45.000 granos de polen por cada óvulo. El polen liberado al viento usualmente es viable de 10 a 30 minutos, pero bajo determinadas condiciones favorables mantiene su viabilidad hasta 24 horas (Coe *et al.*, 1988).

En la panoja, primero abren las flores de las espiguillas más viejas, en la base del tercio superior del eje central. Luego, la floración sigue hacia arriba y hacia abajo. La antesis continúa en la base del tercio distal de las ramificaciones superiores, extendiéndose hacia arriba y hacia abajo. Como la antesis ocurre primero en la flor superior de cada espiguilla, en realidad acontecen dos etapas de antesis, una seguida de la otra. En rigor, la segunda etapa comienza antes de que las primeras flores de las espiguillas situadas más abajo en la panoja comiencen a abrir. Además el polen de cada antera no se descarga inmediatamente, sino que debido al reducido tamaño del poro la liberación del polen se produce durante varias horas. En condiciones favorables, el polen comienza a ser liberado cuando sale el sol y finaliza hacia el atardecer, pero la mayor liberación se produce entre las 10 y 15 hs. Una panoja, puede producir polen durante varios días. Las viejas variedades liberaban polen durante unos 14 días. Sin embargo, los modernos genotipos híbridos distribuyen polen de 2 a 4 días.

Dentro de una espiga, las espiguillas más viejas son las situadas en su base y las más nuevas las del ápice. Los estigmas de las espiguillas basales se elongan antes que los correspondientes a las superiores, pudiendo existir hasta 7 días de diferencia. Como los estigmas de las espiguillas inferiores deben atravesar una distancia mayor que los de las superiores para asomarse por el espacio abierto entre las chalas en la parte superior de la espiga, en realidad sólo puede apreciarse visualmente una diferencia de 2 a 5 días en su aparición. El estilo o barba es receptivo desde que emerge y se mantiene receptivo durante 14 días aproximadamente. Durante ese período, si el estigma no es fecundado continúa alargándose.

Se dice que si el polen madura sincronizadamente con los estigmas, las flores son homógamas. Si bien este fenómeno puede ocurrir en maíz, no es común. En la inmensa mayoría de los genotipos se observa dicogamia, es decir que el polen y los estigmas maduran en momentos diferentes. Entonces existen dos posibilidades: o madura primero el polen (protandria) o lo hacen los estigmas (protoginia). La protandria es casi universal en maíz, pero generalmente no es completa. En algunas variedades la protoginia es una constante. Usualmente hay una sobreposición de tiempo variable relativa a la maduración de los sexos.

La polinización cruzada o chasmogamia y por ende la fertilización cruzada constituye casi una regla debido a que la homogamia es un fenómeno raro en la especie. Sin embargo, como consecuencia de que la protandria y menos raramente la protoginia son incompletas en maíz, también se observa autopolinización (autogamia) (Hayes, 1918). Weatherwax (1923) señaló que la tasa de autofertilización varía del 5 al 10%.

Una vez que los granos de polen son capturados por los pelos viscosos del estigma, la germinación de los mismos sucede rápidamente. El tubo polínico emerge a través del poro y entra al cuerpo del pelo y así alcanza el tejido del estigma, o bien puede crecer por fuera del pelo y penetrar directamente al estigma. Una vez dentro del filamento estigmatico, el tubo crece en sentido descendente a través de las células del haz fibrovascular. La porción más vieja del tubo va muriendo detrás de su ápice que continúa alargándose hacia el ovario. Una vez dentro de la cavidad del ovario, el tubo se retuerce hasta alcanzar el micrópilo. La tasa de crecimiento es rápida. La fertilización sucede a la polinización en el lapso de 24 a 36 horas (Miller, 1919).

A las 12 - 24 hs. de la germinación del tubo polínico, su extremo basal se rompe y se liberan los dos anterozoides. El desarrollo del grano se inicia con la fertilización y es un proceso que dura unos 40 a 50 días. El crecimiento del embrión y la acumulación de sustancias de reserva en el endosperma generalmente se completan a los cuarenta días. Durante los 10 a 20 días subsiguientes (*día 50 a 60*) toma lugar la etapa de maduración y secado del grano.

En algunas líneas de maíz existe evidencia de que el comportamiento del polen está influenciado por su constitución genética. Brink (1925) demostró que el tubo polínico del maíz ceroso tiene menor actividad diastásica que el maíz común, lo cual provoca que su crecimiento inicial sea más lento.

El término *xenia* significa “un regalo de hospitalidad” y constituye un fenómeno que ocurre y aparece perfectamente ilustrado cuando se cruzan algunas variedades de maíz. Consiste en la expresión inmediata del efecto del polen foráneo sobre el endosperma de los granos resultantes de la fertilización cruzada. Por ejemplo, si se fertiliza una variedad que tiene granos de endosperma blanco con polen de una variedad cuyos granos tienen endosperma amarillo el resultado es que los granos formados sobre la espiga de la variedad materna serán amarillos. De igual modo, cuando las plantas madres portadoras de factores recesivos en caracteres de endosperma tales como *su1*, *su2*, *wx*, *ae* y *o2* cuando son fecundadas por un padre normal con alelos dominantes se desarrollan

granos normales. Transcurrieron muchos años desde la observación del fenómeno para poder dar una explicación satisfactoria al mismo. Luego, el descubrimiento de la doble fertilización en el saco embrionario de las angiospermas brindó una llave para la solución del problema. El tubo polínico descarga dos núcleos: uno fertiliza a la oosfera y el segundo se fusiona con las células polares para formar el núcleo endospermatóico primario, padre de todos los núcleos del endosperma. Por lo tanto, el grano de polen contribuye definitivamente a la constitución genética del endosperma (Correns, 1899; Guignard, 1901; De Vries, 1910; Weatherwax, 1919).

1.5 EL MAÍZ EN LA HISTORIA

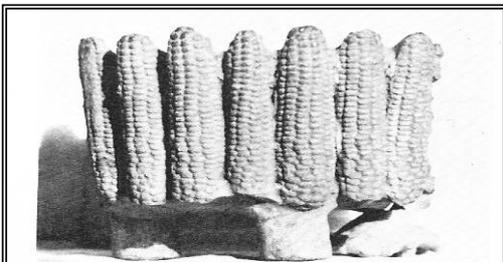
El maíz es uno de los granos más familiares, pero también uno de los más misteriosos. Es el único cereal de importancia originario de América. Los pueblos que habitaban el continente cultivaron esta especie a la perfección e incluso le rindieron culto antes de la llegada de portugueses y españoles. La arquitectura precolombina refleja el estrecho grado de asociación que existía entre el maíz y las antiguas civilizaciones americanas. No cabe duda de que la difusión de su cultivo por el mundo tiene íntima relación con la conquista española.

Es completamente acertada la opinión de Mangelsdorf (1974) cuando expresa que la historia casi no puede decirnos nada sobre el origen del maíz salvo en un sentido negativo. De este modo, la ausencia total de referencias históricas sobre el maíz en Europa antes de 1492 evidencia su origen americano. Asimismo, la ausencia de referencias al maíz en la Biblia y que tampoco exista un término en hebreo antiguo sustentan la misma idea. Escritores griegos y romanos como Teofrasto y Plinio, quienes discutieron inteligente y extensamente sobre otras plantas cultivadas, nunca mencionaron al maíz. También es evidente que ambos pueblos no tenían un término para el mismo. En las Vedas de India, poemas o himnos en sánscrito que registraban el folklore de su periodo y mencionaban muchas plantas utilizadas como alimento, medicina o con fines religiosos, tampoco se menciona al maíz. Una búsqueda exhaustiva en la literatura china previa a Colón tampoco aportó datos que permitan inferir conocimiento del maíz.

Mangelsdorf (1974), relata que la referencia histórica más antigua sobre el maíz data del 5 de Noviembre de 1492, cuando dos españoles, a quienes Cristóbal Colón les había delegado la exploración del interior de Cuba, volvieron a él con un reporte sobre “un tipo de grano que llaman *maíz*, que tiene buen sabor y que es secado y convertido en harina”. Colón podría haber encontrado maíz semanas antes de la fecha citada. Él llegó a la isla

de San Salvador el 12 de Octubre de 1492 y el Domingo 14 del mismo mes circunnavegó la isla y observó varias villas y muchos nativos, que según reportó en su diario llevaban varios alimentos. Dado que el maíz era, y aún es, uno de los alimentos de consumo masivo de San Salvador, es probable que Colón ya lo viera en ese momento, pero su diario no muestra que le haya provocado impresión alguna. Unos pocos días después, al visitar la isla que él denominó Fernandino, ahora conocida como Isla Grande, escribió en su diario “*esta isla es muy verde y llana y muy fértil, y no tengo dudas que todo el año ellos siembran y cosechan panizo*”. (Panizo, término italiano para el mijo, comúnmente cultivado en Italia y otras partes de Europa). Debido a que es muy improbable que el mijo haya crecido en las Bahamas, Mangelsdorf (1974) cree que Landstrom (1967) debe estar en lo cierto al concluir que Colón probablemente quiso decir o se refería al **maíz de las Indias**, que crecía en esas islas, pero era desconocido por los europeos. En realidad, el mes exacto del primer encuentro de Colón con el maíz, es una mera cuestión académica. Sin embargo, no hay duda acerca del año, **fue en 1492**. Colón llevó a su vuelta, el grano de **maíz** a España, que en tan sólo una generación se diseminó por el sur de Europa. En dos generaciones, llegó a distribuirse por el mundo entero. Solamente otros dos “productos” del Nuevo Mundo, se distribuyeron con la misma rapidez: el *tabaco* y la *sifilis*.

Figura 1.18: *Urna funeraria procedente de las altas tierras mexicanas, ca. 600-900 a.C. (Tomado de Mangelsdorf P., 1974).*



Aunque cultivado desde tiempos prehistóricos, el maíz es desconocido en su estado salvaje. Así, por ejemplo, los registros dejados por Aztecas, Mayas e Incas, no nos dicen nada sobre el origen del maíz, salvo en forma de mitos. Así por ejemplo, en el Popol Vuh, libro maya que relata la creación, se indica que la carne del hombre fue hecha a partir de granos de maíz blanco y granos de maíz amarillo (Melgarejo, 2006). El arte precolombino por su parte, constituye un legado fidedigno del pensamiento y cosmovisión de las grandes civilizaciones que poblaron el continente y pone de manifiesto la enorme importancia que tenía el maíz en su vida económica y religiosa. Las variadas y magníficas expresiones artísticas desarrolladas por los antiguos habitantes del continente, también aportan evidencia “convinciente” sobre el origen americano de esta especie (Figuras 1.18 y 1.19). Este hecho está perfectamente reflejado en la recopilación histórica realizada por Melgarejo (2006), donde se indica que se hallaron restos arqueológicos del maíz en diferentes partes del continente americano, como por ejemplo en el Valle de Tehuacan (México), donde aparecieron unas doce razas diferentes, algunas originadas hace unos 7.000 años. La misma autora también señala que en Perú las

representaciones más antiguas del maíz se descubrieron en dibujos grabados en piedra en sitios como Kotosh (1.200 A.c.), Chavin (900 A.c.) y Pachamac (1.000 A.c.). El hombre antiguo tuvo a su cargo la parte más importante de la domesticación y mejoramiento por selección. Debido a ello, éste grano único, que no tiene ningún correlato cercano en el reino vegetal, sólo existe en asociación con el hombre y sobrevive únicamente como resultado de su intervención. Las variedades más antiguas que se han descubierto, son esencialmente similares a las modernas.

En su libro denominado *Maíz, su origen, evolución y mejoramiento*, Mangelsdorf (1974) relata de manera brillante la historia del maíz y explica que las exploraciones posteriores a

Figura 1.19: Deidad Zapoteca correspondiente al 600-800 a.C. (Tomado de Mangelsdorf P., 1974).



Colón encontraron maíz cultivado por indígenas en todas las partes de América donde se practicaba la agricultura, desde Canadá hasta Chile. Este grano constituía el alimento básico de todas las civilizaciones y culturas avanzadas del Nuevo Mundo. Por ejemplo, los cazadores y pescadores seminómadas de Norte y Sur América suplementaban su dieta de pescado con maíz de los campos cultivados. Los avanzados constructores de terraplenes del Valle del Mississippi y los habitantes de los riscos del Sudoeste también cultivaban y consumían maíz. Los altamente civilizados Mayas de América Central, los enérgicos y guerreros Aztecas de

México y los fabulosos Incas del Perú y territorios circundantes, todos ellos veían en el maíz su pan diario. La abundante cosecha que rendía este cereal, les dio a estas gentes antiguas una medida del ocio que la búsqueda constante por alimento en una cultura basada en la caza y recolección de alimentos no proveía. Gracias a ello, pudieron desarrollar hermosas manufacturas, modelar exquisita alfarería, construir una majestuosa infraestructura, desarrollar la astronomía, estudiar las estaciones, inventar un sistema de aritmética y perfeccionar un calendario más preciso que el existente en el Viejo Mundo por aquellos tiempos. Junto con estos desarrollos, crearon sofisticadas religiones politeístas que incluían numerosas deidades del maíz e involucraban ceremonias solemnes asociadas con la siembra, crecimiento y cosecha de este cultivo. Por todo lo expuesto, Mangelsdorf (1974) afirmó que el maíz fue “*el grano que construyó un continente*”. La historia de esta especie también constituye una parte importante de la historia de la humanidad.

El maíz sirvió como puente sobre el cuál la civilización europea se desplazó hasta su asentamiento en el Nuevo Mundo. A principios del siglo XVI, los colonizadores europeos no solamente adoptaron esta planta como principal fuente de sostén, sino que también abrazaron un elaborado complejo cultural que los indios americanos habían desarrollado a través de siglos de ensayo y error y que incluía cultivos sucedáneos y acompañantes, métodos de cultivo, cosecha, almacenamiento y utilización (Mangelsdorf, 1974). En la misma época, el maíz se difundió muy rápidamente por Europa, África y Asia.

Mangelsdorf (1974) también señala que la siembra del maíz en surcos, su *intersiembra* con porotos y calabazas, el uso de palillos para descascarar, el almacenamiento de las espigas en cajones ventilados, la utilización de maíz verde para tostar las espigas, la remoción de las chalas con piedra caliza para hacer maíz molido, son sólo una parte de las invenciones indígenas que los primeros colonizadores adoptaron con ligeras modificaciones. Uno de los aspectos más destacables es que la combinación de maíz, porotos y calabazas es hoy en día reconocida como un excelente suministro dietario. El maíz aporta carbohidratos, pequeñas cantidades de proteína y aceite; los porotos representan la principal fuente de proteína, pero lo más importante es que contienen cantidades adecuadas de aminoácidos esenciales, en los cuales el maíz es deficiente, especialmente triptófano y lisina. Los porotos también pueden remediar la notoria deficiencia del maíz en dos vitaminas: ácido nicotínico y riboflavina. Las calabazas son valiosas por su aporte en calorías y también en vitamina A y sus semillas suministran aceites saludables que no se consiguen con una dieta solamente basada en maíz y porotos.

Mangelsdorf (1974) también señala que no se sabe cómo los indígenas americanos que no tenían ningún conocimiento de química descubrieron que la combinación de maíz, porotos y calabaza provee una dieta adecuada. Sin embargo, de algún modo lo supieron y aprovecharon este conocimiento miles de años atrás convirtiéndose en un completo éxito porque la combinación resultaba adecuada en cantidad y calidad. Además la *intersiembra* facilitó el uso eficiente de la tierra especialmente para gentes que no tenían animales de tiro para realizar las tareas de labranza. Los porotos trepaban y se enroscaban en los tallos del maíz, exponiendo sus hojas al sol sin sombrear drásticamente las láminas del maíz, y las guías de la calabaza se extienden sobre la superficie del suelo entre las hileras del maíz, ahogando así a las malezas. Aún hoy, puede verse el cultivo de maíz, poroto y calabazas en el mismo lote en las pequeñas granjas de Nueva Inglaterra, Kentucky y Tennessee.

1.6 ORIGEN DEL MAÍZ DOMESTICADO

El maíz apareció en algún momento entre el 8.000 y 6.000 A.C. en América Central (México, Guatemala), más probablemente a lo largo de la cadena occidental del centro o sur de México en un arco comprendido en un radio de 500 Km. a contar desde la ciudad de México. El ecosistema en el cual se originó el maíz era de tipo estacional, inviernos secos alternados con veranos lluviosos y de tierras altas (más de 1.500 m. de altura), quizá bastante montañoso. Estas características también son comunes a la mayoría del área ocupada por los parientes silvestres más cercanos del maíz, los *teosintes* (anuales o perennes) y también por el género *Tripsacum*. Hay once especies de *Tripsacum* (desde el Este y centro de EE.UU., hasta el Chaco-Paraguay) que se distribuyen en hábitats diversos: laderas secas y rocosas, suelos salinos, en suelos bajos tropicales, desde el nivel del mar hasta los 2.500 m. de altitud.

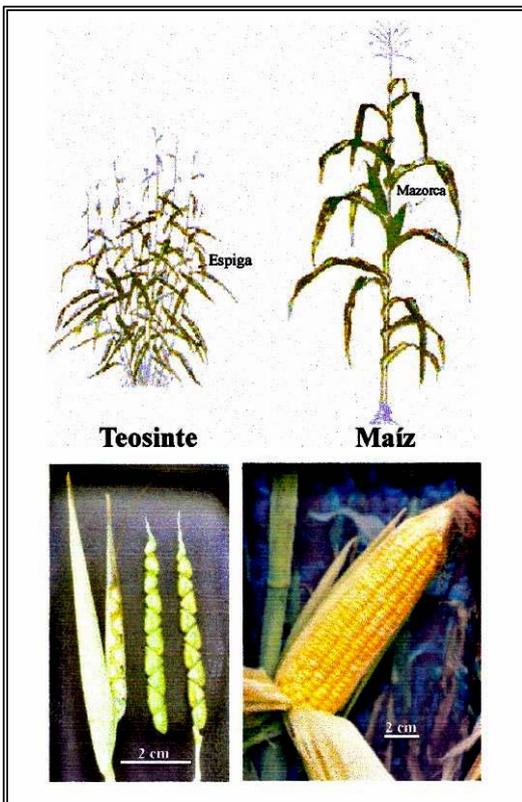
A diferencia del trigo y arroz, el maíz tiene una traza evolutiva oscurecida por la complejidad. No existen formas intermedias entre el maíz salvaje y las aproximadamente 50 razas que evolucionaron en México bajo selección del ser humano, muchos de ellas aún cultivadas. Quizá sus eslabones evolutivos fueron presa de la voracidad de las vacas, cabras y ovejas introducidas por los españoles durante la colonización acaecida en el siglo XVI. Se supone que los estadios tempranos de la domesticación del maíz probablemente involucraron a un tipo de espiga pequeña (1 a 3 cm) que soportaba no más de 50 granos pequeños y duros, que reventaban al ser calentados.

Si bien la naturaleza aloploide del maíz y de todo el género *Zea*, no está actualmente cuestionada, todavía se debate acerca del origen y las relaciones evolutivas del maíz y sus especies silvestres relacionadas (González, 2004). Las tres escuelas más importantes concernientes al origen del maíz son las que sostienen que deriva de: a) una forma de maíz silvestre; b) un teosinte silvestre; o c) un ancestro desconocido (*ni maíz salvaje ni teosinte*). De hecho, se han propuesto muchas teorías con el objeto de explicar el origen del maíz domesticado (Beadle, 1939, 1972; Mangelsdorf y Reeves, 1938; Mangelsdorf, 1958, 1974; Galinat, 1964; Randolph, 1976; Goodman, 1988; Doebley, 1990; Wilkes y Goodman, 1995; Eubanks, 1995; Bennetzen *et al.*, 2001; entre otros) (Lámina 8).

Cada teoría está basada en la evidencia que la soporta a partir de numerosos campos de investigación, incluyendo arqueología, análisis isoenzimáticos, citogenética, morfología y taxonomía. Durante la década de 1960 prevaleció la idea de que un maíz silvestre era el antecesor de la forma domesticada. En contraste, durante la década de 1980, la teoría

más aceptada sostenía que el teosinte era el progenitor del maíz. Esta idea encuentra fuertes raíces en la mitología azteca, como por ejemplo en la leyenda de los cinco soles que relata la creación del mundo y afirma que el hombre domesticó al teosinte (*acecintle*) que consumía para convertirlo en maíz (Melgarejo, 2006). Aún hoy en día, existe amplio espacio para la investigación que permita dilucidar el verdadero origen del maíz domesticado.

Figura 1.20: Diferencias entre maíz y teosinte (Tomado de González G, 2004).



Se reconoce universalmente que el teosinte es el pariente silvestre más cercano del maíz pero no se conoce con exactitud la verdadera relación entre ellos. Las teorías que consideran que el teosinte ha jugado un papel en el origen del maíz varían de acuerdo a cómo se interpreta la evidencia existente. La mayoría de los investigadores coincide en que cualquier reconstrucción sobre el origen del maíz, debe al menos considerar al teosinte en algún punto. Todos reconocen que el teosinte contribuyó enormemente tanto a la diversidad de razas como a la naturaleza heterótica del maíz domesticado (Figura 1.20).

Una de las hipótesis propone que el maíz actual proviene de un proceso de domesticación de un teosinte anual (*Zea mays* ssp. *mexicana* o *Zea mays* ssp. *parviglumis*) (Beadle, 1939; Iltis, 1983; Doebley, 1983a, 1983b, 1990, 1992) (Figura 1.21). Existen estudios que demuestran que el teosinte anual *Zea mays* ssp. *parviglumis* es el que presentaría menor distancia genética tanto para marcadores enzimáticos (Wendel *et al.*, 1986; Doebley *et al.*, 1987; Helentjaris *et al.*, 1988; Galinat, 1988) como moleculares (Moore *et al.*, 1995; Gaut *et al.*, 1997; Matsouka *et al.*, 2002), lo que llevó a postular que el maíz actual habría derivado de esta subespecie como resultado de un único evento de domesticación ocurrido hace 7.000 a 10.000 años (Walter *et al.*, 1998; Matsouka *et al.*, 2002).

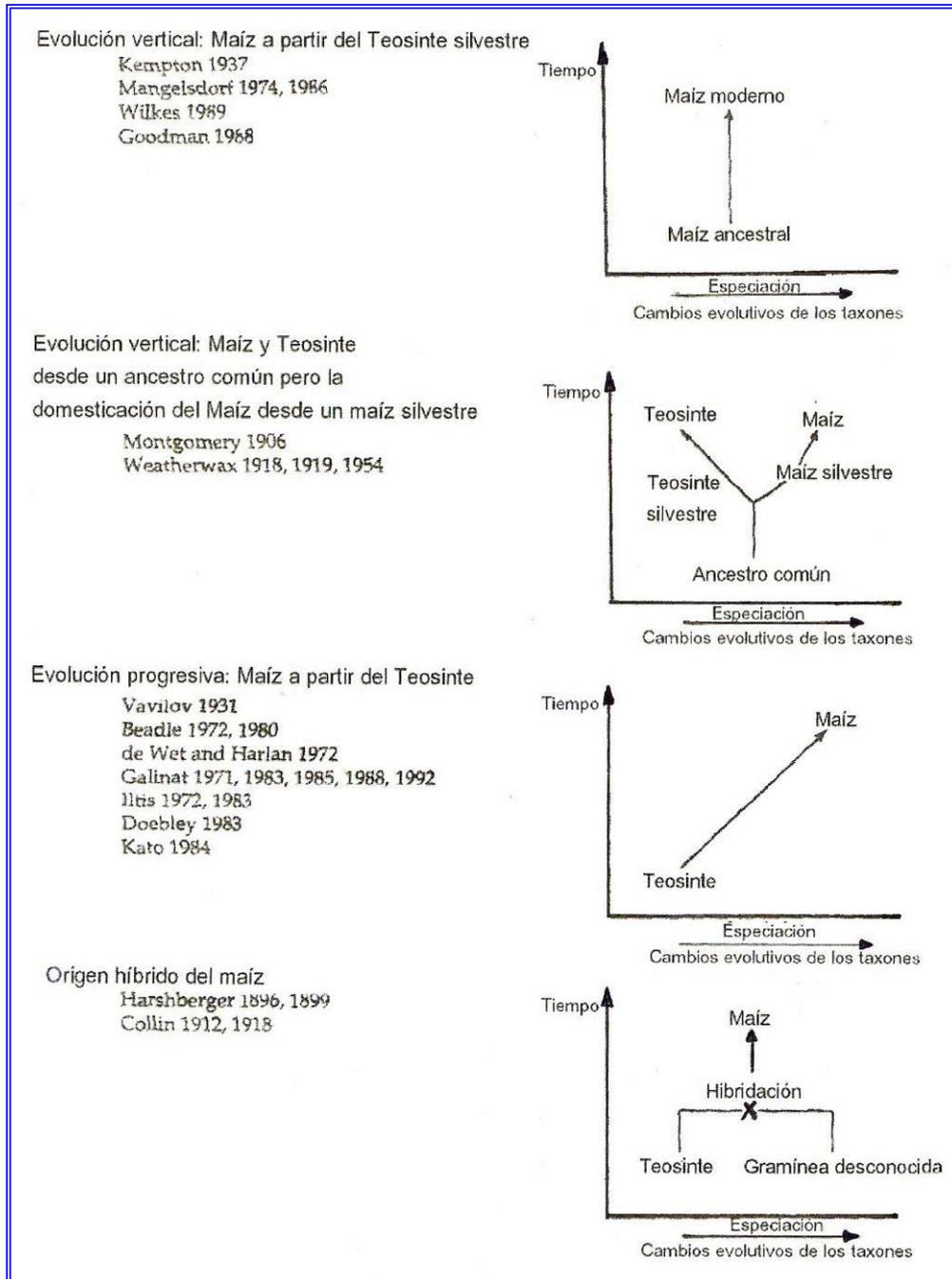
Con el descubrimiento del teosinte perenne diploide, *Zea diploperennis* (Iltis *et al.*, 1979) se volvió a considerar la hipótesis tripartita propuesta por Mangelsdorf (Mangelsdorf y

Reeves, 1938; Mangelsdorf, 1947, 1974; Wilkes, 1967), que postulaba que el teosinte anual derivaba de un cruzamiento entre *Tripsacum* sp. y un maíz silvestre extinguido y que el maíz domesticado proviene de subsecuentes hibridaciones introgresivas con el teosinte. Sin embargo, en la década de 1970, Mangelsdorf replantea la hipótesis y casi abandona la idea de la teoría tripartita para decir que un maíz primitivo, ya extinguido, con características intermedias entre un *pod corn* (tunicata) y un *maíz perla* (microsperma) e inflorescencia combinada como *Tripsacum* dio origen al maíz actual (forma monstruosa) gracias a la selección realizada por el ser humano en base a caracteres de la espiga.

Eubanks (1997) realizó correlaciones entre el mapeo intergenómico con fragmentos de restricción de *Tripsacum*, que son heredados de manera estable en híbridos entre *Tripsacum* y teosinte, y los cambios morfológicos en la arquitectura de la inflorescencia. Posteriormente, esta autora percibió que la progenie recombinante de cruzamientos artificiales entre *Zea diploperennis* y *Tripsacum* sp. era muy similar morfológicamente a los maíces más antiguos encontrados en yacimientos arqueológicos (Eubanks, 2001). Con estos estudios dio crédito a la hipótesis que postula que una hibridación entre un teosinte y *Tripsacum* habría jugado un papel fundamental en la evolución del maíz domesticado.

Naranjo *et al.* (1990) propusieron que el maíz y los teosintes no derivaron unos de otros, y que su afinidad se debería a la existencia de antecesores comunes a nivel diploide, extinguidos actualmente, por lo que los representantes modernos del género *Zea* serían producto de un complejo proceso evolutivo.

Figura 1.21: Teorías concernientes a la evolución del maíz. (Tomado y adaptado de Wilkes, 1979).



1.7 ORIGEN POLIPLOIDE DEL MAÍZ

Los estudios citogenéticos permitieron avanzar en el conocimiento de los mecanismos de aislamiento reproductivo y modos de especiación en plantas. La especiación producida por hibridación interespecífica es muy común en el reino vegetal, en especial la especiación por poliploidía. En estos casos, la citogenética a través del análisis genómico, ha contribuido a la resolución del origen y evolución de distintos grupos taxonómicos (Poggio y Naranjo, 2004).

La poliploidía es uno de los fenómenos más comunes en la evolución de las plantas. Se estima que el 70% de las angiospermas y la mayoría de las especies de plantas con valor económico son poliploides. En la actualidad existen muchas evidencias que indican que *Zea mays* ssp. *mays*, es un poliploide críptico. El primero que propuso esta hipótesis fue Anderson (1945) quien consideró que el maíz podría ser un alotetraploide con $2n=4x=20$ (con número básico: $x=5$) derivado a partir de ancestros con $2n= 10$.

Según Darlington (1956), la inferencia del número básico en una serie poliploide es obviamente un paso importante para proponer una hipótesis evolutiva. Algunas veces los miembros diploides de las series poliploides desaparecieron del género o incluso de la familia, borrándose de este modo la evidencia interna de la poliploidía. Es por esto que se hace necesario estudiar otros genomas relacionados para inferir el número cromosómico básico. Los géneros relacionados al maíz como *Coix* y *Sorghum* poseen un número haploide de cinco lo que guarda una coincidencia sugerente en relación al número básico $x=5$ propuesto para *Zea* (Darlington, 1956).

Los primeros hallazgos citológicos que permitieron sustentar que el maíz sería un poliploide con $x=5$ fueron la existencia de apareamiento cromosómico durante la meiosis de haploides (McClintock, 1933; Ting, 1985), la asociación secundaria de bivalentes (Vijendra Das, 1970) y la observación de cuatro grupos de cinco cromosomas cada uno en metafases somáticas (Bennett, 1983 y 1984).

Posteriormente, Naranjo, Poggio y colaboradores realizaron numerosos estudios meióticos en especies e híbridos intra e interespecíficos del género *Zea*, que reforzaron dicha teoría y permitieron proponer que el maíz y las especies relacionadas del género son aloploiploides de origen antiguo (Molina y Naranjo, 1987; Naranjo *et al.*, 1990; Poggio y Naranjo, 1995).

Otros grupos de investigación también aportaron evidencias sobre el origen poliploide del maíz pero empleando metodologías muy diferentes como por ejemplo el análisis isoenzimático (Helentjaris *et al.*, 1988; Wendel *et al.*, 1986) y el estudio de grupos de ligamiento a partir de marcadores moleculares (Moore *et al.*, 1995; Gaut y Doebley, 1997). En este último caso, los mapeos comparativos y el análisis de secuencias duplicadas indicaron que el maíz sería un aloploiploide segmental cuyos dos genomas han experimentado mutuos reordenamientos.

1.8 VARIABILIDAD Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL GÉNERO *ZEa*

Figura 1.22: Diversidad hallada en el maíz cultivado en América (Tomado de Gear JRE, 2006).



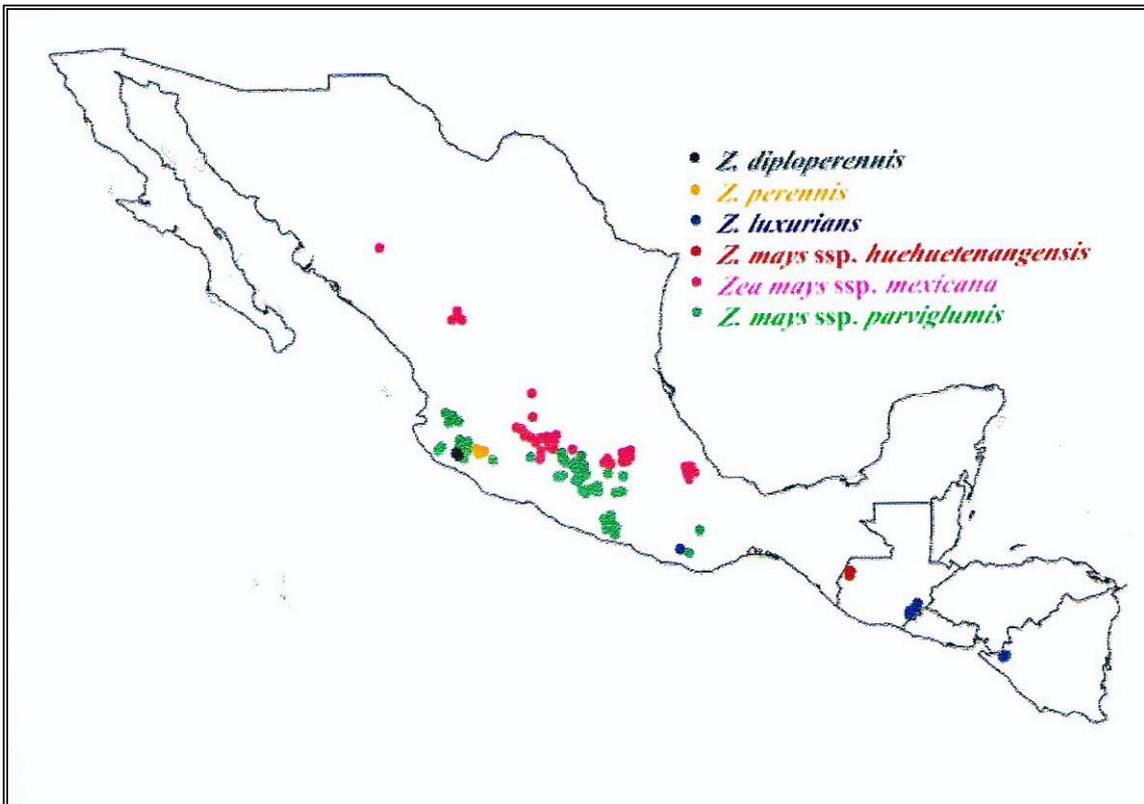
Vavilov (1931) ubicó el origen del maíz en el Sur de México y Norte de América Central, donde además de existir una enorme variabilidad genética (Figura 1.22), crecen espontáneamente sus parientes más cercanos: los teosintes (Figura 1.23). Los teosintes perennes (*Zea diploperennis* y *Zea perennis*) se distribuyen en regiones muy limitadas de las tierras altas del oeste de México. En cambio, la especie anual *Zea luxurians* (Teosinte de Guatemala) se encuentra en ambientes más ecuatoriales de Guatemala, Honduras y Nicaragua. Por el contrario, *Zea mays* ssp. *mexicana* (Teosinte anual) está restringida a las tierras altas del Plateau Central de México y *Zea mays* ssp. *parviglumis* (Teosinte Balsas) se distribuye a lo largo de las elevaciones medias y bajas del sur y oeste de México. La distribución de *Zea mays* ssp. *huehuetenanguensis* (Teosinte de Huehuetenango) está limitada a una pequeña región de tierras altas en el noroeste de Guatemala.

Vavilov también reconoció la existencia de un segundo genocentro en Cuzco (Perú), centro de la civilización incaica. Mangelsdorf (1931) argumentó que los maíces tunicados son los más primitivos y que su centro de dispersión está en el Chaco-Paraguayo. Aunque las especies y subespecies de *Zea* se encuentran distribuidas en América, la mayor variabilidad se manifiesta en México. *Zea mays* L ssp. *mays* se distribuye

ampliamente a lo largo de América Central y América del Sur, con una gran variabilidad ecogeográfica y diversidad de razas.

Para prosperar o aún existir bajo tal variedad de condiciones ambientales, una especie usualmente debe poseer una gran diversidad de formas. Esta diversidad se halla en el maíz en un grado que probablemente no pueda encontrarse en ninguna otra planta cultivada. Las variedades de maíz difieren entre sí en muchas características y lo hacen incluso de forma extrema. Comercialmente hablando existen cinco tipos principales: *dentado*, *cristalino*, *harinoso*, *dulce* y *reventón*, que se diferencian entre sí por la naturaleza de los componentes de reserva de sus granos. Por encima de la diversidad de tipos de grano y color, existe una tremenda variabilidad en numerosos descriptores morfológicos y vegetativos. Existen desde genotipos muy precoces (madurez temprana) como la raza Gaspé de la Península de Gaspé (Canadá) o Cinquantino (Pirineos españoles) que maduran en 60 o 70 días, hasta variedades muy tardías de América tropical que requieren diez u once meses para alcanzar la madurez. El número de hojas puede variar de ocho a cuarenta y ocho, la altura del tallo desde menos de cincuenta y seis centímetros a más de 4 m. El número de tallos producidos por una sola semilla puede variar desde uno hasta quince. El tamaño de la espiga va desde las pequeñas de algunas variedades de maíz reventón o pisingallo, que no son mas grandes que un dedo pulgar, hasta las del maíz gigante cultivado en el Valle de Jalisco (México) que tiene espigas de hasta 56 cm. de largo dispuestas en tallos tan altos que deben cosecharse a lomo de caballo y tan duras y fuertes que a veces se construyen cercas con ellas para animales domésticos utilizándolas como estacas. Casi todas las formas principales del maíz que conocemos hoy día ya eran cultivadas por los indígenas americanos antes de la conquista, y todas ellas fueron clasificadas por los botánicos dentro de una única especie: *Zea mays* L. Todas las variedades de maíz conocidas actualmente pueden cruzarse entre sí y sus híbridos resultan completamente fértiles. La gran variación entre las diversas formas del maíz originarias de diferentes regiones americanas evidencia la enorme heterogeneidad genética de este cereal debida al proceso evolutivo que viene ocurriendo desde que comenzó su domesticación hace más de 7.000 años.

Figura 1.23: Distribución de los Teosintes (Tomado de González G, 2004).



La enorme variabilidad hallada en el maíz se debe a:

AMBIENTES VARIADOS

Desde el ecuador hasta 50° de latitud.
Desde el nivel del mar hasta 4,000 m. sobre el mar

DINÁMICA DE LA VARIABILIDAD

Puede aumentar, disminuir o mantenerse constante por:

- a. Disminución:** una raza desplaza a otras. Introducción de híbridos comerciales. Cambios económicos, sociales y tecnológicos.
- b. Aumento:** Exploración de nuevas áreas. Grupos étnicos. Exploraciones.

DISTRIBUCIÓN DE TIPOS DE ENDOSPERMA

Región Andina: predominan los amiláceos y en menor cantidad indurata (*Flint*)
Este de Sudamérica: predomina el indurata
México y EE.UU.: indentata

CARACTERES BIOLÓGICOS Y VEGETATIVOS INFLUIDOS POR

Fotoperíodo
Termoperíodo
Disponibilidad de agua

CARACTERES CITOLÓGICOS (NÚMERO DE *KNOBS*)

Relación altitud-latitud y número de *knobs*
Relación entre caracteres cuantitativos y número de *knobs*
La adaptación a ambientes tropicales está asociada a un mayor número de *knobs*. Los maíces de los altos Andes tienen menor número de *knobs*
Las asociaciones de *knobs* están relacionadas al ciclo vegetativo, hábito de planta, longitud del tallo y extensión del área foliar

1.9 IMPORTANCIA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL CULTIVO DE MAÍZ

El maíz (*Zea mays* L ssp. *mays*) es indiscutiblemente el regalo más grande de Mesoamérica al mundo. Es una de las especies cultivadas más productivas. Desde el siglo pasado, los científicos han incrementado dramáticamente la productividad del maíz de zonas templadas fundamentalmente a través de la explotación de la heterosis.

Es una planta C4 con una alta tasa de actividad fotosintética. Tiene el más alto potencial para la producción de carbohidratos por unidad de superficie y día. Considerada individualmente, su tasa de multiplicación es de 1:600-1000 (Aldrich *et al.*, 1975). Fue el primer cereal sometido a rápidas e importantes transformaciones tecnológicas en su forma de cultivo. El éxito de la tecnología basada en la ciencia para el cultivo del maíz ha estimulado una revolución agrícola generalizada en muchas partes del mundo.

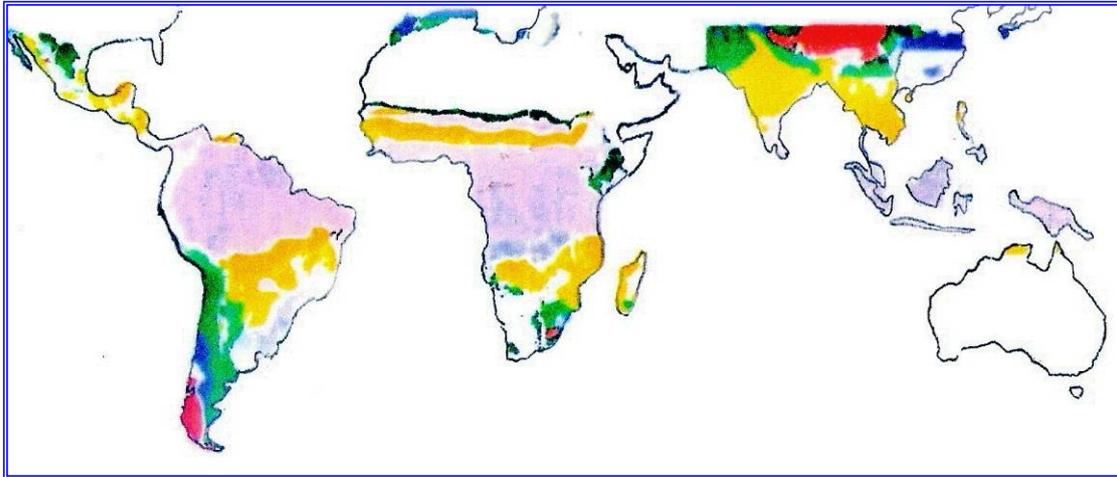
Ningún otro cultivo se distribuye sobre un área tan extensa, y solamente otro —*el trigo*—, se cultiva en una superficie mayor. El maíz está dentro de las doce o quince especies de plantas cultivadas que constituyen la principal fuente de alimento de millones de personas y que literalmente hacen la diferencia entre el bienestar o el hambre.

Actualmente, el maíz es el segundo cultivo del mundo por su producción detrás del trigo, mientras que el arroz ocupa el tercer lugar. Es el cereal de mayor rendimiento de grano por hectárea y le sigue al trigo en producción mundial. Posee una gran importancia económica a nivel mundial ya sea como alimento humano, para el ganado o como materia prima de numerosos productos industriales. Las tres cuartas partes del grano de maíz pueden ser transformadas en carne, leche, huevos y otros productos animales.

Constituye la base alimenticia de muchos pueblos americanos. Por ejemplo, es el alimento vegetal básico de la dieta de la moderna civilización norteamericana. Es la planta más eficiente que tienen los norteamericanos para capturar la energía solar y convertirla en alimento. En realidad, se consumen directamente sólo pequeñas cantidades de maíz: choclo a la parrilla, cereales de desayuno, budín Indio y para un propósito algo diferente, un brebaje inventado por un Ministro de Gospel de Kentucky: el whisky Bourbon.

La diversidad de ambientes en los que se cultiva el maíz es mucho mayor que la de cualquier otro cultivo. Es conocido en todo el mundo y cultivado en cada región agrícola apta del planeta. Cada mes del año, una nueva cosecha de maíz está madurando en algún lugar del orbe. Crece desde los 58°LN (Rusia y Canadá) hasta los 40°LS (Argentina). Se encuentran campos cultivados con maíz desde debajo del nivel del mar (planicies del mar Caspio) hasta alturas de 3400 m. en los Andes peruanos. El maíz se cultiva en regiones con tan sólo 150 mm. de precipitación anual (Rusia y el Altiplano) hasta otras con 5000 mm. anuales (China subtropical o costa de Colombia). Florece casi igualmente bien en los veranos cortos de Canadá y en los veranos casi perennes de las regiones tropicales de Colombia y Ecuador. Se lo puede clasificar en dos tipos principales según la latitud y el ambiente donde se cultiva. El maíz de los ambientes más cálidos (desde los 30° de latitud sur hasta los 30° de latitud norte) es conocido como maíz tropical, mientras que aquel que crece en climas más fríos, más allá de los 34° de latitud sur y norte, es llamado maíz de zona templada. Los maíces subtropicales crecen entre las latitudes de 30° y 34° de ambos hemisferios. Esta es una descripción muy general ya que los maíces tropicales y templados no obedecen a límites regionales o latitudinales rígidos. A su vez, el maíz tropical se divide en tres subclases: de tierras bajas, de media altitud y de zonas altas. Esta clasificación de los tipos de maíz basada en el ambiente ha sido descrita en detalle por Dowsell *et al.* (1996). Para mejorar el ajuste de las nuevas variedades con el medio ambiente, en la década de 1980, el CIMMYT definió un juego global de ambientes de producción de maíz conocidos como “mega-ambientes” (ME’s) sobre la base de sistemas de información geográfica (GISs), que permitió desarrollar clasificaciones (Tablas 1.1, 1.2 y 1.3) y mapas (Figuras 1.24 y 1.25) utilizados para seleccionar ambientes testigo donde desarrollar programas de mejora genética y ensayar germoplasma a escala regional (Hartkamp *et al.*, 2000).

Figura 1.24: Mapa mundial simplificado de mega-ambientes del cultivo de maíz según una aproximación por GIS (Tomado de Hartkamp et al., 2000).



- Tierras altas tropicales; ■ Latifundios medias tropicales; ■ Tierras altas tropicales; ■ No-ecuatorial/Tierras bajas tropicales-subtropicales; ■ No-ecuatorial/Tierras medias tropicales-subtropicales; ■ No-ecuatorial/Tierras altas tropicales-subtropicales; ■ Subtropical con invierno caluroso; ■ Subtropical con invierno cálido; ■ Subtropical con invierno frío; ■ Subtropical/templado caluroso; ■ Subtropical/templado cálido; ■ Subtropical/templado frío; ■ demasiado seco; (en blanco): sin datos.

Figura 1.25: Mega-ambientes del maíz en Sudamérica según la clasificación de 1991 y con puntos de distribución del maíz cultivado según Hyman et al. (1998).

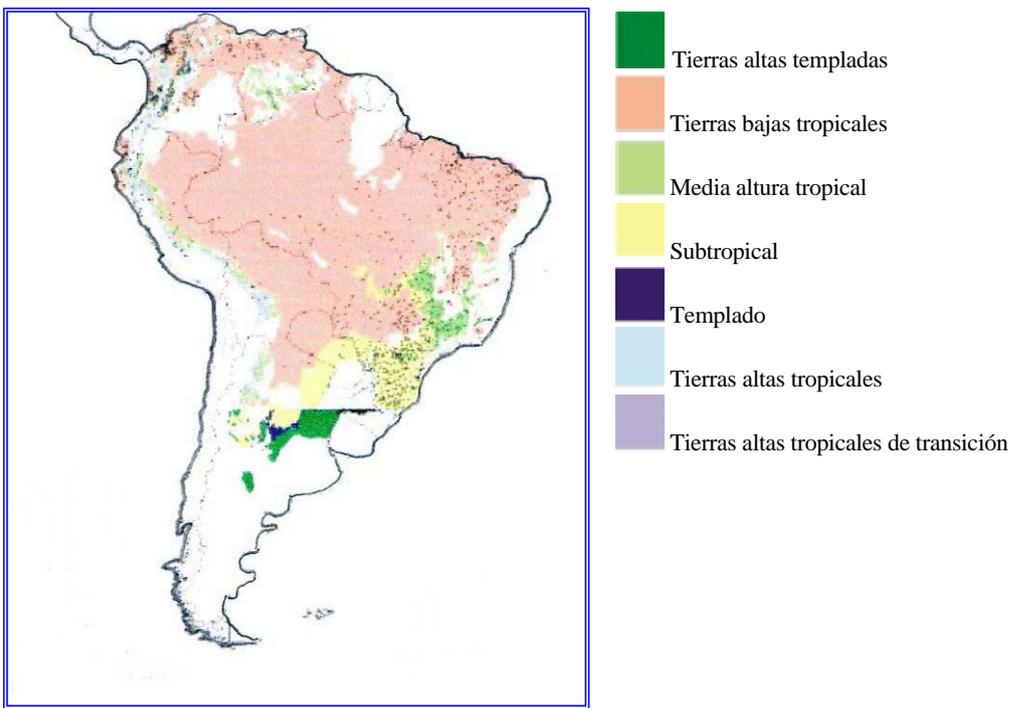


TABLA 1.1: Actualización de mega-ambientes de maíz según la normativa del Comité de especialistas del CIMMYT organizado en 1991.

Ecología	Temp. media de crecimiento (°C)	Elevación (msnm.)	Latitud
Tierras bajas tropicales	>24	0 – 1.000	30°N - 30°S
Media altura tropical	20 – 24	800 – 1.800	30°N - 30°S
Subtropical	20 – 24	--	> 20°N y > 20°S
Tierras altas tropicales de transición	17 – 20	1.500 – 1.800	30°N - 30°S
Tierras altas tropicales	12.5 – 17	> 2.000	30°N - 30°S
Templado	20 – 22	--	> 30°N y > 30°S
Tierras altas templadas	15 - 20	--	> 30°N y > 30°S

TABLA 1.2: Criterios agroclimáticos utilizados en la clasificación de medios ambientes del maíz de Doswell, Paliwal y Cantrell (1996).

Medio Ambiente	Temperatura media de la estación de crecimiento en °C			Altitud (msnm)	Latitud
	Mínima	Máxima	Promedio		
Tropical	22	32	28	< 1.000	33° o menor
Subtropical	17	32	25	< 1.600	23-33°
Subtropical	17	32	25	1.000-1.800	23° o menor
Templado	14	24	20	< 500	34° o mayor
Tierras altas	7	24	16	> 1.800	23° o menor
Tierras altas	9	25	18	> 1.600	23-34°

TABLA 1.3: Descripción, regiones, países y sitios representativos asociados con megaambientes globales de maíz (ME).

ME	Nombre	Fotoperiodo hs.	Temp. media °C	Descripción
1	Tierras bajas Tropicales	11-12.5	≥ 24	Centroamérica ecuatorial y Sudamérica. SE Asia y regiones costeras de África. Áreas muy húmedas, lluviosas. Incluye algunas regiones con estación invernal en altas latitudes. Suwan (W), Tailandia; Bangalore (W), India; Tarapoto, Perú; Mvuazi, DRC; Kwadoso, Ghana.
2	Tierras medias Tropicales	11-12.5	≥18 <24	Centro y Sudamérica. Gran parte del interior de África sub-sahariana ecuatorial. Sete Lagos, Brasil; Palmira, Colombia; Turrialba, Costa Rica; Nazareth, Etiopía; Embu, Kenya; Poza Rica (W), México.
3	Tierras altas Tropicales	11-12.5	< 18	Tierras altas ecuatoriales, típicamente encima de 2.000 msnm. Río Negro, Colombia; Ambo, Etiopía; Cajamarca, Perú
4	No ecuatorial Tierras bajas Tropicales-Subtropicales	12.5-13.4	≥18 <24	Ambientes mayores de Centro y Sudamérica, Afrecha Occidental y sub-sahariana, Asia. Ludhiana, India; Chiredzi, Zimbabwe, Santa Cruz, Bolivia; La Ceiba, Honduras; Poza Rica (S), México; Tlaltizapan (S), México; Suwan (S), Tailandia.
5	No ecuatorial Tierras medias Tropicales-Subtropicales	12.5-13.4	≥18 <24	Mayoría de África sub-sahariana y tierras altas mexicanas. Típicamente por debajo de los 1.800 msnm. Usualmente lluvioso pero con grandes variaciones en la intensidad. Harare, Zimbabwe; Celaya, México.
6	No ecuatorial Tierras altas Tropicales-Subtropicales	12.5-13.4	< 18	Muchas regiones de tierras altas y escarpadas de Centro y Sudamérica y África. Típicamente por encima de los 1.800 msnm. El Batán, México; Thaba Seka, Lesotho.
7	Subtropical con inviernos calurosos	< 11	≥ 24	Ninguna región encaja en este criterio. Sólo se incluye esta categoría para completar la serie. Ningún sitio representativo.
8	Subtropical con inviernos cálidos	< 11	≥18 <24	Típicamente regiones de riego a baja altitud. Los Mochis (W), México; Joydebpur (W), Bangladesh.
9	Subtropical con inviernos fríos	< 11	< 18	Área muy limitada con clima fresco, subtropical, pero sin heladas en la estación invernal. Good Hope, Botswana.
10	Subtropical-Templado caluroso	≥ 13.4	≥ 24	Abarca desde ambientes muy secos irrigados hasta húmedos y lluviosos. Sakha, Egipto; Chokwe, Mozambique; Rampur (S), Nepal; Islamabad, Pakistán; Temple, Texas.
11	Subtropical-Templado cálido	≥ 13.4	≥18 <24	Mayor parte de regiones de producción de EE.UU. y China. Kinming, China; Lumie, Nepal, Potchefstroom, Sud Afrecha; Toulouse, Francia; Ferrara, Italia; Pyongyang, Corea del Norte; Ames, Iowa, USA; Davis, California, USA., Pergamino, Argentina; Miramar, Argentina.
12	Subtropical-Templado frío	≥ 13.4	< 18	Regiones de altas latitudes donde es posible la producción de maíz. La Platina, Chile; Guelph, Ontario; Orleans, Francia; Corfo, Río Colorado, Argentina.

Como se dijo antes, los cultivos de maíz de mayor importancia económica están ubicados en zonas de clima templado a templado-cálido con veranos calurosos y húmedos (*condiciones reunidas por las dos regiones de cultivo de maíz más importantes del mundo: American Corn Belt y Zona Núcleo Maicera Argentina*). La importancia y grado de aptitud de una región para un determinado cultivo, se expresa y refleja a través del rendimiento obtenido. El *American Corn Belt* (Cinturón Maicero Americano) aventaja a la *Zona Núcleo Maicera Argentina*, porque los suelos americanos no tienen horizonte B_{textural}, tampoco son alcalinos y tienen mayor capacidad de almacenamiento de agua. Por otro lado, la distribución de las lluvias en esa región norteamericana es más regular que en Pergamino. En cambio, Argentina se caracteriza por la *irregularidad* de la producción, lo cual está íntimamente asociado a la *inestabilidad* de las condiciones ambientales.

1.10 EL CULTIVO DE MAÍZ EN LA REPÚBLICA ARGENTINA

El maíz cultivado en Argentina tiene una madurez relativa de 110 a 130 días, siendo de 110 a 115 días el ciclo ideal para la región sudeste de la provincia de Buenos Aires (región IX) y región oeste de la misma provincia (región VII); de 115 a 125 días para la región Pampeana (regiones IV, V y VI) y de 125 a 130 días para zonas subtropicales (regiones I, II y III).

Los maíces cultivados en Argentina pueden clasificarse según la dureza de su grano en:

1. Tipos duros o Flint: es el maíz argentino por excelencia. También se lo conoce como Maíz Plata. Estos híbridos son requeridos principalmente por la industria de la molienda seca. Tradicionalmente se lo utilizaba para fabricar polenta, pero actualmente su uso se ha extendido a la elaboración de cereales de desayuno y raciones alimentarias para engorde.

2. Tipos dentados: también llamados dentado amarillo. A estos híbridos se los utiliza principalmente en la industria de la molienda húmeda para obtener alcohol, almidón y fructosa. Es el típico maíz del cinturón maicero norteamericano.

3. Tipo pisingallo, reventador o Popcorn: variedades e híbridos de endosperma vítreo, muy duro, que revienta con el calor formando la típica palomita. Durante este siglo, Argentina se ha convertido en el principal exportador mundial de este tipo de maíz.

4. Tipos harinosos: corresponden a un grupo numeroso de razas propias de las zonas de altura del Noroeste argentino (NOA) como de las zonas bajas del Noreste y Noroeste del país. Se los utiliza para consumo fresco (choclos) como para elaborar comidas regionales (tamales, mazamorra, bebidas).

Argentina tiene una enorme cantidad de razas de maíces nativos que expresan diferentes formas, tamaños, colores y texturas. Desde principios del siglo XX, se hicieron numerosas investigaciones con el fin de describir, establecer el origen y determinar el potencial de utilización de las razas autóctonas en el mejoramiento de la especie. Los primeros estudios fueron realizados por Marino en 1904 y Holmberg en 1934 en la zona de la Quebrada de Humahuaca (provincia de Jujuy) por su proximidad con el centro de dispersión ubicado en la Meseta Peruano-Boliviana. Más tarde, a finales de la década de 1950, el Ing. Agr. L. Parodi profundizó los trabajos de clasificación de los maíces indígenas del NOA y del NEA. Entre 1951 y 1961 se recolectaron maíces de la raza Cateto (colorado y amarillo) en el área pampeana tradicional del cultivo. Más tarde las recolecciones se extendieron por todo el país. En 1961, con apoyo de organismos internacionales, se creó el Banco de Germoplasma de Maíz del INTA Pergamino, uno de los primeros bancos de recursos genéticos de Sudamérica (Eyherabide, 2006).

Deben reconocerse los profundos estudios de descripción y clasificación de razas de maíz argentino basados en caracteres morfológicos que realizó un numeroso grupo de investigadores, entre quienes cabe destacar a Abiuso, Cámara-Hernández, Miente Alsogaray, Salhuana, Safont Lis, Torregrosa, Sevilla Panizzo, Ferrer, entre otros. A nivel molecular, a mediados de la década de los 90, Pfluger y Schlatter, analizaron la variabilidad entre y dentro de razas y colecciones de maíz a partir del uso de marcadores isoenzimáticos (Eyherabide, 2006).

Durante la década de 1970 se masificó el uso de los híbridos comerciales en las zonas típicamente maiceras de la pradera pampeana, con el consiguiente desplazamiento de las variedades a zonas consideradas como marginales para su cultivo. El rendimiento medio de este decenio fue de 2.683 Kg./ha.

En Argentina, la década de 1980 se caracterizó por el proceso de *agriculturización*, con la consecuente expansión de las superficies cultivadas a costa de la reducción en las existencias vacunas, preferentemente en las zonas de mayor aptitud agrícola de la región pampeana. Se concluyó el proceso de sustitución de variedades por híbridos comerciales. Se lograron importantes avances en el manejo poscosecha del grano, fundamentalmente en el proceso de almacenamiento y secado. Se difunde la aplicación de sistemas de labranza conservacionista. La adopción de estas medidas trae aparejado un incremento del rendimiento medio, que se sitúa en 3.383 Kg./ha.

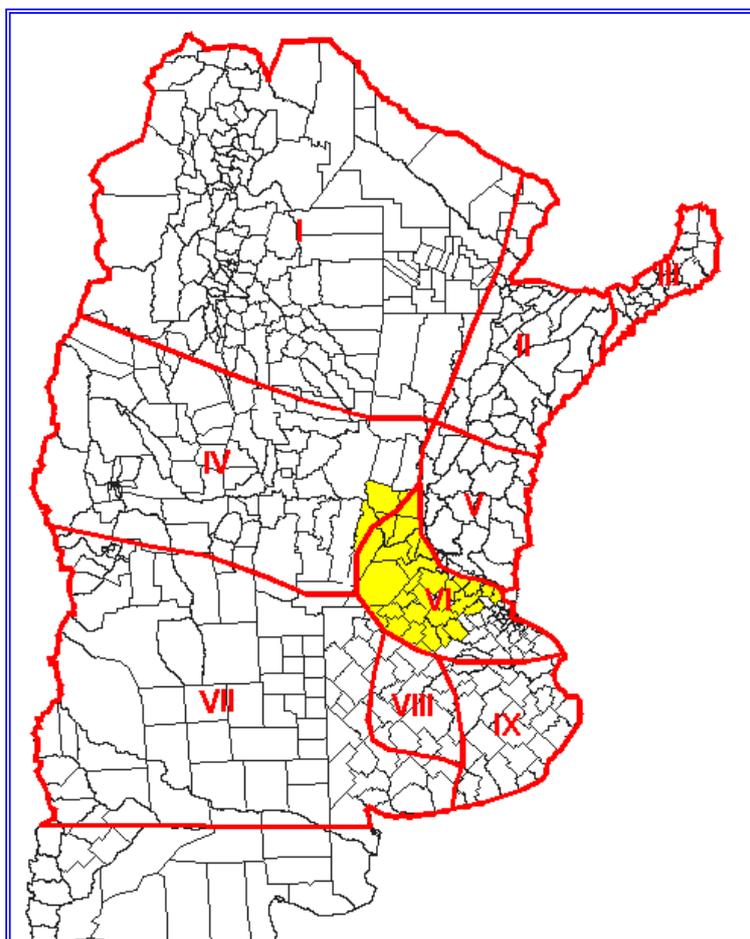
El despegue definitivo del cultivo de maíz en Argentina se concreta durante la década de los 90. Se incrementa la superficie dedicada al cultivo, se liberan al mercado híbridos con mayor potencial de rendimiento y mejor resistencia a plagas y enfermedades, aumenta el empleo de fertilizantes y uso de la siembra directa, se incorporan técnicas de riego complementario, se renueva el parque de cosechadoras y a partir de 1999/2000 se inicia el cultivo de materiales transgénicos. El rendimiento medio por hectárea durante el periodo 1990/91-1997/1998 llegó a 4.608 Kg./ha, con un pico de 6.078 Kg./ha en el ciclo 1997/98 (cifra récord para el cultivo) (SAGPyA, 2003).

La marcada mejora de la calidad genética de la semilla sembrada en el país junto a un cambio profundo en la tecnología y práctica del cultivo convirtió al maíz en el grano con mayor aumento del rendimiento durante las tres últimas décadas. En este período, la ganancia genética del rendimiento superó los $13,2 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para híbridos liberados en nuestro país (Luque *et al.*, 2006). Ello permitió que durante el primer quinquenio del siglo XXI el rendimiento medio nacional llegara a 7.100 Kg./ha (Gear, 2006).

El mejoramiento genético del maíz llevado a cabo por organismos oficiales y empresas privadas, nacionales o multinacionales, permitió el surgimiento de los que hoy conocemos como maíces de uso especial. Actualmente los maíces especiales de mayor relevancia en Argentina son los maíces colorados (*Flint* o vítreo), el pisingallo y hasta 2006/07 los maíces MAV o de Alto Valor. Nuestro país es el único productor mundial de maíz *Flint* y exporta unas 400.000 toneladas anuales a la CEE como especialidad no OGM. Durante la última década, Argentina se ha posicionado como el principal exportador de maíz pisingallo con unas 120.000 toneladas/año. Los maíces MAV son una asociación varietal (90% de un híbrido androestéril y 10% de un polinizador de alto contenido de aceite) producida por una compañía multinacional y se cultivan desde hace unos seis años produciendo un grano con el doble de aceite y hasta un 20% más de proteína que confiere un valor agregado para la industria avícola y porcina. Entre 2003/06, el país se ha consolidado como el primer exportador mundial de maíces MAV con unas 500.000 toneladas anuales (Gear, 2006).

La producción de maíz en Argentina, se puede distribuir por zonas siguiendo el criterio de regionalización adoptado por la SAGPyA de la Nación, que ha subdividido el país en nueve extensas regiones maiceras según las características de clima y suelo (Figura 1.26).

Figura 1.26: *Distribución de las nueve regiones maiceras argentinas* (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos de la República Argentina, 2007).



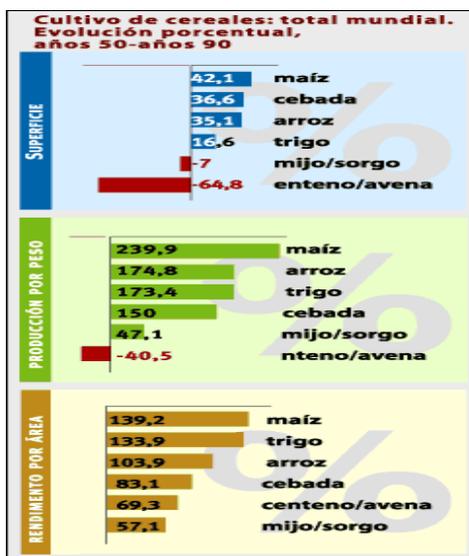
El área marcada en amarillo corresponde a la Zona Núcleo Maicera (ZNM o ZMT)

1.11 SITUACIÓN Y PERSPECTIVA DEL CULTIVO DE MAÍZ

1.11.1 *Internacional*

Según estadísticas de FAO, no cabe duda de que el maíz haya sido el cereal cultivado de mayor crecimiento porcentual no sólo en área sembrada sino también en rendimiento unitario y producción global entre las décadas del 50 al 90 (Figura 1.27).

Figura 1.27: Cultivo de cereales: total mundial. Evolución porcentual entre las décadas del 50 y del 90.



(Fuente: FAO, Enero 2000).

Globalmente, el maíz se cultiva hoy día en más de 157 millones de hectáreas con una producción anual algo superior a los 800 millones de toneladas métricas (Fuentes= www.aetc.es; www.magap.gob.ec y www.apa.cl). En 1995, la producción mundial alcanzaba los 500 millones de toneladas, pero ocho años más tarde ya registraba un incremento del 20% (600 millones). Sin embargo, entre 2003 y 2006 la producción aumentó otros 100 millones, alcanzando un volumen total de 700 millones de toneladas. En 1990, el comercio internacional de maíz era de unos 64 millones de toneladas y se incrementó a 74 millones en 1995. A partir de ese año, las exportaciones mundiales se estabilizaron alrededor de los 75 millones de toneladas hasta el año 2006 en que se observó un incremento del 3,5% (76,6 millones de toneladas). El principal productor mundial es EE.UU. con un volumen superior a los 300 millones de toneladas, lo que le sitúa históricamente como el líder mundial de exportaciones de maíz con una participación del 60 a 70% del comercio mundial. Datos del USDA, indican que en 1993 las exportaciones norteamericanas de maíz apenas alcanzaron los 33,7 millones de toneladas, mientras que en 1995 aumentaron a 56,6 millones de toneladas. El saldo exportable de Estados Unidos en 2009/10 fue de 54,8 millones de toneladas métricas (USDA, Abril 2011). A partir de 1994/95, los modestos volúmenes exportados por Argentina (6% al 16% del total mundial) sirvieron para posicionarla nuevamente como segundo exportador mundial, seguido por China y Brasil en tercero y cuarto puesto, respectivamente, aunque con volúmenes un tanto erráticos. Debe remarcarse que

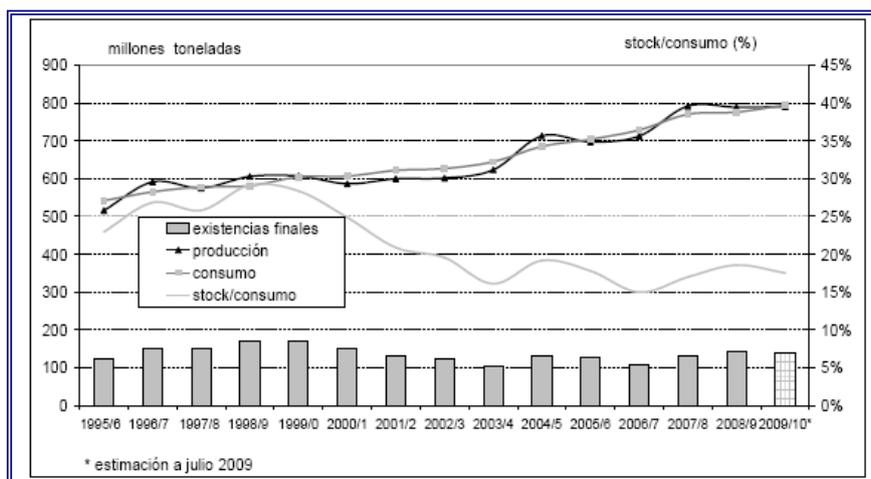
Argentina lideró el comercio internacional de maíz hasta finales de la Segunda Guerra Mundial. Durante la década de 1930, por ejemplo, las exportaciones anuales de maíz argentino llegaron a 6.200.000 toneladas, mientras que el volumen comercializado a nivel mundial apenas alcanzaba los 10.000.000 de toneladas. En el mismo periodo, las exportaciones anuales promedio de EE.UU. eran de apenas 1.000.000 de toneladas, o sea el 16% del volumen argentino. Tan sólida parecía la posición argentina en el mercado internacional de maíz, que en un informe de 1940 del Food Research Institute de la Universidad de Stanford (EE.UU.), se expresaba que “*Argentina posiblemente continuará siendo el exportador casi monopolista del mercado mundial del maíz*” (Coscia, 1980).

El maíz tropical, incluido en las cifras anteriores, se cultiva en 66 países y es de importancia económica en 61 de ellos, cada uno de los cuales siembra más de 50.000 hectáreas con un total de cerca de 61,5 millones de hectáreas y una producción anual de 111 millones de toneladas métricas. La situación del maíz en los trópicos está cambiando rápidamente. Existe mayor disponibilidad de germoplasma con un buen índice de cosecha y alta productividad para ambientes tropicales. El rendimiento medio del maíz en los trópicos es de 1.800 Kg./ha comparado con una media mundial de más de 4.000 Kg./ha (Paliwal, 2001c; FAO, 2003). Las estadísticas del CIMMYT indican que el rendimiento medio del maíz en las zonas templadas es de 7.000 Kg./ha. Sin embargo, en la zona templada el cultivo del maíz tiene un ciclo mayor que la mayoría de los maíces tropicales. Por lo tanto, el rendimiento del maíz tropical, cuando se lo compara con el del maíz de zona templada, no es tan bajo; aún así, la productividad del maíz en las zonas tropicales es menor que en las zonas templadas. Hay algunas excepciones donde la productividad del maíz tropical se compara favorablemente con el maíz en los ambientes templados, tal como el maíz cultivado en la época invernal en los trópicos. Actualmente, los países en desarrollo comienzan a explotar en mayor grado el potencial de la heterosis. Ello, junto con la expansión de la producción y comercialización de semillas hace posible que híbridos superiores y variedades mejoradas se encuentren ahora más fácilmente disponibles para los agricultores.

Utilizando las relaciones entre el comercio y el consumo mundial, se puede comprobar que entre 1990 y 2003 la relación disminuyó de 12.7% a 11.5%, mientras que más del 87% de la superficie sembrada se consume dentro de los países productores y no es destinada al comercio de exportación. Durante los últimos 6 años se observa que la tasa de crecimiento del consumo mundial de maíz se mantiene constante a un ritmo del 3% anual.

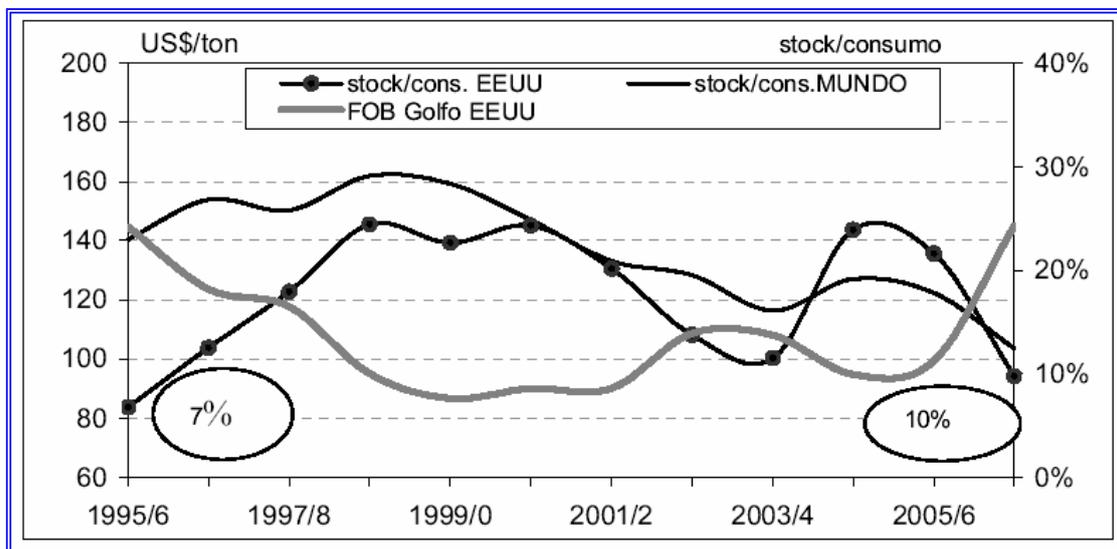
El mercado internacional de maíz se presenta sumamente fortalecido durante la campaña 2006/07 como consecuencia de la baja relación observada entre las existencias y el consumo. La fuerte caída de este indicador (-30%) respecto del año anterior parece responder al crecimiento sostenido de la demanda mundial de maíz que por segundo año consecutivo supera a la producción (Figura 1.28). El crecimiento de la demanda se apoya en fuertes aumentos del consumo de maíz en EE.UU. para la producción de etanol y en China para la alimentación animal, en donde continúa aumentando la producción de carnes a tasas relevantes. En este contexto, la relación reservas/consumo mundial se ubicaría alrededor del 17% (USDA, Julio 2009), uno de los niveles más bajos de los últimos 10 años (Figura 1.28). En este marco, durante Noviembre de 2006, el precio internacional de maíz FOB Golfo de EE.UU. fue 50% superior que el correspondiente a igual periodo del año anterior (150 *contra* 98 dólares/tonelada) (Figuras 1.29 y 1.30)

Figura 1.28: Estadísticas mundiales de maíz. Producción, consumo, existencias finales y relación existencias/consumo.



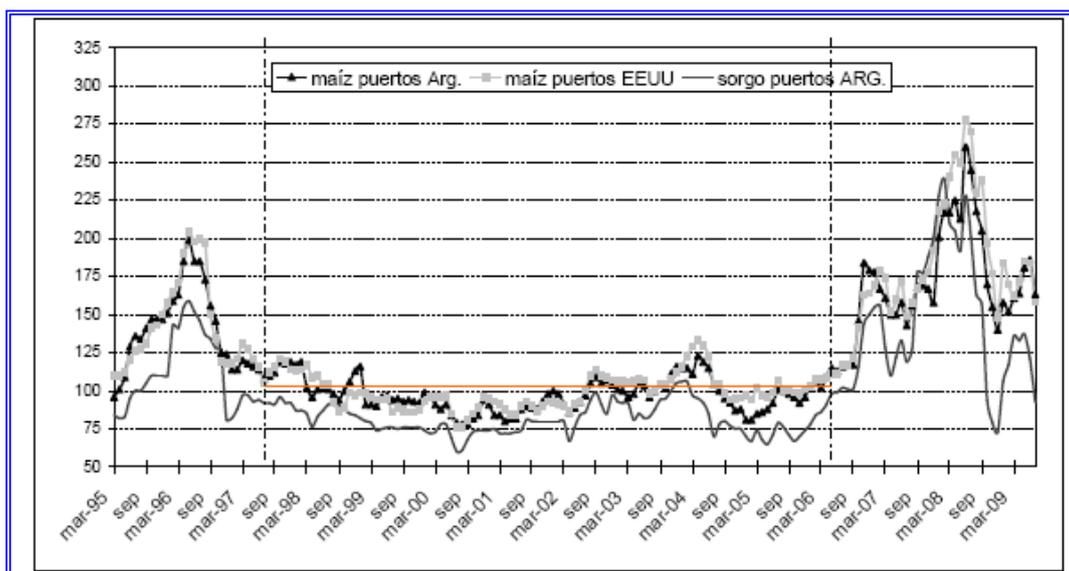
(Fuente: elaboración propia basado en datos de USDA, Julio 2009).

Figura 1.29: Maíz: evolución del precio FOB Golfo y de la relación stock/consumo a nivel mundial y en EE.UU.



(Fuente: OPYPA con información de USDA (Nov. 2006) y SAGPyA, Min. de Economía, Argentina).

Figura 1.30: Precios de exportación de maíz y sorgo (precios FOB, dólares/tonelada).



(Fuente: OPYPA sobre información de SAGPyA, Min. de Economía, Argentina).

Un factor que está alterando coyunturalmente la situación actual del mercado internacional, es la medida que tomó el gobierno argentino (SAGPyA, Res. 775/2006) de suspender transitoriamente las exportaciones de maíz. Dado que Argentina es el segundo exportador mundial después de EE.UU., la medida adoptada repercutió inmediatamente en el mercado de maíz que registró incrementos en las cotizaciones de la bolsa de Chicago y un aumento del 10% en el precio FOB argentino (de 165 a 180 dólares la tonelada).

Es previsible que la demanda de maíz como alimento humano y animal crezca en las próximas décadas en los países en desarrollo a una tasa mayor que la del trigo o del arroz. Byerlee y Saad (1993) han hecho proyecciones en las que la tasa de incremento de la demanda de maíz durante el período 1990-2005 se estima en 4,1%/año en los países en desarrollo, comparado con una tasa global de 2,6%/año.

Los indicadores económicos expuestos, señalan que el maíz es un cultivo que debe ser debidamente explotado a fin de alimentar la creciente población mundial. Mayores incrementos de producción de alimentos humanos y animales deben provenir de los cereales gruesos, incluyendo el maíz, los cuales tienen ventajas comparativas en ambientes desfavorables. A escala mundial, el maíz no ha alcanzado aún el límite de difusión en los ambientes productivos y es el momento oportuno para aprovechar especialmente su alto potencial de producción en los trópicos

1.11.2 *Argentina*

El cultivo de maíz en Argentina transitó por un derrotero análogo al resto de la agricultura pampeana con relación a la incorporación de tecnología. Sin embargo, es una de las especies que manifestó mayor respuesta en los rendimientos por unidad de superficie.

El análisis de la información estadística sobre área, rendimiento y producción del cultivo de maíz en Argentina durante las décadas de 1970 a 1990 inclusive, es suficiente para comprender cómo llegó nuestro país a posicionarse como el quinto productor a nivel mundial (Tabla 1.4). En cuanto a cifras de producción, tanto en valores absolutos como relativos, la década comprendida entre 1988/89 y 1997/98, fue la de mayor crecimiento del cultivo porque el volumen total cosechado se incrementó en un 295 %, pasando como país productor de la decimonovena a la quinta posición, y como país exportador del cuarto al segundo puesto (Tabla 1.5). En los últimos años, nuestro país exportó entre 10 a 13,5

millones de toneladas métricas anuales (Figura 1.31) alcanzando un volumen de 17.755.661 toneladas durante el año 2010 (Fuente= www.fortunaweb.com.ar).

Argentina exporta maíz a unos 50 países repartidos en los cinco continentes. La diversidad de países de destino y el volumen alcanzado permiten afirmar que las exportaciones argentinas de maíz resultan muy competitivas; el precio fue un elemento fundamental, así como también las características de calidad del grano argentino para la manufactura de raciones. Según información de la SAGPyA (2003) los cinco principales destinos de exportación representan del 40% al 52% del saldo exportable total. Durante el periodo 2000 a 2007, los principales compradores fueron Egipto, Chile, Corea y España.

TABLA 1.4: Evolución de la superficie cultivada, producción total y rendimiento por hectárea del cultivo de maíz en Argentina entre 1970 y 1998.

CAMPANAS AGRICOLAS	SUPERFICIE EN HECTAREAS		PRODUCCION EN TONELADAS	RENDIMIENTO EN KG/HA
	SEMBRADA	COSECHADA		
1970/71	4993000	4066000	9930000	2442
1971/72	4439200	3147200	5860000	1862
1972/73	4251000	3565400	9700000	2721
1973/74	4134000	3486000	9900000	2840
1974/75	3871000	3070000	7700000	2508
1975/76	3696000	2765900	5855000	2117
1976/77	2980000	2532000	8300000	3278
1977/78	3100000	2660000	9700000	3647
1978/79	3300000	2800000	8700000	3107
1979/80	3310000	2490000	6400000	2570
1980/81	4000000	3394000	12900000	3801
1981/82	3695000	3170000	9600000	3028
1982/83	3440000	2970000	9000000	3030
1983/84	3484000	3024800	9500000	3141
1984/85	3620000	3340000	11900000	3563
1985/86	3820000	3231000	12100000	3745
1986/87	3650000	2900000	9250000	3190
1987/88	2825000	2437500	9200000	3774
1988/89	2685000	1683700	4900000	2910
1989/90	2070000	1560329	5400000	3461
1990/91	2160100	1900100	7684800	4044
1991/92	2686000	2365440	10700500	4524
1992/93	2962820	2503010	10901000	4355
1993/94	2781380	2445040	10360000	4237
1994/95	2957700	2521750	11404041	4522
1995/96	3414550	2603720	10518290	4040
1996/97	4153400	3410385	15536820	4556
1997/98	3751630	3185390	19360656	6078

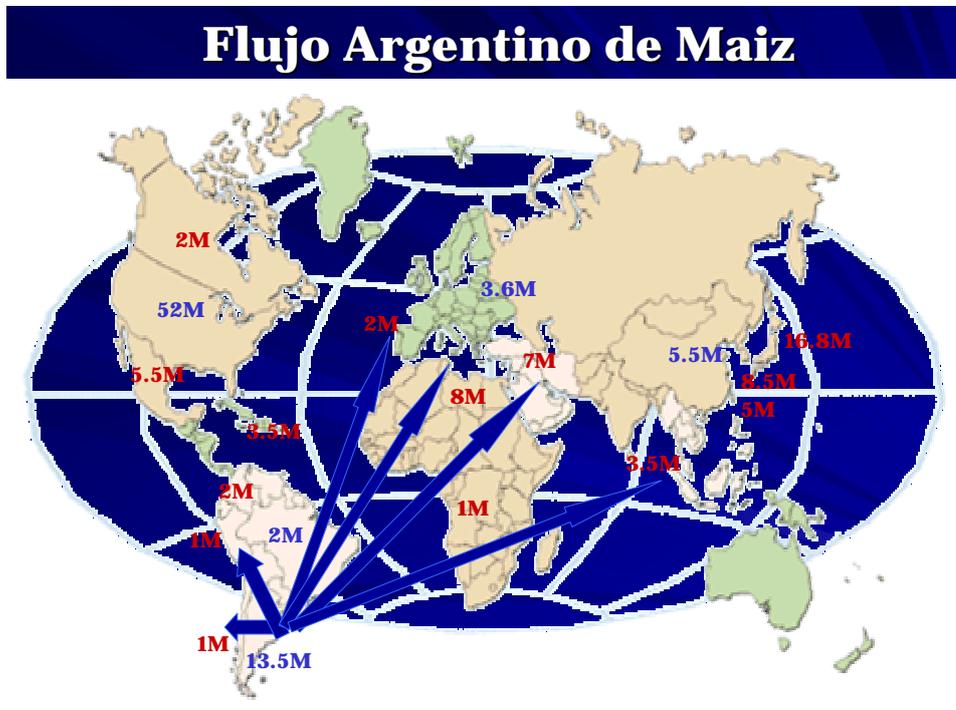
(Fuente: elaborado por Estimaciones Agrícolas-Dirección de Economía Agraria-SAGPyA, Min. de Economía, Argentina).

TABLA 1.5: Posicionamiento de la Argentina en la última década como país productor y exportador a nivel mundial.

ARGENTINA EN EL MUNDO	CAMPANAS AGRICOLAS									
	88/89	89/90	90/91	91/92	92/93	93/94	94/95	95/96	96/97	97/98
PRODUCTOR	19	14	11	6	6	7	6	6	6	5
EXPORTADOR	4	3	3	3	3	3	2	2	2	2

(Fuente: Elaborado por la Dirección de Agricultura-SAGPyA, Min. de Economía, Argentina).

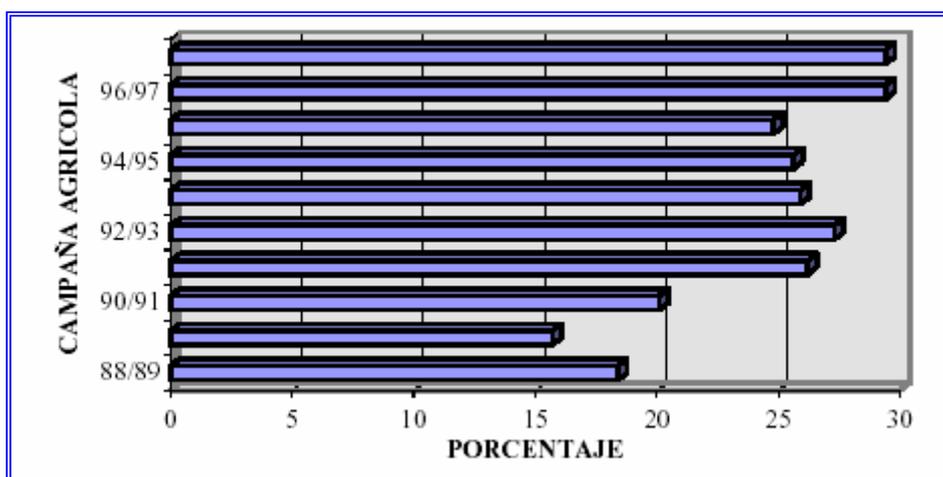
Figura 1.31: Importancia de las exportaciones argentinas de maíz.



(Fuente: MAIZAR, Asociación Maíz Argentino, 2006). En azul volúmenes exportados, en rojo volúmenes importados.

La importancia que a nivel nacional adquirió el cultivo de maíz se evidencia en la Figura 1.32, en la que cada barra representa la participación porcentual del maíz sobre el tonelaje total de granos producido en el país.

Figura 1.32: Participación del maíz en el volumen total de granos producido en Argentina.



(Fuente: elaborado por la Dirección de Agricultura-SAGPyA, Min. de Economía, Argentina).

La producción argentina de maíz en la campaña agrícola 2009/10 fue de 22.676.920 toneladas (Fuente= <http://www.sia.gov.ar>) o sea muy similar a la cosecha 2006/07, aunque con un retroceso en la superficie sembrada de aproximadamente el 25,0% debido a las malas políticas de intervención del mercado y de la cadena comercial. Dado que el consumo interno de maíz está en el orden de los 6,5 millones de toneladas, cabe esperar que Argentina tenga un saldo exportable de 11,5 millones de toneladas de maíz. La distribución aproximada del consumo total argentino es la siguiente: *molienda húmeda*: 1,0 a 1,2 millones; *molienda seca*: 0,15 a 0,25 millones; *balanceados (aves)*: 1,0 a 3,0 millones; *feedlots y suplementos varios*: 1 millón; *alimentación de cerdos y otros usos*: 0,5 millones (Robutti, 2004; www.minagri.gob.ar, 2011).

1.12 CALIDAD DEL GRANO DE MAÍZ

El término “calidad” hace referencia al conjunto de propiedades inherentes a una cosa, pero también puede indicar superioridad o excelencia, clase o condición. En el caso específico del maíz la calidad del grano está asociada tanto a su constitución física, que determina la textura y dureza, como a la composición química que define el valor nutricional y las propiedades tecnológicas. Dicha calidad es definida por diversos factores, algunos de los cuales, como el clima y el suelo resultan inalterables mientras que otros como el genotipo utilizado, las prácticas culturales, el transporte y manejo poscosecha pueden ser modificados con el fin de mejorar, o al menos conservar, los niveles de calidad del grano. A pesar de esto último, debemos ser conscientes de que la calidad de

la cosecha nunca supera de manera significativa a la del grano sembrado y ello por sí mismo define la importancia de poder seleccionar semilla con el mejor genotipo posible, fruto de la investigación + desarrollo.

Los avances de la genética facilitan cada vez más la obtención de maíces con mejor calidad de proteína, almidón o aceite y también de genotipos con mayor contenido de alguno de estos componentes. Evidentemente, la mejora genética para calidad del grano trasciende hasta el nivel de economías nacionales ya que disponer de una materia prima más homogénea y de mejor calidad abre un universo de posibilidades para las plantas de industrialización y el valor del maíz se multiplica cuando puede ser procesado en miles de ingredientes y productos útiles.

En la actualidad, asistimos a un cambio en la filosofía de producción de granos de maíz que consiste en producir materiales con características de calidad diferenciada conocidos como **maíces de uso especial**, para satisfacer una demanda exigente y variada. Estas características están directamente asociadas con el uso final del producto y justifican su comercialización con identidad preservada en contraposición al grueso de la producción que lo hace como producto básico de consumo. Los progresos en la utilización del maíz dependerán de la nueva información que se genere (como resultado de las investigaciones llevadas a cabo por bioquímicos, mejoradores, agrónomos, fisiólogos, tecnólogos de alimentos, ingenieros, etc.) sobre las interrelaciones de las propiedades físicas, químicas y biológicas del grano de maíz con el genotipo, el ambiente de cultivo y el manejo pre y poscosecha (Robutti, 2004).

1.13 USOS E INDUSTRIALIZACIÓN DEL GRANO

1.13.1 Generalidades

Aunque el maíz puede ser utilizado de múltiples maneras, se destaca por ser el único cereal capaz de ser utilizado como alimento en distintas etapas del desarrollo de la planta. Este aspecto es importante porque la presión de la limitación de las tierras aumenta y se necesitan modelos de producción que permitan producir más alimentos para una población en crecimiento. Resulta particularmente importante su condición de materia prima renovable y no contaminante. La diversidad de aplicaciones requiere de características específicas en la calidad de sus granos, muchas de las cuales pueden obtenerse mediante mejoramiento genético (Robutti, 2004)

A pesar de que el grano es el producto más importante del cultivo de maíz y su endosperma constituye el principal reservorio de almidón y proteínas, todas las demás partes de la planta son utilizadas para fines diversos (Watson, 1988; Fussell, 1992).

Unos 500 años después del descubrimiento de América, el principal uso que se hace del maíz es como ración alimentaria (cría de ponedoras, pollos, cerdos, vacas lecheras) bajo la forma de piensos, pero la planta verde también proporciona buen forraje para el ganado. Puede decirse que en promedio la humanidad sólo aprovecha un 23% de la producción total en forma directa, pero este guarismo varía drásticamente según el grado de desarrollo regional (Tabla 1.6).

TABLA 1.6: Uso del maíz en los países tropicales según región (Tomado de Paliwal, 2005).

<i>Región</i>	<i>Producción total</i>	<i>% Alimento humano</i>	<i>% Alimento animal</i>	<i>Otros</i>
	<i>(1000 t)</i>			
Sur y este de África	11 523	85	6	9
Oeste y Centro de África	6 172	80	5	15
Norte de África-productores (i)	5 378	53	35	12
-no productores (ii)	---	2	92	6
Asia occidental-productores (iii)	2 527	49	39	12
-no productores (iv)	---	4	93	3
Sur de Asia	11 876	75	5	20
Sur este de Asia sudoriental y el Pacífico-productores	16 200	53	40	7
-no productores (v)	---	4	91	5
Sur de China	9 000	35	55	10
México, América Central y Caribe	17 735	64	22	14
América del Sur, región andina	3 664	61	32	8
América del Sur, Cono Sur (vi)	26 879	13	76	11
Promedio		44,5	43,9	10,2

(i) Egipto, Marruecos; (ii) Argelia, Libia, Túnez; (iii) Afganistán, Turquía; (iv) Arabia Saudita, Irán,

Irak, Jordania, Líbano, Siria; (v) Malasia, Singapur; (vi) incluye norte de Argentina, Brasil y Paraguay

(*Otros*) maíz para semilla e industria, también incluye las pérdidas de almacenamiento.

Aproximadamente la mitad del maíz producido en los trópicos es empleado directamente en alimentación humana y cerca del 40% como alimento animal. Es el alimento básico en muchos países sub-saharianos así como en México y América Central, en donde se puede encontrar la mayor diversidad de formas de consumo como alimento humano. También constituye un componente básico de la dieta en el Caribe, en la región de los Andes y en parte del sur de Asia. Las formas de preparación para consumo humano resultan más limitadas en el norte de África, Cercano Oriente y Asia. Mientras que en Brasil se utiliza principalmente para animales, en el norte de África, Asia occidental y sudoriental y el Pacífico su uso está más uniformemente distribuido como alimento humano y animal. (Paliwal, 2001a). Éste grano es una importante fuente de materia prima para producir almidón y derivados, como edulcorantes, aceite, alcohol, entre otros. Estos últimos pueden ser, y en cierta medida ya lo están siendo, utilizados como materia prima en industria química, y en algunos casos como reemplazo de los derivados del petróleo. A diferencia de éste, el maíz presenta ciertas ventajas ya que es un recurso renovable, los productos finales obtenidos son biodegradables y su degradación no altera el balance de anhídrido carbónico atmosférico. La distribución del consumo total argentino, de alrededor de 6 millones de toneladas anuales, según los distintos usos y de acuerdo estimaciones de especialistas vinculados al tema, es la siguiente: *Molienda húmeda*: 1 millón. *Molienda seca*: 0,25 millón. *Balanceados (aves)*: 3 millones. *Feedlots y suplementos varios*: 1 millón. *Alimentación de cerdos y otros usos*: 0,5 millón (Robutti, 2004).

1.13.2 Usos del maíz como alimento humano

Miracle (1966) clasificó las distintas formas de preparación en base al estado de desarrollo del grano al momento de ser consumido o en función de si se utiliza como alimento, bebida u otros usos. Fussell (1992) realizó una muy completa descripción de todos los alimentos preparados en base al maíz. A pesar del vasto número de formas en que el maíz es consumido en diferentes países y regiones, debe tenerse en cuenta que el hábito de consumo está íntimamente asociado al nivel de desarrollo cultural y socioeconómico y constituye un fenómeno de difícil modificación.

Serna-Saldívar *et al.* (2001) también describieron distintas formas de procesar el maíz como alimento humano y también varios usos industriales. A continuación se resumen las formas en que el maíz es consumido en el mundo según Dowswell *et al.* (1996).

a. Mazorcas verdes

- *Asadas sobre carbón, con o sin chalas (África, Asia y parte de América).*
- *Hervidas en agua con o sin sal y/o cal, con o sin las chalas (África, Asia, América).*
- *Hervidas, secadas al sol y posteriormente hervidas o recalentadas (África).*
- *Tostadas con las chalas para consumo inmediato*
- *Extracción del jugo de los granos frescos, se los condimenta, cuece y lleva a punto de gelatina (África Oriental).*
- *Utilización de granos frescos sueltos en sopas, consumidos como hortalizas o secados y envasados (África, América).*
- *Se muelen los granos frescos hasta formar una pasta sin fermentar y se utilizan para hacer sopas, potajes o para ser cocidos al horno (“cachapas” en Colombia y Venezuela, “humitas” y “mingau” en América del Sur; “atoles” en México).*

b. Granos maduros secos

b.1. Granos enteros

- *Granos tostados (África)*
- *Granos de maíz duro y reventón cocidos al calor hasta hacerlos reventar (África y Asia).*
- *El maíz harinoso tostado se consume en la región andina y EE.UU.*
- *Los granos enteros y hervidos se consumen en algunos países africanos.*
- *Los granos son hervidos y machacados hasta hacer una pulpa similar al arroz hervido (África y Asia).*
- *Los granos degerminados y cocidos en lejía se consumen en América.*
- *Los granos cocidos en lejía y con posterior remoción del pericarpio se utilizan para hacer sopas o “pozole” en México.*
- *Los granos remojados, fermentados y molidos en húmedo hasta un estado pastoso, son fermentados nuevamente y con ellos se fabrica un potaje conocido como “ogi” (Nigeria), “koko” (Ghana) o “uji” (Kenya).*

b.2. Granos secos molidos para producir harinas gruesas o finas

- *En África se los utiliza para hacer una pasta cocida con o sin fermentación.*
- *En Asia se los emplea para hacer una masa de pan muy fina sin fermentación conocida como “chapati”.*
- *Se los emplea para preparar una masa fermentada denominada “injera” en Etiopía.*
- *Son útiles para hacer harina de maíz, bizcochos, pan fermentado y pan de maíz.*

➤ *En África y Asia los granos quebrados, con o sin germen son hervidos y consumidos como arroz.*

b.3. Granos remojados y cocidos en agua o lejía, hechos una pasta, pueden emplearse en varias preparaciones.

➤ *Se quita total o parcialmente el germen de los granos remojados, cocidos y pelados que son consumidos como arroz.*

➤ *Similar a lo anterior, los granos partidos se preparan en una pasta especial para ciertos tipos de panes conocidos como “arepas” y “sopas” en Venezuela y América del Sur.*

➤ *Las gachas de maíz, fermentadas o no, se preparan como bebidas dulces en África y América Latina*

b.4. Productos de maíz nixtamalizado¹.

➤ *Los granos remojados y cocidos en lejía, son pelados y molidos hasta formar una masa que es utilizada en México para hacer “tortillas” o “tacos” con los cuales se preparan platos como las “enchiladas”, “enfrijoladas”, “quesadillas” y “tostadas”.*

➤ *En América del Sur con la misma masa anterior pero en las chalas, se hacen tamales”.*

➤ *En África, con el almidón de maíz cocido, fermentado o no, se elaboran varios platos.*

1.13.3 Maíces especiales y su uso como alimento humano

Además de los maíces duros y dentados que son empleados en alimentación humana, se han obtenido otros con propósitos específicos que se describen a continuación.

○ **Maíz harinoso:** muy empleado en el altiplano andino. Comúnmente se consume como mazorcas asadas o como granos maduros tostados. También se utiliza para fabricar bebidas similares a la cerveza como la “chicha” y la “kancha”. En Paraguay, es empleado para hacer un tipo especial de pan denominado “sopa paraguaya”. Con los granos de la variedad *Cuzco Gigante* se hace maíz frito. Otra aplicación que está en aumento es la extracción de colorantes del pericarpio para la industria de los alimentos.

○ **Maíz reventón:** los granos de maíz duro, típicamente pisingallo, revientan a altas temperaturas y forman palomitas o rositas. Se desarrollaron variedades mejoradas e híbridos cuyos granos pueden expandir su tamaño original en 30 a 40 veces. Es importante el contenido de humedad de estos granos para obtener un buen resultado final, por lo cual el almacenamiento de estos maíces requiere condiciones especiales.

¹: término mexicano que alude al maíz tratado con agua e hidróxido de calcio

○ **Mazorcas baby:** se cosechan mazorcas inmaduras y muy jóvenes justo cuando los estigmas están por emerger por encima de las chalas o apenas aparecen. Las plantas se despanojan para garantizar la ausencia de fecundación. Las espigas de maíz baby se comercializan con o sin chalas y sin estigmas. Se las utiliza frescas para hacer ensaladas, sopas o envasadas como encurtidos. Tailandia es el líder en mejoramiento, producción y comercialización de este tipo de maíces (Chutkaew y Paroda, 1994). En África y Asia se lo produce para consumo local y para exportación hacia países templados.

○ **Mazorcas verdes:** es muy común el consumo de mazorcas verdes asadas o hervidas en la mayoría de los países que cultivan el maíz. Algunos informes sugieren que más del 50% del maíz cultivado en África occidental tiene este destino.

○ **Maíces de alta calidad proteica:** se trata de variedades o híbridos portadores del gen *opaque-2* (*o2*), que promueve una reducción del contenido de zeína e incremento de la glutelina. La superioridad alimenticia de este maíz fue demostrada especialmente en la dieta de lactantes, mujeres en gestación y niños de hasta 6 años. Su participación en la dieta humana es aún muy limitada y países como Brasil, Ghana, Sudáfrica, Zimbabwe, Etiopía, China, Venezuela y México hacen esfuerzos para su difusión.

○ **Maíz waxy o ceroso:** es un tipo mutante descubierto por Collins en China en 1909. Se caracteriza porque el gen recesivo *wx* provoca que su almidón esté constituido enteramente por amilopectina. La calidad diferencial de su almidón lo hace particularmente apto para la industria alimenticia, textil, de adhesivos así como para el engorde de vacas lecheras y su uso en *feedlot*. Asimismo posee un contenido incrementado de niacina (vitamina del complejo B) por lo cual su consumo es recomendable en colectivos con problemas de desnutrición para prevenir enfermedades como la pelagra o lengua negra.

1.13.4 Maíces para consumo animal

La planta de maíz es un excelente forraje, en especial para el ganado lechero y animales de tiro. El maíz puede ser empleado con esta finalidad a partir del momento del panojamiento y se puede utilizar aún antes de la floración. Cuando el grano está pastoso (*estadio R4 en la escala de Hanway*), unos 23 días luego de la emergencia de estigmas, es el momento más adecuado para su ensilaje. Esta técnica se utiliza prioritariamente en países de clima templado donde el invierno limita su cultivo. Incluso el rastrojo de maíz puede destinarse como forraje, especialmente si se trata de híbridos *stay-green* que se mantienen erectos y al menos parcialmente verdes luego de la cosecha.

El maíz tiene gran relevancia como forrajera en el sur y sureste asiático y también en Oriente medio. Debido a que no hay muchos genotipos mejorados específicamente para el empleo como forraje, se emplean generalmente variedades o híbridos para grano que son cultivados a muy alta densidad. En algunos países de Asia y en Egipto, se siembra a muy alta densidad y luego se va raleando el cultivo y utilizando las plantas como forraje. En México y América Central se cortan los tallos por encima de la espiga desarrollada y con ellos se alimenta al ganado. En Argentina, es muy común el uso de ensilado, pero en algunos establecimientos el rastrojo es directamente pastoreado por el ganado vacuno luego de la cosecha.

Hasta el presente, no se dispone de mayor información del uso de maíz de alta calidad proteica con finalidad forrajera. En el norte de Europa, se está difundiendo el ensilaje de mazorcas verdes de maíz con proteínas de calidad (CCM) (Paliwal, 2001b).

En comparación con otros cultivos, el maíz presenta la mayor tasa de conversión a carne, leche y huevos, ya que debido a su alto contenido en almidón y baja concentración de fibra constituye una excelente fuente de energía. En los países tropicales, en promedio se destina el mismo porcentaje (44%) para forraje que para consumo humano.

Generalmente se prefiere el grano entero, roto o partido de maíz amarillo para alimentar ganado. En este caso, lo habitual es añadir un suplemento con vitaminas o proteínas. Sin embargo, en Argentina y en la cuenca del Mediterráneo se prefiere el maíz Plata o colorado duro para alimentar ponedoras o pollos parrilleros debido a que su mayor contenido en caroteno transmite mejor color a la yema de los huevos y también a la piel de las aves.

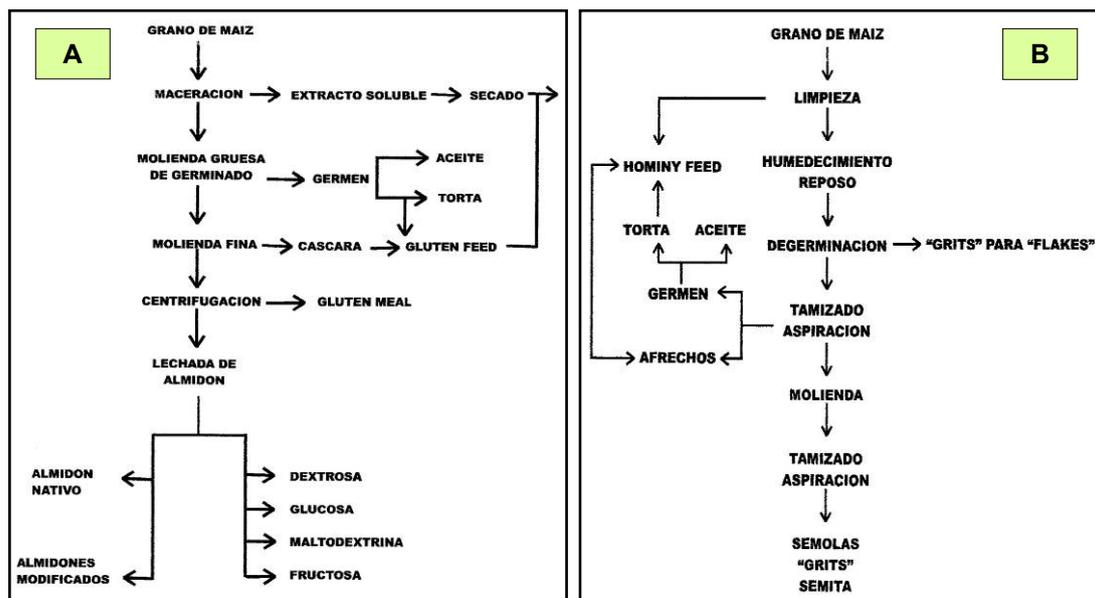
El maíz de alta calidad proteica es excelente para la alimentación de cerdos y a pesar de estar bastante difundido en Brasil y China es necesario un mayor desarrollo comercial de su cultivo para tener mayor presencia en el mercado de alimentación animal.

1.13.5 Industrialización

La industria del refinamiento del maíz se basa en la separación de los componentes químicos del grano (almidón, aceite, proteína y fibra) generando productos que valen más que el grano en bruto. El tesoro del maíz es desmenuzado a través de una moderna tecnología que provee considerable valor agregado y se traduce en más de mil aplicaciones, entre las que se destacan la producción de edulcorantes, que son los productos más importantes y los que se elaboran en mayor cantidad (Corn Refiners Association, 1994).

La molienda del grano de maíz puede realizarse por dos vías (Fig. 1.33).

Figura 1.33: A. Esquema de la molienda húmeda; B. Esquema de la molienda seca (Tomado de Robutti, 2004).



1.13.5.1 Molienda húmeda

Aunque la calidad del maíz requerido para la molienda húmeda no se orienta hacia ningún tipo en particular, debido a la textura y rendimiento en fábrica, se prefiere el maíz dentado. Sin embargo, para esta industria, resulta imprescindible la homogeneidad de la materia prima en lo relativo a textura y sanidad.

El producto más importante de la molienda húmeda, es sin dudas, el almidón puro. La extracción de almidón y aceite representan el 70% de los productos obtenidos, siendo el 30% restante fibra (en especial celulosa y hemicelulosa). La mayoría de la fibra es convertida en alimento para animales: *gluten-meal* y *gluten-feed*. Ambos constituyen los subproductos más importantes de esta vía de refinamiento. El primero es muy rico en proteína (60%) y también contiene pigmentos carotenoides, por lo cual se emplea en alimentación aviar. El segundo tiene como mínimo un 21% de proteína y se utiliza como suplemento para el ganado.

El almidón del grano puede ser empleado para obtener edulcorantes o almidón puro (no modificado). Si el almidón natural obtenido por el molino solamente es secado, se lo denomina almidón de maíz regular, común o no modificado. Se encuentra disponible en varias formas físicas: polvo fino o grueso, hojuelas, perlas o aglomerados en partículas más grandes. En cambio, se pueden producir varios tipos de almidón modificado, procesado o derivado tratando el *slurry* de almidón con agentes químicos o enzimas con el objetivo de alterar sus propiedades funcionales y de esa forma hacer más eficiente su comportamiento en aplicaciones específicas derivadas de nuevos procesos industriales desarrollados para satisfacer las necesidades del consumidor. Entre los almidones modificados pueden mencionarse: *almidón modificado por ácidos*, *almidón oxidado*, *dextrinas blancas*, *dextrinas amarillas*, *gomas británicas* y *ciclodextrinas*. Comercialmente se preparan dos tipos de almidones derivados: *inhibidos* y *estabilizados* (Corn Refiners Association, 1994).

Existen muchas aplicaciones para las que se modifican otras propiedades distintas a la viscosidad del almidón. Por ejemplo, durante muchos años el almidón de Tapioca fue la alternativa para budines, rellenos frutales y algunos tipos de bizcochos duros.

El maíz waxy, encontrado por primera vez en China en 1908 y mantenido como curiosidad genética, posee un almidón similaral de la Tapioca casi enteramente constituido por amilopectina. Es un almidón modificado naturalmente a consecuencia de la acción de un gen recesivo para el que no existen efectos de dosis génica. La existencia del mismo, animó a los genetistas a buscar el mutante contrario que produjera un almidón con alto contenido de amilosa. La mutación *amylose extender (ae)* que incrementa de manera importante el nivel de amilosa, fue hallada por Kramer *et al.* (1956) y este tipo de almidón constituye una excelente materia prima para la fabricación de plásticos biodegradables, films y celofán.

Los productos y subproductos de la molienda húmeda del maíz como el almidón puro, jarabe de fructosa, dextrosa, glucosa, fibra, aceite y alcohol son empleados como materia prima por la industria química, alimenticia, papelería, textil, de adhesivos y ya comenzaron a reemplazar a derivados del petróleo por ser biodegradables y no alterar el balance de anhídrido carbónico atmosférico. En Argentina, el jarabe de fructosa, es el producto derivado del almidón de mayor importancia.

1.13.5.2 Molienda seca

La molienda seca permite obtener una rica gama de productos alimenticios y otros con fines industriales. Existen tres procesos básicos diferentes:

➤ *Uso de muelas de piedra para obtener harinas integrales de diferente granulometría.*

➤ *Remoción del germen seguido de molienda. El endosperma se emplea para producir harina y cereales de desayuno. Los copos, hojuelas, harinas y sémolas son los productos mientras que el germen y la harina de germen desgrasada son los principales subproductos.*

➤ *Uso de procesos fermentativos para obtener bebidas a partir de maíz molido en seco.*

La harina de maíz es un polvo más o menos fino de color amarillo si es integral, o blanco si es refinada. Está constituida fundamentalmente por el almidón, las proteínas y trazas de aceite contenidas en el endosperma. Es más rica en grasas (3,4%), fibra de almidón (1,0%), hierro (1,8%) y cenizas (1,1%) que la harina de trigo o el grano de arroz pulido. A diferencia de las harinas de trigo, avena, cebada o centeno, carece de gluten por lo cual es apta para celíacos, pero esta misma razón imposibilita su uso para la fabricación de pan, salvo que se la emplee como harina de corte. Cuando se realiza una molienda muy fina se obtiene **maicena**, en cambio si la granulometría de la harina es mayor se puede utilizar para preparar polenta. Entre los variados usos de este producto y que ya fueron mencionados con anterioridad, resta agregar que en países como Italia, España (islas Canarias), Uruguay y Costa Rica, se prepara un potaje conocido como **gofio**, a partir de harina de maíz, trigo y cebada tostada.

En Argentina, la industria de la molienda seca prefiere el maíz Plata o colorado duro por que tiene mayor rendimiento en “grits” o partículas de tamaño adecuado para diferentes aplicaciones (cervecería, *snacks*, extrusión, etc.) y por su color anaranjado que es preferido para la fabricación de polenta.

1.14 BREVE HISTORIA DE LA MEJORA GENÉTICA DEL MAÍZ

1.14.1 *En el mundo*

La mejora genética del maíz comenzó cuando los pueblos aborígenes americanos reconocieron la potencialidad de uso alimentario de los Teosintes, especies silvestres que se supone fueron los progenitores del maíz actual. Desde el momento en que las sociedades americanas primitivas se volvieron sedentarias, su supervivencia pasó a depender de las plantas domesticadas y ello los obligó a seleccionar y ejecutar modificaciones dramáticas en el tipo de plantas disponibles. La importantísima tarea de selección realizada por el hombre primitivo sólo es comparable al desarrollo del maíz híbrido en USA.

Cuando los europeos llegaron al continente americano, el cultivo del maíz ya estaba plenamente desarrollado y se cultivaban dos tipos importantes: a) los *Flints* del Norte caracterizados por su madurez temprana, baja altura, macollaje y granos de textura vítrea; y b) dentados del sur, identificados por su gran porte, ciclo largo, grandes panojas y granos grandes. Las civilizaciones indígenas cruzaban estos grupos utilizando al maíz dentado como progenitor femenino debido a su superioridad. La religión desempeñó un papel substancial en la mejora del maíz ya que para realizar muchas ceremonias religiosas era necesario cruzar maíces con diferente color de endosperma. La hibridación varietal, a manos de los indígenas, tuvo gran trascendencia en el desarrollo posterior de variedades y tipos de maíz normalmente reconocidos, y hoy en día se expresa mediante la gran diversidad observada en los maíces mexicanos.

Durante los siglos XVIII y XIX, la mejora más simple del maíz fue realizada por los agricultores que seleccionaban en forma masal y por caracteres externos a las espigas o granos que reservarían para la siembra del año siguiente. Esta sencilla técnica, permitió desarrollar genotipos con caracteres específicos y bien adaptados al cultivo en áreas determinadas. Al principio se utilizaron variedades de polinización abierta, pero al tratarse de una especie alógama, cada cultivar estaba constituido por una mezcla de genotipos heterocigotos y heterogéneos. Aunque no se controlaba estrictamente al progenitor masculino, los cultivares tenían caracteres que permitían identificarlos como variedades distintivas de polinización abierta y a modo de ejemplo pueden citarse entre otros: *Reid Yellow Dent*, *Lancaster Sure Crop*, *Learning* y *Midland*.

Más tarde se realizaron cruces entre cultivares de polinización abierta y se evaluó su rendimiento comparándolo con el de sus progenitores (Beal, 1880). Debido a que las

cruzas se hacían indiscriminadamente entre cultivares, su rendimiento no difería significativamente de los progenitores y por lo tanto no producía impacto en los granjeros (Richey, 1924). La variabilidad genética entre cultivares, las técnicas de muestreo para producir las cruzas, las variedades ensayadas y la técnica experimental poco contribuyeron a demostrar que las cruzas intervarietales eran mejores que las variedades *per se* y por bastante tiempo se continuó utilizando las variedades de polinización abierta.

En 1877, Darwin reportó los primeros experimentos de endocría en maíz, pero los mismos sólo continuaron por una generación y tuvieron escasa repercusión en la futura mejora genética de la especie. Las experiencias de consanguinidad comenzaron en la Estación Experimental de Illinois a fines del siglo XIX, pero los resultados jamás se publicaron de forma detallada.

La mejora genética de la especie tomó un impulso muy importante durante el siglo XX gracias a los avances científicos de la época. Los trabajos de Shull y de East en USA a principios de ese siglo son un verdadero hito y señalaron la orientación de la mejora genética en maíz a partir de ese momento. La obtención de maíz híbrido puede considerarse como uno de los logros más importantes de la genética.

Aunque en 1905, Shamel se refirió a la marcada reducción de rendimiento de material endocriado por 4 generaciones, los primeros experimentos de endocría que condujeron a interpretar la depresión y la restauración del vigor mediante cruzamientos fueron reportados por G.H. Shull en Cold Spring Laboratories en Nueva York. Estos estudios se iniciaron debido a su particular interés en el carácter número de hileras de grano/espiga. Shull (1908) condujo experimentos para estudiar la variabilidad genética dentro de una variedad de maíz y concluyó que un cultivar de maíz de polinización abierta incluye un juego de genotipos heterogéneos que a través de la endocría pueden reducirse a una serie de líneas puras de escaso vigor. En 1909, cruzó líneas puras por primera vez y descubrió que el vigor se restauraba en las cruzas. Sobre esta base, en 1909 y 1910 sugirió *autofecundar dentro de una población heterogénea para obtener líneas puras y evaluar las cruzas entre ellas para determinar cuales son las más productivas*. Shull estaba convencido de que el método tenía potencial para mejorar la productividad del maíz. Entre 1908 a 1910, East logró los primeros híbridos simples en el Connecticut State College pero entonces no fue posible concretar su difusión comercial por el gran costo de producir semilla F1 sobre una línea materna muy débil y de escaso rendimiento. Henry A. Wallace realizó una importante contribución al desarrollo del maíz híbrido al producir en 1924 el primer híbrido comercial vendido en el cinturón maicero americano bajo el nombre de *Copper Cross*, obtenido a partir de dos líneas endocriadas desarrolladas por D.F.

Jones y J.D.Richey y multiplicadas comercialmente por G. Kurtzweil mediante la Iowa Seed Co. En 1926, Wallace junto a un grupo de hombres de negocio de la localidad de Des Moines situada en Iowa fundo una empresa a la que llamaron "Hi-Bred Corn Company" (actualmente Pioneer Hi-Bred Intl. Inc.) (Crabb, 1947).

Las conclusiones de Shull respecto de la composición de una variedad de maíz de polinización abierta no fueron cuestionadas, pero la sugerencia de que era factible utilizar la endocría e hibridación para mejorar el maíz no fue una idea popularmente aceptada en un principio. Básicamente se cuestionaba si era posible producir adecuada cantidad de semilla híbrida a un costo aceptable para los productores dado el pobre rendimiento de las líneas puras.

Aunque la manifestación del vigor híbrido o heterosis es conocida y utilizada extensivamente en el desarrollo de nuevos cultivares desde fines del siglo XIX, resulta sorprendente que sus bases genéticas aún no hayan sido completamente dilucidadas. Afortunadamente, la falta de un conocimiento acabado sobre las causas de la heterosis no ha impedido el desarrollo de híbridos cada vez más productivos y de rendimiento más estable. Ciertos conocimientos, como el de que la heterosis puede ser razonablemente explicada en términos de un modelo de efectos génicos aditivos y de dominancia parcial a completa, y el concepto de que, en general, los híbridos más productivos resultan del cruzamiento entre líneas progenitoras que son genéticamente más diferentes, han servido como criterio básico de organización y funcionamiento de los programas de mejoramiento de maíz (Jugenheimer, 1958; Mangelsdorf, 1974; Hiorth, 1985; Vallejo Cabrera y Estrada Salazar, 2002; Fu y Dooner, 2002; Cubero, 1999, 2003; Guo *et al.*, 2004; Heckenberger *et al.*, 2005; Springer y Stupar, 2007; Flint-García *et al.*, 2009).

La aplicación práctica del método de mejoramiento por endocría e hibridación fue dificultada por la escasa productividad de semilla de las líneas progenitoras y consecuentemente el alto costo de la semilla. Sólo esta seria limitación impidió la adopción del método hasta que en 1918 Jones sugirió el uso de cruza dobles entre híbridos simples para superar el problema de producir semilla híbrida e incrementar la eficiencia económica del sistema. Ello permitía superar las limitaciones de rendimiento de semilla, ya que la semilla destinada al productor resultaba de cruzar dos híbridos simples cuya mayor producción permitía generar y vender semilla híbrida a precios razonables (Hallauer, 1981). Posteriormente, se iniciaron programas de mejora genética del maíz para desarrollar líneas puras que fueron utilizadas en la producción de híbridos dobles

durante la década de 1920. Las poblaciones fundacionales o de partida para desarrollar líneas puras eran las variedades de polinización abierta más productivas.

M.T. Jenkins era empleado del Depto. de Agricultura de los EE.UU. y en 1922 inició un programa de mejora genética del maíz en Ames, Iowa, con una colección de germoplasma que incluía dos variedades blancas tempranas y once variedades amarillo dentadas de polinización abierta. Esta colección resultó muy exitosa porque a partir de ella se desarrollaron las líneas I153, I159, L289, L304A, L317 y BP347, que luego fueron empleadas para desarrollar híbridos dobles. Cuatro líneas derivadas de esta población fundacional (I159, I224, Os420 y W456A) y 12 líneas desarrolladas en otras estaciones experimentales se emplearon para conformar la sintética *Stiff Stalk Synthetic* que dio origen a las bien muy difundidas líneas B14, B37, B783 y B84.

Las primeras cruza dobles fueron ensayadas en la década de 1920 y a principios de la década del 30 y se las comparaba con las variedades de polinización abierta. En casi todas las circunstancias, las cruza dobles resultaban más productivas y con mejores características agronómicas. East y Jones son considerados como los padres del maíz híbrido y gracias a sus trabajos hacia 1935 se difunden en EE.UU. los primeros híbridos dobles comerciales de maíz. Aún hoy, básicamente se utilizan los métodos sugeridos por ellos para el desarrollo de líneas puras y de híbridos comerciales de maíz.

En 1950 casi el 100% de la superficie cultivada con maíz en el Cinturón Maicero Americano correspondía a híbridos dobles, que siguieron utilizándose hasta la década de 1960. Hacia fines de la década de 1950 e inicios de la siguiente comenzaron los ensayos de híbridos simples que fueron lanzados al mercado luego de superar las pruebas. Ello coincide con la expansión de la agricultura de alto rendimiento que se observó luego de la Segunda Guerra Mundial (Cubero, 1999). Se prefiere este tipo de híbridos debido a su mayor uniformidad y productividad. A pesar del mayor precio de su semilla fueron bien acogidos por los productores. Actualmente los híbridos simples, son los más cultivados en el *Corn Belt* americano y otras zonas del mundo caracterizadas por una alta tecnología de cultivo como sucede con la Región Maicera Argentina.

Hacia fines del siglo XX, el mejoramiento genético del maíz asimiló los desarrollos y avances en el conocimiento y la tecnología en diferentes áreas, tales como la genética, la biología molecular, la informática, la estadística y la agronomía. Estos avances transformaron los programas de mejora y aumentaron su eficiencia dramáticamente en términos de progreso genético por unidad de tiempo.

1.14.2 En Argentina

El mejoramiento genético y la investigación de maíz en Argentina poseen una vasta trayectoria que se inició a principios del siglo XX y desde entonces estuvo a la altura de los avances científicos logrados. La mejora genética tuvo un impacto espectacular en el desarrollo del cultivo en el país. La mayor contribución de los primeros agricultores fue el material de partida que sirvió de base para conseguir los primeros logros. Ellos fueron modificando las variedades autóctonas mediante la selección de plantas y espigas que mejor se adaptaban a cubrir sus necesidades alimenticias. Este proceso de selección, simple y poco eficiente, condujo a la diferenciación de poblaciones o tipos de maíces mejor adaptados para ámbitos geográficos determinados. La materia prima para esta selección fue la enorme diversidad genética existente en el territorio argentino que posteriormente se enriqueció con variedades traídas consigo por inmigrantes europeos (Eyherabide, 2006).

Durante la época de la colonia se realizaron las primeras introducciones de maíz desde Brasil. Sin embargo, sólo a finales del siglo XIX la introducción de poblaciones de maíz adquirió gran importancia cuando los inmigrantes italianos incorporaron semillas desde sus pueblos de origen que recibían denominaciones tales como Genoveses, Piamonteses y Cuarénticos, entre otras. Estas primeras introducciones fueron de carácter empírico y espontáneo. La semilla introducida por los inmigrantes correspondía a poblaciones y por lo tanto su gran variabilidad genética facilitó la adaptación a diversas condiciones ambientales, con la consecuente formación de ecotipos, principalmente por acción de la selección natural y en segundo lugar por el cultivo repetido. El maíz Plata argentino deriva de estas introducciones practicadas en nuestro territorio. En cambio, la incorporación de la variedad *Long White Flint* en el oeste de la provincia de Bs. As. a principios del siglo XX, caracterizada por su ciclo corto y resistencia a la sequía, constituye un ejemplo de introducción técnica, al igual que la incorporación mucho más tardía de las variedades Venezuela 1 y Venezuela 2 en las provincias del noroeste argentino por su resistencia al Tizón del maíz (*Helminthosporium turcicum*). En la provincia de Misiones se incorporaron los maíces dentados debido a que su prolongado ciclo a floración facilita una mejor adaptación a las condiciones agroecológicas.

En 1915 comenzó a funcionar la Chacra Experimental de Pergamino, región donde el cultivo de maíz ocupaba el 50% de la superficie dedicada a agricultura. Por entonces, el Ing. Agr. Horacio Castro Zinny insistía en la necesidad de investigar en maíz ya que el grano exportado por Argentina no satisfacía completamente las exigencias de calidad de

los compradores. En esa época, Alemania importaba maíz argentino para producir alcohol y se proponía investigar en este tema en la creencia de que las exportaciones mejorarían la rentabilidad de los productores. Entre los objetivos de mejora, además de aumentar el rendimiento y prolificidad ya se contemplaba la mejora genética por calidad, como por ejemplo aumentar el contenido de proteína del grano para destinarlo a la alimentación del ganado vacuno. Otras metas consistían en desarrollar variedades de ciclo precoz para evitar los daños de la langosta y de la sequía. Estos objetivos de investigación también fueron considerados por otras instituciones públicas y privadas que contribuyeron al desarrollo de conocimiento y nuevas variedades, como por ejemplo la Escuela Agrícola de Casilda, la Estación Experimental de Manfredi y la Est. Exp. de Guatraché (Eyherabide, 2006).

Durante la etapa fundacional de la mejora genética del maíz en Argentina, el método más empleado fue la selección fenotípica sin pruebas de progenie, primero sobre las poblaciones desarrolladas por los agricultores y luego sobre las nuevas variedades. La Argentina de principios de siglo no subestimó la posibilidad de explotar el fenómeno de heterosis para producir semilla híbrida y en 1925 el país contaba con una colección de 1.300 líneas endocriadas. Sin embargo, recién en 1937 se evalúan los primeros híbridos obtenidos por cruce de líneas desarrolladas en la Chacra Experimental de Pergamino. En la década de 1940, la producción comercial de semilla híbrida de maíz alentó el surgimiento de criaderos privados como “El Pelado S.A.”, “La Lucila” y “Cargill S.A.”, a los que se sumaron varias empresas con posterioridad. Además de los avances en mejoramiento, la investigación nacional en genética se consolidó con la creación del Instituto Fitotécnico de Santa Catalina de la Universidad Nacional de La Plata en 1927 y del Instituto de Genética de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires en 1932. En 1944, se creó el Instituto de Fitotecnia de Castelar que luego dio nacimiento al Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Comercialmente, la producción de semilla híbrida se inició al iniciarse la década de 1950. Su difusión alcanzaba el 20% a finales de esa década y el 90% hacia fines de la década de 1960. (Eyherabide, 2006).

En nuestro país, la selección masal adquirió gran difusión e importancia para producir cultivares considerados uniformes por su ciclo a floración, tipo de grano, etc. Entre ellos, los más ampliamente difundidos fueron: Colorado Casilda, Colorado Casilda selección Pergamino y Colorado La Holandesa. Éste último resultó ser el más conocido y utilizado en la región maicera argentina. También se obtuvieron por este método los cultivares Amarillo canario Klein, Amarillo canario 8 hileras Klein, Colorado común Klein y Colorado

cuarentón Klein. La hibridación varietal también jugó un papel importante en la mejora del maíz en Argentina. En el ámbito privado, la aplicación de este método permitió obtener las variedades Colorado Mandredi, Amarillo Precoz De Simone y Amarillo rápido De Simona. Por su lado, el INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria) obtuvo las variedades de maíz amarillo Famaillá 222 y Famaillá 235, así como las variedades de grano colorado Cerrillo 30 y Cerrillo 301, todas ellas desarrolladas especialmente para ser cultivadas en las provincias del noroeste argentino.

En nuestro país, los padres del maíz híbrido fueron los Ing. Agrs. Marino y Luna y en el año 1948 se lanzó al mercado el primer híbrido doble denominado Pergamino 1. Entre las personalidades más destacadas que dedicaron su vida a la investigación en genética y mejora del maíz en nuestro territorio, deben mencionarse al Ing. Agr. J. Luna, Ing. Agr. Martino, Ing. Agr. S. Horowitz, Ing. Agr. L.B.Mazoti y el Ing. Agr. F. Nider, entre otros.

En Argentina, la mejora genética del maíz contribuyó en un 50% al incremento del rendimiento medio nacional por hectárea durante los últimos 30 años. Sin embargo, este aporte debe considerarse junto a los avances en las técnicas de manejo del cultivo que influyen sobre el ambiente donde los logros genéticos pueden expresarse. Hace casi veinte años que la tasa de crecimiento del cultivo es mayor que la observada a nivel mundial. El desarrollo futuro de la competitividad de la cadena de valor de maíz requerirá del esfuerzo continuado de los programas de mejora públicos y privados así como orientar los objetivos de la selección hacia una producción sustentable y de calidad para mercados cada vez más exigentes (Eyherabide, 2006).

Capítulo 2

DESARROLLO DE MAÍCES PARA USO ESPECIAL



2.1 CONSIDERACIONES GENERALES

La mejora genética vegetal es la ciencia y arte de mejorar el patrón genético de las plantas en relación a su uso económico (Smith, 1966) y debe interpretarse como un proceso continuo y acumulativo de búsqueda de nuevos genotipos que posibiliten disponer materiales con mayor rendimiento, calidad y tolerancia a condiciones de estrés, entre otras condiciones. Se basa en la aplicación de selección artificial, consistente en la selección deliberada de un grupo de individuos, que serán los progenitores de la siguiente generación (Eyherabide, 2006). La selección constituye una actividad primaria en cualquier programa de mejoramiento e implica una acción de elección. En un programa de mejora genética siempre hay muchas elecciones por hacer, como por ejemplo elegir el material de partida, los métodos a emplear, los genotipos que se utilizarán como testigos, los procedimientos de prueba y finalmente elegir un tipo particular de planta al cual se asemejará la variedad o híbrido liberado al mercado (Hallauer, 1981).

Existe la mejora desde el propio origen de la agricultura. No existe la una sin la otra: el proceso de domesticación mediante la selección que dio origen a la agricultura no es otra cosa que mejora de plantas y animales (Cubero, 1999). Desde su aplicación, la mejora genética vegetal contribuyó a incrementar la producción de nutrientes y a mejorar la eficiencia de su producción por unidad de superficie en una escala superlativa. Hasta ahora, el desarrollo de nuevos genotipos con mejores caracteres agronómicos ha sido el mayor aporte al incremento de la producción de las cosechas. La mejora resultó ser una herramienta exitosa para desarrollar variedades e híbridos adaptados a ambientes específicos de cultivo. Sin embargo, para obtener mayores progresos en la mejora genética de la calidad nutritiva de las cosechas es necesario seleccionar parámetros de composición que estén relacionados con una buena calidad nutricional. La selección de un sólo carácter químico es una tarea compleja, muy demandante en tiempo y dinero y

además debe incorporarse a un genotipo que el productor deseará cultivar por su rendimiento elevado y estable, resistencia a vuelco, plagas y enfermedades según expresó Axtell (1981).

2.2 HIPÓTESIS DE TRABAJO

La incorporación de los genes recesivos *wx* y *o2*, *o5* u *o12* a materiales normales mediante el método de las retrocruzas con posterior autofecundación y selección entre familias de hermanos completos, facilitará la obtención de líneas endogámicas a partir de las cuales desarrollar nuevas combinaciones simples adaptadas a la condición de cultivo de la Pampa húmeda, en áreas cercanas a las grandes plantas de industrialización del maíz en Argentina.

2.3 OBJETIVOS

2.3.1 *Generales*

1. Obtención y evaluación agronómica de líneas endogámicas de maíz mutantes simples (*waxy* y *opaco-2*) así como mutantes dobles (*waxy opaco-2*).
2. Desarrollo de híbridos simples mediante cruzamientos entre las líneas obtenidas y evaluación de los mismos en ensayos multilocalidad.
3. Determinación de la calidad del grano de los materiales desarrollados a través de la medición del contenido proteico, de almidón y de aceite utilizando métodos no destructivos.

2.3.2 *Particulares o Específicos*

4. Cuantificación del contenido de lisina y triptofano mediante cromatografía líquida de alto rendimiento con derivatización pre-columna de los materiales considerados más promisorios según las evaluaciones de campo.
5. Caracterización de los aceites del grano en los materiales más promisorios, utilizando cromatografía gaseosa.
6. Análisis de la calidad del almidón en los materiales cerosos mediante técnicas de fraccionamiento molecular y estudios espectrofotométricos.
7. Análisis y evaluación de la estabilidad del ciclo a floración femenina y de la productividad o rendimiento de las líneas endogámicas e híbridos simples.

2.4 DESCRIPCIÓN DEL PROCESO DE DESARROLLO DE LOS MATERIALES

2.4.1 *Materiales de partida o fundacionales*

El mayor objetivo de un programa de mejora genética del maíz consiste en desarrollar líneas puras que luego puedan ser empleadas para obtener híbridos estables y de buen comportamiento agronómico. El mejorador siempre trata de descubrir las mejores combinaciones de genes a través de selección, cruzamiento, mutación o cualquier otra técnica valiosa que permita concretar ese objetivo. Para obtener los mejores genotipos posibles, básicamente dispone de la observación del fenotipo a través de la evaluación de diferentes parámetros. Sin embargo, el fenotipo no se transmite, sólo lo hacen los genes por medio de los gametos y aquí subyace el problema fundamental de la mejora, que consiste en descubrir los individuos poseedores de los mejores genotipos conociendo únicamente sus fenotipos (Cubero, 1999). En armonía con este propósito, el mejorador no debería buscar la mejor línea pura sino encontrar y mantener la mejor combinación híbrida.

Desde el inicio de la mejora genética vegetal, por lo general, los distintos programas iniciados en el mundo tuvieron como objetivo principal incrementar la producción de granos por unidad de superficie. Sin embargo, en las últimas dos décadas se hace cada vez más hincapié en la modificación genética de la composición de los nutrientes con el objeto de satisfacer demandas no satisfechas en el campo de la alimentación humana y/o animal. Para obtener mayores progresos en la mejora genética de la calidad nutritiva de las cosechas, los fitomejoradores deben profundizar sus conocimientos en aspectos nutricionales y seleccionar aquellos parámetros de composición que sean coherentes con una buena calidad nutricional. La selección de un sólo carácter químico es una tarea compleja, muy demandante en tiempo y dinero en el contexto de un programa de mejora genética. Los caracteres nutricionales deseables deben incorporarse en una variedad que el productor cultivará, ya que de forma contraria nunca llegarán al consumidor. Esto significa que el carácter nutricional específico debe darse en un genotipo con rendimiento elevado y estable, con resistencia a vuelco, plagas y enfermedades. Robbelen (1977) propuso tres requisitos para poder llevar a cabo estrategias efectivas en los programas de mejora genética por calidad: *a). contar con información clara y concisa sobre la naturaleza y prioridades de los diversos criterios nutricionales, b). disponer de métodos analíticos que permitan la determinación cuantitativa y c). tener acceso a la variabilidad genética.*

Al utilizar la variabilidad genética presente en la especie puede alterarse la composición química del grano en cantidad y calidad (*estructura y diversidad química*). La habilidad de

los genetistas de maíz para utilizar la variabilidad genética existente e identificar y manipular genes de importancia económica asegura nuevas vías para “diseñar” nueva variación en la composición del grano que sustentará el desarrollo de la siguiente generación de maíz de usos especiales y sus productos derivados capaces de satisfacer futuras necesidades de mercado (Motto *et al.*, 2005).

En el caso particular del maíz, el descubrimiento de genes modificadores de la calidad de los granos, que permiten desarrollar nuevos genotipos con mejor contenido y/o calidad de las proteínas, aceite o almidón es un hecho ampliamente difundido y de interés en los actuales programas de mejora genética de la especie (Mazur *et al.*, 1999). La expresión de genes recesivos de herencia sencilla otorga características particulares al grano de los nuevos materiales desarrollados para uso especial y que representan un logro importante porque el mercado argentino de semillas no cuenta con híbridos comerciales de maíz con estas características diferenciales.

En 1990, en el Centro de Investigaciones Genéticas (CIGen, dependiente del CONICET-CIC-Univ. Nacional de La Plata) situado en la localidad de Llavallol (*Provincia de Buenos Aires, Argentina*) a los 34° 48' S, 58° 31' W; 22 msnm, se inició un Programa de Mejora Genética por Calidad del grano aprobado y financiado por la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (C.I.C.) cuyo principal objetivo consiste en desarrollar nuevos híbridos de maíz caracterizados por el contenido y/o calidad de su almidón y proteína junto a un buen desempeño agronómico bajo las condiciones de cultivo típicas de la Zona Maicera Tradicional (ZMT) de Argentina. Con este objetivo los trabajos se iniciaron a partir de nueve materiales base o fundacionales que, excepto el denominado CT, procedente de USA, eran todos originarios de Argentina (Tabla 2.7). De estos materiales fundacionales, cinco expresaban un fenotipo recesivo para el gen *waxy* y otros dos poseían granos con fenotipo propio del gen *Opaco-2* en homocigosis recesiva. Estos genes simples recesivos modifican la calidad del almidón y proteína respectivamente (Boyer y Hannah, 2000; Neuffer *et al.*, 1996). Se asignó un nombre y número de accesión en un registro genealógico creado específicamente para este Programa a cada material fundacional. Las características y denominación de cada uno de ellos se resumen en la Tabla 2.7.

Durante el proceso de desarrollo de las nuevas líneas endogámicas se tuvo presente que aunque algunos genotipos resultan mejores que otros como material de partida, ninguna nueva línea cumplirá totalmente con todos los requisitos de estabilidad para rendimiento y demás caracteres agronómicos. Aunque los nuevos materiales pueden ser mejores que

otros ya existentes es casi seguro que siempre podrán ser mejorados en una serie de caracteres. En consecuencia, el procedimiento más lógico de cría consistiría en cruzar líneas elite complementarias en distintos caracteres y desarrollar poblaciones sintéticas para obtener generaciones F2 segregantes a partir de las que pueden seleccionarse nuevas líneas que reúnan los caracteres deseables de los progenitores pero evidentemente este método presupone una mayor inversión en tiempo y dinero.

Tabla 2.7: Características relevantes de los materiales base o fundacionales.

Nombre	Tipo	No. de Accesión	Tipo de Grano	Genotipo del endosperma	Días a Floración ♀	Requerimiento Térmico (GDD)¹
CT	Sintética	90-3000	Ceroso	wxwxwx	60	643,3 °C
V1	Sintética	90-3001	Ceroso	wxwxwx	55	599,2 °C
V2	Sintética	90-3002	Ceroso	wxwxwx	56	613,9 °C
WEM	Sintética	90-3003	Ceroso	wxwxwx	55	599,2 °C
FW	Híbrido comercial	90-3004	Ceroso	wxwxwx	60	656,1 °C
DK- 4S80	Híbrido comercial	90-3008	Vítreo	+++	59	643,5 °C
A 255	Híbrido comercial	90-3009	Dentado	+++	66	715,2 °C
O2M	Población	90-3092	Harinoso	o2o2o2	68	753,6 °C
O2L	Población	90-3098	Harinoso	o2o2o2	70	780,7 °C

¹= se refiere al tiempo o suma térmica hasta floración femenina expresada en grados-día

En este Programa de mejora genética, se tuvieron en cuenta los aspectos expresados más arriba y se introdujeron líneas exóticas portadoras de alelos recesivos del gen *opaco-2* y sus variantes *opaco-11* y *opaco-12*, así como también del gen *waxy* desde el Instituto Experimentale per la Cerealicoltura di Bergamo (Italia) y el Banco de Germoplasma de la Universidad de Illinois. También se introdujeron líneas de grano normal del Banco de germoplasma de la Estación Experimental Regional Agropecuaria INTA-Pergamino. Algunas de las líneas introducidas fueron utilizadas como testigos. En la selección de todos los materiales exóticos incorporados al Programa se consideró particularmente la longitud del ciclo a floración femenina y el requerimiento o tiempo térmico necesario hasta igual fase para conseguir una adaptación rápida a las condiciones ambientales preponderantes en la zona de localización del criadero (Tabla 2.8).

Tabla 2.8: Características relevantes de las líneas puras incorporadas desde bancos de germoplasma.

Nombre	Banco	No. de Accesión	Tipo de Grano	Genotipo Del Endosperma	Días a Floración ♀	Requerimiento Térmico (GDD)¹
ZN6	INTA	91-3043	Vítreo	+++	59	665,0
P 465	INTA	91-3048	Vítreo	+++	62	697,0
H 38	INTA	91-3049	Vítreo	+++	57	640,0
Lo898o2	Bergamo	91-3088	Harinoso	o2o2o2	62	695,7
Lo968o2	Bergamo	91-3089	Harinoso	o2o2o2	69	774,2
Lo1001o2	Bergamo	91-3090	Harinoso	o2o2o2	70	785,5
92-1560-3	Illinois	92-3108	Harinoso	o2Oh43	65	729,4
94-1590-1	Illinois	94-3109	Ceroso	C1wx1/C1sh1wx	56	622,2
92-3675-1	Illinois	92-3114	Harinoso	+/o12	63	700,0
92W- 1273-3	Illinois	92-3115	Harinoso	o11	56	629,1
83-2205-2	Illinois	92-3119	Ceroso	C1sh1wx1AR	54	600,5

¹= se refiere al tiempo o suma térmica hasta floración femenina expresada en grados-día

La incorporación de materiales exóticos con alelos de interés para la mejora por calidad permitió crear un “banco de genes” de gran utilidad para favorecer la mejora de los materiales base e incrementar la variabilidad existente. La interacción de los genes de interés con aquéllos que ya están presentes en el fondo genético receptor tiene una notable importancia cuando se trata de incorporar nuevos caracteres en un programa comercial de mejora genética (Hallauer y Miranda Filho, 1988).

La endocría continua del maíz no solo reduce el vigor y productividad de las plantas sino que puede provocar otros efectos como por ejemplo prolongar el ciclo a floración, pero la magnitud y propiedad de estos efectos dependen de la naturaleza de la población de partida y del tipo y presión de selección efectuadas. Dado que la depresión por endocría es consecuencia de los efectos de alelos recesivos deletéreos, aplicar metodologías que posibiliten mejorar el valor del germoplasma de partida siempre resulta útil para incrementar la frecuencia de alelos favorables al objetivo buscado y reducir los efectos propios de la depresión. Por lo general, las líneas desarrolladas a partir de poblaciones fundacionales mejoradas son más vigorosas y de mayor rendimiento que las obtenidas a partir de germoplasma no mejorado a pesar que la tasa de depresión por endocría debida al proceso de autofecundación no varía significativamente.

2.4.2 Obtención de las nuevas líneas de maíz

Desde que Shull sugirió el desarrollo de líneas puras en 1910, las técnicas de selección genealógica utilizadas no variaron demasiado, pero los métodos de desarrollo de líneas endogámicas mejoraron como consecuencia de una observación más minuciosa de la respuesta de la planta a diferentes ambientes y a la selección para distintos caracteres cuando es posible. Tal como es de rutina entre los mejoradores de plantas, en este Programa de mejora genética se aplicaron métodos de selección por caracteres múltiples a lo largo de las diversas etapas utilizando selección por truncamiento del 10% de las familias o progenies que mostraban los caracteres de ciclo, grano y rinde más consistentes con los objetivos buscados. Asimismo, en el proceso de selección se tuvieron en cuenta los niveles de vigor, tolerancia a estrés y a las adversidades biológicas.

Durante el transcurso de los últimos 75 años, los materiales empleados como base de la selección genealógica para generar líneas nuevas cambiaron drásticamente. Al principio se utilizaban cultivares de polinización abierta y difusión masiva, pero hoy en día la selección a partir de poblaciones segregantes F2 derivadas de sintéticas o híbridos constituye un método muy utilizado para obtener líneas de segundo ciclo.

La primera fase del Programa de Mejora por Calidad del grano iniciado durante el año 1990 en el CIGen tuvo una duración de tres años y consistió en seleccionar los materiales fundacionales tanto por sus caracteres morfoagronómicos como por su comportamiento a campo referido a longitud de ciclo a floración y rendimiento de grano. Durante esa fase se realizaron cruzas convencionales y no convencionales así como también se iniciaron las retrocruzas para mejorar algunos de los nuevos híbridos convencionales mediante la incorporación de los genes de interés *waxy* y *opaco-2* desde los materiales exóticos incorporados (Tabla 2.9).

La segunda fase del Programa consistió en desarrollar nuevas líneas endogámicas a partir de plantas seleccionadas en las poblaciones base y en poblaciones segregantes F2 derivadas de los híbridos convencionales y no convencionales (p. ej.= *población x híbrido comercial, líneas x poblaciones*). Entre las diferentes metodologías disponibles para obtener líneas endocriadas de maíz (Jugenheimer, 1958; Hallauer, 1990), se optó por el método clásico o estándar propuesto por Shull (1909, 1910) basado en la selección fenotípica visual y autofecundación continua del material siguiendo el esquema de conducción “espiga por hilera” con selección entre y dentro de progenies o familias segregantes. La selección fenotípica de plantas en el campo fue acompañada por la selección visual de granos mutantes en pre-cosecha con posterior corroboración en laboratorio, con auxilio de determinaciones químicas rápidas (*utilización del reactivo de Krisman para identificar materiales con almidón modificado; prueba rápida de ninhidrina para detección de maíces con alta calidad proteica*) y utilización de una mesa de luz para seleccionar granos mutantes *opaco-2* con endosperma modificado o vítreo (ver Capítulo 4, apartado 4.1.7).

Tabla 2.9: Características de las cruzas desarrolladas para ser utilizadas como materiales base o fundacionales.

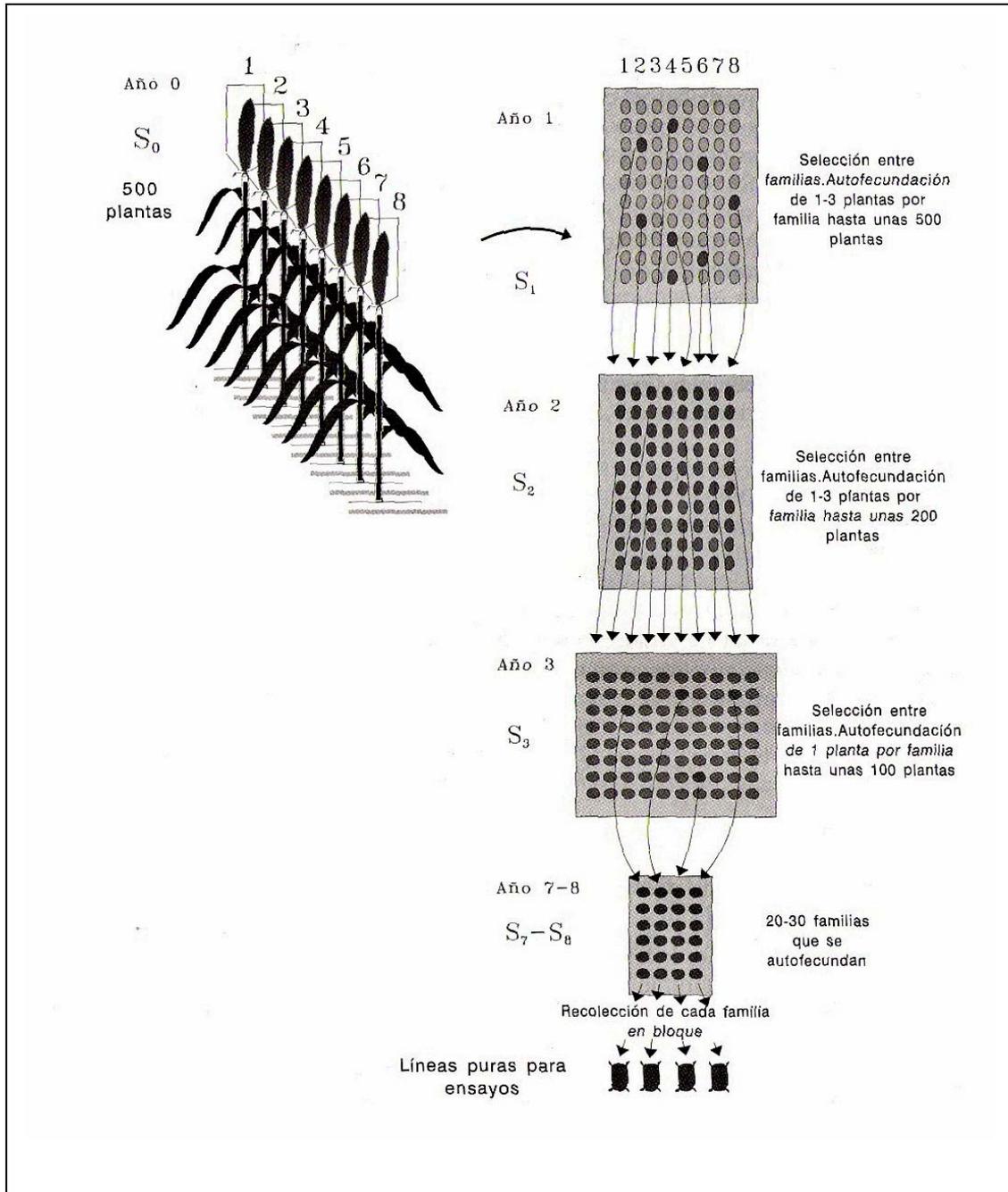
Cruza	Tipo *	No. de Accesión	Tipo de Grano	Días a floración ♀	Requerimiento Térmico (GDD)¹
V1 x A 255	HNC	92-3024	Dentado/ ceroso	52	543,9 ° C
V2 x A 255	HNC	92-3025	Dentado/ ceroso	56	586,9 ° C
ZN6 x H 38	HS	92-3063	Vítreo	52	583,6 ° C
[V2 x A 255] x V2	R1	94-3072	Dentado/ ceroso	57	551,5 ° C
[V1 x A 255] x V1	R1	94-3074	Dentado/ ceroso	48	451,5 ° C
CT x FW	HNC	92-3078	Ceroso	53	512,5 ° C
[CT xFW] x Lo1001o2	HNC	94-3096	Dentado/ Ceroso	51	485,1 ° C
[P465 x H 38] - posteriores retrocruzas con Lo968o2	HS	94-3132	Vítreo	54	514,5 ° C
{Lo898o2 x [Lo898o2 x (CT x FW) x Lo1001o2]}	HNC	95-3134	Harinoso /ceroso	59	575,4 ° C
[92-1560-3 x (o2M x Lo968o2)]	HNC	94-3139	Harinoso	56	535,0 ° C
Lo968o2 x 93-3675	HS	94-3141	Harinoso	56	545,4 ° C
[ZN6 x H 38] - posteriores retrocruzas con Lo968o2	HS	94-3142	Vítreo	53	505,8 ° C

*= HNC: *Híbrido no convencional*; HS: *Híbrido simple*; R1: *Retrocruza 1*; H3L: *Híbrido de 3 líneas*; ¹= *se refiere al tiempo o suma térmica hasta floración femenina expresada en grados-día*

En el campo experimental del CIGen se estableció una *nursery* siguiendo las recomendaciones del CIMMYT (1986) con el objetivo de desarrollar, evaluar y multiplicar líneas endogámicas de calidad diferenciada de grano. Durante el primer año se sembraron las parcelas correspondientes a los nueve materiales fundacionales. Cada parcela estaba conformada por 6 surcos de 10,4 m de longitud distanciados a 0,70 m entre sí. La siembra se realizó manualmente utilizando un bastón sembrador y disponiendo dos semillas por golpe cada 20 cm. dentro del surco. Al alcanzar el estadio fenológico V₂-V₃ (escala de Hanway) se raleó y dejó una sola planta por golpe. Por lo tanto en cada parcela se dispuso de 312 plantas, de las cuales durante el proceso de selección se descartaron aquellas situadas en cabecera de surco. A partir de cada población base se seleccionaron y autofecundaron entre cincuenta a cien plantas destacadas del resto según la capacidad técnica con que se contaba al momento de inicio del Programa en el CIGen. Como ciertos caracteres contemplados en el proceso de selección (*p.ej.*= *tipo de grano*) no resultaban visibles al momento de la fecundación, se procedió a reelegir en la etapa de pre-cosecha y se descartaron todas las plantas y espigas indeseables. En cada población sólo se cosecharon las espigas autofecundadas que superaron esa instancia de selección y se tomaron 50 a 60 granos del tercio medio de cada una de ellas con las que se sembró un nuevo surco al año siguiente aplicando el criterio de conducción espiga por hilera. En cada nueva generación de endocría se seleccionaron y autofecundaron las 5 a 10 mejores plantas de cada surco y al mismo tiempo también se eligieron los mejores surcos o progenies. Durante todo el proceso de endocría, año tras año se seleccionó entre y dentro de progenies o familias y sólo se continuó endocriando a las mejores plantas de las progenies consideradas superiores según recomiendan Schull (1909, 1910), Jugenhermer (1958) o Cubero (1999). El proceso se repitió una y otra vez durante varios años asegurando que cada generación de endocría se originó a partir de una sola planta. Por lo tanto, cada surco o familia reconocen a un único antecesor (Figura 2.34).

Con el objeto de facilitar el manejo en el criadero, luego de algunas generaciones de autofecundación, en algunas líneas se reemplazó el método de conducción espiga por hilera por la utilización de compuestos balanceados que se obtuvieron mezclando semilla de espigas del mismo surco o familia en igual proporción. Aunque esta práctica no modifica el grado de heterocigosis, incrementa la variabilidad genética dentro de la línea y favorece el proceso de selección. En aquellas líneas en que se observó una notoria reducción del vigor luego de varias generaciones de autofecundación se realizaron cruces entre hermanos completos (*full-sib mating*) para incrementar el vigor de las mismas.

Figura 2.34: Esquema del método clásico de obtención de líneas endocriadas (Tomado de Cubero, 1999).



Se utilizó el método rutinario de autofecundación y en poco tiempo pudo entrenarse a personal no calificado para colaborar en la multiplicación de materiales. Se hizo especial hincapié en prevenir la contaminación con polen foráneo de los materiales en proceso de desarrollo y multiplicación. Debido a la naturaleza recesiva de los genes de interés, en caso de contaminación, la misma se expresa a través de desviantes morfológicos o “fenodesviantes” relativamente sencillos de identificar y eliminar de los ensayos antes o durante la cosecha.

En el criadero, se utilizó una alta densidad de cultivo (71.500 plantas/ha) para provocar mayor estrés en las progenies y poder seleccionar aquellas capaces de sobrevivir al esfuerzo de la competencia. Indirectamente, la selección bajo altas densidades de cultivo incluye progenies que pueden tolerar un suministro más limitado de agua, una utilización más efectiva de los nutrientes y que también son más eficientes en particionar los fotosintatos disponibles y sobrevivir bajo mayores presiones para susceptibilidad a las enfermedades y plagas. Asimismo la selección se focalizó en progenies que presentaron una buena sincronía floral o expresión simultánea de la inflorescencia masculina y femenina. Habitualmente, este tipo de presión de selección, directa e indirectamente, mejora las semillas, la calidad de la raíz y del tallo y la tolerancia al estrés hídrico, aunque la selección por productividad bajo mayor densidad de cultivo también favorece una reducción del tamaño de las panojas y hojas dispuestas de manera semierguida o erguida. El uso de altas densidades de plantas para realizar la selección y evaluación de genotipos es responsable de una gran proporción del aumento de los rendimientos que puede ser atribuido a la mayor capacidad de los híbridos actuales de tolerar condiciones de estrés (Tollenaar & Wu, 1999).

Aunque el grado de homocigosis se incrementa con cada nueva generación de endocría, cierto grado de heterocigosis se mantiene tenazmente y es conocida como heterocigosis residual, permanente o forzosa, la cual podría tener funciones de alguna importancia para la planta. De hecho, las alógamas como el maíz no están adaptadas a una homocigosis absoluta y ésta además de provocar depresión por endocría podría ser la responsable de la aparición de inestabilidad genética. Por este motivo, en el caso del maíz, sería mejor referirse a los individuos altamente homocigotas como líneas de endocría prolongada en reemplazo de utilizar la denominación línea pura (Hiorth, 1985).

Entre dos generaciones sucesivas de endocría es factible que se manifiesten cambios menores, que al sumarse dan diferencias significativas entre generaciones distantes. Por el contrario, cambios drásticos entre generaciones sucesivas sólo pueden originarse en

mutaciones. Las líneas de maíz de endocría prolongada no son completamente estables y el grado de inestabilidad varía mucho entre las líneas.

Existe propensión a considerar que la mayor parte de los cambios observados en una línea se originan en mutaciones de orden menor, por lo que no pueden descubrirse solas o *per se* y en muchos casos se producen sin interrupción. Por ende, durante el transcurso de varias generaciones de endocría llegan a tener un efecto diferente (*pleiotropismo asociado*) que resulta en una tendencia lineal de los promedios. Otras mutaciones de efecto mayor, carecen de direccionalidad y aportan los componentes no lineales de la regresión (Hiorth, 1985).

El origen híbrido de las líneas, es decir aquéllas formadas hace un tiempo relativamente corto a partir de una cruce entre genotipos divergentes, a veces puede traducirse en falta de estabilidad. Esto contrasta con la idea de estabilidad pronunciada de las líneas puras que viene de la época de la Ley de Johansen, según la cual la selección dentro de líneas puras no tiene ningún efecto. Debido a la existencia de mutaciones y a las experiencias con líneas de endocría prolongada en especies alógamas como el maíz, la selección dentro de líneas debe ser considerada.

Si bien el método no es difícil en su concepción, demandó mucho tiempo, esfuerzo y un alto costo en su desarrollo. Aunque el método clásico de obtención de líneas mediante autofecundaciones sucesivas requiere un tiempo considerable para alcanzar resultados y desde esa óptica podría parecer ineficiente, en realidad no lo es debido a que durante su desarrollo el fitomejorador tiene excelentes oportunidades para observar y practicar selección sobre el material, incluso en diferentes ambientes.

En la Tabla 2.10, se detalla el tipo y origen de las líneas genéricamente denominadas CIG y que fueron desarrolladas mediante la metodología detallada. Debe aclararse que con la finalidad de simplificar la escritura y lectura de Tablas y Gráficos también se incluyeron bajo la denominación genérica CIG a las cinco líneas utilizadas como testigos y que fueron legadas por INTA (Argentina), Universidad de Illinois (EE.UU.) e Istituto Experimentale per la Cerealicoltura (Italia) y que se resaltaron con un asterisco en la Tabla mencionada. A partir de cruces entre algunas de las nuevas líneas puras o de endocría prolongada se obtuvieron doce híbridos simples a los cuales se denominó con el prefijo HC más un número y que incluyen tres pares de recíprocos (HC3-HC7; HC5-HC9 y HC10-HC11) (Tabla 2.11).

Tabla 2.10: Listado de 28 nuevas líneas puras desarrolladas a partir de diversos materiales y las cinco líneas utilizadas como testigo del ensayo.

Línea	Tipo¹	Originada a partir de²
CIG1	waxy	FW
CIG2	waxy	V2
CIG3	waxy	WEM
CIG4	waxy	[V2 x A 255] x V2
CIG5	waxy	V2
CIG6	waxy	FW
CIG7	waxy	[V1 x A 255] x V1
CIG8	waxy	V2
CIG9	waxy	[V1 x A 255] x V1
CIG10	waxy	[V1 x A 255] x V1
CIG11	waxy	FW
CIG12	waxy	CT x FW
CIG13	waxy	V2
CIG14*	waxy	83-2205-2(TESTIGO)
CIG15*	waxy	94-1590-1(TESTIGO)
CIG16	CP	Lo968o2 x 93-3675
CIG17	CP	(ZN6 x H 38) x Lo96802
CIG18	CP	Lo968o2 x [P465 x H 38]
CIG19	CP	[92-1560-3 x (o2M x Lo968o2)]
CIG20	CP	Lo96802 x 93-3675
CIG21	CP	Lo96802 x 93-3675
CIG22*	CP	Lo898o2(TESTIGO)
CIG23	CP	o2L
CIG24	CP	o2M
CIG25*	CP	92W-1273-3(TESTIGO)
CIG26	CP	[92-1560-3 x (o2M x Lo968o2)]
CIG27	DR	[CT xFW] x Lo1001o2
CIG28	DR	[CT xFW] x Lo1001o2
CIG29	DR	[CT xFW] x Lo1001o2
CIG30	DR	[CT xFW] x Lo1001o2
CIG31	DR	{Lo898o2 x [Lo898o2 x (CT x FW) x Lo1001o2]}
CIG32*	Normal	ZN6(TESTIGO)
CIG33	Normal	DK-4S80

¹= Tipo de endosperma del grano, CP= alta calidad proteica; DR= doble mutante (wxo2);

²= en el caso de los testigos(*) por razones de comodidad se reemplazó su denominación o número de accesión original por el nombre genérico CIG seguido por un número.

Tabla 2.11: Híbridos simples obtenidos a partir de la cruce de líneas CIG.

Híbrido	Tipo ¹	Originado por cruce de
HC1	waxy	CIG7 X CIG4
HC2	DR	CIG30 X CIG28
HC3	DR	CIG28 X CIG31
HC4	DR	CIG29 X CIG27
HC5	CP	CIG16 X CIG17
HC6	CP	CIG17 X CIG18
HC7	DR	CIG31 X CIG28
HC8	DR	CIG19 X CIG6
HC9	CP	CIG17 X CIG16
HC10	DR	CIG27 X CIG6
HC11	DR	CIG6 X CIG27
HC12	waxy	CIG7 X CIG10

¹= Tipo de endosperma del grano, CP= alta calidad proteica; DR= doble mutante (wxy2)

2.4.3 Ensayos de aptitud combinatoria de las líneas

Para evaluar la capacidad de las líneas en desarrollo de dar descendencia caracterizada por la alta expresión de los caracteres bajo selección, se realizó una prueba de aptitud combinatoria general (a.c.g.) en filiales tempranas de selección (S₂). Debido a que la aptitud combinatoria segrega como el resto de los caracteres, se puede realizar este tipo de pruebas desde el primero (S₀) hasta el octavo año de endocria (S₈). Sin embargo, no conviene demorar los ensayos hasta filiales tan avanzadas y lo más recomendable es efectuar las pruebas de a.c.g. en filiales tempranas de selección S₂ o S₃ para evitar trabajar con un volumen inmenso de material, del cual probablemente el 99% no sería útil.

Luego de dos generaciones de endocria a partir de las poblaciones fundacionales selectas o a partir de poblaciones segregantes F₂, durante el ciclo agrícola 1995/96 se introdujo una prueba de aptitud combinatoria general (a.c.g.). Se realizaron los cruzamientos de prueba (*test-cross*) entre las veintiocho nuevas líneas CIG y un probador heterocigota, el híbrido comercial Zeneca 8340, seleccionado particularmente por tratarse de un material de endosperma blando dentado y con destacado comportamiento agronómico en la producción comercial de maíz durante la primera mitad de la década de 1990. Al año siguiente se realizó un ensayo comparativo de rendimientos (E.C.R.) con los veintiocho cruzamientos de prueba. Los resultados del E.C.R. permitieron seleccionar las trece líneas CIG que intervinieron en los *test-crosses* cuyo rinde (*medida de la a.c.g. de las líneas*) superó a la producción media de Zeneca 8340 (5.700 Kg. grano/ha) y que luego fueron utilizadas para obtener los híbridos simples de uso especial.

2.4.4 *Efectos de la endocría continua (depresión por consanguinidad)*

Después de algunas generaciones de autofecundación es posible visualizar a las líneas remanentes en tipos de cría distintivos. A medida que se va endocriando, disminuye el vigor hasta alcanzar la homocigosis práctica (5ª generación) en que el tamaño de diferentes partes de la planta ya no disminuye más y se mantiene estable. Según la hipótesis de la dominancia propuesta por Jones (1937), el vigor disminuye como consecuencia de que el estado de homocigosis desenmascara toda la carga de alelos recesivos deletéreos, letales y subletales y por lo tanto la planta expresa mayor número de deficiencias y se torna más débil y menos eficiente en un sentido fisiológico.

Los efectos prácticos y teóricos de la endocría residen en la pérdida de la heterocigosis. Heterosis y depresión por endocría son aspectos diferentes del mismo fenómeno. Cada genotipo reacciona a la endocría según un patrón particular y siempre aparecen dos tipos de efectos: la segregación de recesivos y una depresión gradual que aumenta generación a generación hasta alcanzar el llamado *mínimo de endocría* al aproximarse a la homocigosis absoluta. Aunque pueden observarse efectos en diferentes estadios del desarrollo y en la mayor parte de los caracteres, son los caracteres plásticos que siempre están muy influenciados por el medio ambiente y que permiten una adaptación efectiva a los recursos existentes los que reaccionan más fuertemente a la endocría. A modo de ejemplo, puede mencionarse que los materiales endocriados presentan una germinación y crecimiento más lentos, atraso en la floración o alargamiento del ciclo, atraso en la maduración de los granos, menor dimensión en todos los órganos, menor número de hojas, flores, semillas, mayor susceptibilidad a enfermedades y distintos tipos de estrés, entre otras cosas. Durante el desarrollo de este Programa, se observaron gran parte de los efectos mencionados, aunque durante las cinco primeras generaciones lo más notorio resultó ser la reducción de la altura de planta, altura de inserción de la espiga y tamaño de la panoja y en algunos genotipos el alargamiento del número de días e incremento del tiempo térmico hasta la fase de floración femenina (R_1 en la escala de Hanway). Inclusive, se verificó que algunas líneas alcanzaban el **mínimo de endocría** por debajo del **mínimo de existencia**, es decir que luego de pocas generaciones de autofecundación (cinco o seis) las plantas resultaban estériles o tan débiles que morían en estadios vegetativos tempranos.

Capítulo 3

METODOLOGÍAS UTILIZADAS PARA DESCRIBIR Y EVALUAR A LOS NUEVOS MAÍCES PARA USO ESPECIAL



3.1 INTRODUCCIÓN:

El objetivo principal de todo programa de mejoramiento es el desarrollo de cultivares mejorados con características agronómicas, fisiológicas y morfológicas superiores a aquéllas de los materiales originales. La exigencia de que una nueva variedad sea distintivamente diferente de otras liberadas con anterioridad es fundamental para el éxito actual y futuro de los planes de mejora, contribuye a la conservación de los recursos genéticos y también favorece la productividad agrícola ya que permite diversificar los riesgos relacionados con factores bióticos y abióticos (Smith & Smith, 1989a). Una nueva variedad o genotipo solamente puede ser registrado si los resultados de los ensayos prueban que es distinta, uniforme y estable además de tener valor económico. Sin embargo, para conseguir aumentos sostenidos de la productividad, el desarrollo de nuevos genotipos debe ir acompañado de la aplicación de prácticas agronómicas más eficientes.

Para desarrollar genotipos superiores es necesario tener lineamientos claros y aceptables sobre aspectos botánicos o genéticos de la descripción de las variedades y de la manera posterior en que pueden hacerse distinciones entre tales descripciones (Smith & Smith, 1989a). Las descripciones resultan imprescindibles al momento de definir la propiedad de los productos de la mejora genética y permitir la inscripción o protección de nuevas variedades a través de la protección de las variedades vegetales (PVV) o patentes utilitarias.

La elección del descriptor o juego de descriptores aptos para compilar debidamente las características específicas de cada genotipo es el paso previo a la recopilación de las descripciones. Aunque no existe un modelo único y sencillo de cómo desarrollar una descripción varietal satisfactoria y apropiada, los estándares elegidos no deben ser

demasiado rigurosos, pero sí realistas y apropiados a las condiciones del país por lo cual es indispensable disponer de metodologías que apunten al desarrollo y evaluación de “genotipos regionales” y que asimismo permitan una mejor recomendación de los materiales seleccionados.

Históricamente, las precisas y abundantes descripciones morfológicas de los cultivares sirvieron de base para brindar seguridad a los comerciantes y agricultores de que las variedades específicas que se les ofrecía contaban con un mínimo nivel de calidad y pureza. Seguramente la utilización de descriptores morfológicos se prolongará en el tiempo porque están omnipresentes en la agricultura. El énfasis que se pone en la registración o patentamiento necesarios para la liberación de nuevos genotipos, verdaderamente diferentes, significa que el juego de datos o descriptores deben ser capaces de evidenciar asociaciones entre líneas, híbridos o variedades, que reflejen más las relaciones genéticas que fonéticas. Las descripciones precisas de los cultivares y los requerimientos que las líneas y los híbridos sean distintivos establece la discusión sobre un tema fundamental como es que caracteres deben considerarse útiles en la práctica y a que nivel de distancia las líneas o los híbridos deben considerarse distintos y únicos (Smith & Smith, 1989b).

Existen varios criterios o juegos de descriptores que pueden emplearse con el objetivo de caracterizar genotipos de maíz. Entre estos se incluyen descriptores morfofisiológicos (*cuantitativos y cualitativos*), descriptores bioquímicos (*ej.: isoenzimas o tipos de zeína*), perfiles electroforéticos bi-dimensionales de las proteínas del embrión, perfiles cromatográficos de proteínas y aceites, nivel de heterosis y evaluaciones del ADN (RFLP, AFLP's, microsatelites) (Smith & Smith, 1989b).

A pesar que los datos morfológicos están afectados por su interacción con el ambiente son aceptados universalmente en la protección de las variedades vegetales y también en el registro e inscripción de nuevos materiales debido a su capacidad de mostrar tanto identidad como diferenciación.

El ambiente puede ser definido como el conjunto de circunstancias que modulan, enmarcan o condicionan el comportamiento de un individuo o de un grupo de individuos. La existencia de interacción genotipo-ambiente implica exploración y validación de genotipos en un amplio conjunto de ambientes.

Justamente por su interacción con el ambiente y al desconocimiento de muchos de los mecanismos de control genético de los caracteres morfológicos, algunos autores

sostienen que estos son de dudosa confiabilidad taxonómica (Comstock & Moll, 1963; Camussi et al., 1983,1985). Por ello y debido a la propia naturaleza de los caracteres morfológicos debe tenerse la precaución de realizar las descripciones con la suficiente cantidad de repeticiones para validar las mismas y solamente se pueden comparar descripciones tomadas en la misma localidad durante la misma temporada (Smith & Smith, 1989a).

Las comparaciones apareadas en diferentes ambientes (=localidad x año) son la única manera en que este tipo de datos puede ser utilizado confiablemente para comparar fenotipos. Esto significa, que es factible minimizar los problemas asociados con la interpretación de las descripciones morfológicas al realizar las mediciones en el contexto de una red de ensayos multiambientales o simplemente limitando las comparaciones a caracteres con escasa interacción ambiental (Goodman & Paterniani, 1969).

En la práctica para realizar una descripción rutinaria de genotipos para obtener la protección de la variedad vegetal (PVP, *por las siglas en inglés*) o patentes utilitarias, se toman descripciones detalladas de caracteres múltiples en parcelas repetidas durante no más de tres años. Por ello, con este fin, es útil y deseable identificar y utilizar a los caracteres con mayor repetibilidad o menor interacción con el ambiente. También es necesario examinar los datos morfológicos e identificar aquellos altamente correlacionados, ya que los mismos no sólo son redundantes sino que asimismo determinan estimaciones desviadas de las asociaciones entre genotipos cuando se pretende determinar diferencias entre ellos (Smith & Smith, 1989a). Otra condición recomendable es que los materiales sean evaluados en ambientes a los cuales están adaptados.

Puede afirmarse que las descripciones morfológicas resultan confiables, al menos en el sentido fenotípico, porque los datos son relevados a partir de parcelas repetidas a través de los años y los caracteres particularmente influenciados por el medio ambiente son descartados. Asimismo, sólo se incluyen como descriptores a caracteres relativamente independientes unos de otros.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 *Materiales empleados*

Los estudios detallados en esta Tesis Doctoral se realizaron sobre veintiocho líneas puras de maíz y doce híbridos simples derivados de las mismas. Los materiales fueron desarrollados durante más de una década en el Centro de Investigaciones Genéticas (CIGen) (LLavallol, Provincia de Buenos Aires, Argentina) en el marco de un Programa de mejora genética por calidad del grano de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (C.I.C.). Las pruebas de aptitud combinatoria general con el híbrido comercial Zeneca 8340 permitieron seleccionar a las trece líneas CIG que mostraron mayor aptitud combinatoria general y posteriormente utilizadas para obtener mediante un dialélico incompleto a los doce híbridos simples de uso especial. Las nuevas líneas de endocria prolongada fueron comparadas contra los cinco testigos indicados en la Tabla 2.10 (Pág. 92, Capítulo 2) en todos los caracteres bioquímicos y agronómicos considerados. Dado que en Argentina no existen ni se cultivan híbridos comerciales *waxy* ni tampoco de alta calidad proteica o dobles mutantes no resultó posible contrastar a los nuevos materiales de uso especial con testigos de igual naturaleza. Según la constitución genética de su endosperma las líneas puras e híbridos pueden agruparse en los siguientes tipos: *ceroso (=Waxy)*, *CP (alta calidad proteica)*, *normal* y *DR (doble mutante)*. Los granos cerosos son portadores de 3 alelos recesivos del gen *waxy (wx)* a nivel del endosperma. Se empleó la denominación *CP* para identificar a los granos con tres dosis del alelo recesivo del gen *opaco-2 (o2)* u *opaco-12 (o12)* y que tienen una textura completamente blanda o vítrea en diferente grado en el caso de materiales *opaco-2 modificados*. En cambio, se utilizó el término *doble mutante* o *doble recesivo (DR)* para describir a los granos cuyo genotipo tiene tres dosis de cada uno de los alelos recesivos *wx*, *o2* u *o12* y consecuentemente una textura blanda del endosperma. Finalmente, se aplicó el término *normal* para aquellos granos cuyo endosperma está enteramente constituido por almidón corneo o vítreo como consecuencia de la expresión de alelos normales de los genes de interés económico mencionados.

3.2.2 *Localización, Diseño, Siembra y Mantenimiento de los Ensayos de evaluación*

El uso de ensayos multiambientales (MET= *multilocation environment trials*) que permiten evaluar a un conjunto de genotipos en múltiples ambientes (= *interacción localidad x año*) constituyen una de las principales estrategias para obtener mejores genotipos e identificar los ambientes en que éstos pueden expresar su mayor potencial. Este tipo de ensayos posibilita estimar los efectos ambientales, genotípicos y de interacción genotipo-ambiente

(IGA) para los atributos que se consideran de interés y contribuyen a la elección de los cultivares mejor adaptados a cada sistema de producción (González y De La Vega, 2005). Según Balzarini *et al.* (2007), los ensayos multiambientales representan una de las herramientas de investigación más potentes para incrementar la productividad y rentabilidad de los cultivos.

Durante el período 2000/01 hasta 2004/05 se evaluaron las veintiocho nuevas líneas de endocria prolongada junto a cinco líneas endogámicas empleadas como testigos a través de un ensayo balanceado conducido en el campo experimental del Centro de Investigaciones Genéticas (CIGen), que estaba situado en la Localidad de Llavallol (34°46'60''S, 58°25'60''W; 16 msnm), Provincia de Buenos Aires, Argentina. En este caso, se utilizó una sola localidad para asegurar la pureza varietal de los nuevos materiales y por razones logísticas así como otras relacionadas con la garantía de mantenimiento de la propiedad intelectual de las nuevas creaciones fitogenéticas, seis de las cuales se encuentran en trámite de inscripción ante el Registro Nacional de Propiedad de Cultivares de la República Argentina. Los caracteres de ciclo fueron analizados durante los cinco años de ensayos a través de los ambientes denominados Llavallol 1 a Llavallol 5 y que de aquí en más se abrevian como L1 a L5. En cambio, los caracteres bioquímicos, morfológicos, el rinde y sus componentes se analizaron solamente durante el periodo comprendido entre los años ciclos agrícolas 2002/03 a 2004/05, ambientes denominados como L3, L4 y L5.

Los doce híbridos simples derivados de las nuevas líneas CIG fueron probados en Llavallol y también simultáneamente en ensayos de campo conducidos en otras localidades de la provincia de Buenos Aires y Santa Fe, durante el período 2002/03 a 2004/05. Los sitios elegidos en la Provincia de Buenos Aires fueron: *Instituto de Genética Dr. Ewald Favret-CNIA INTA* de la localidad de *Castelar* (34°40'00''S, 58°40'00''W; 28 msnm) y el criadero de *Semillas Basso S.A.* ubicado en *Pergamino* (33°53'32''S, 60°34'21''W; 56 msnm). En la región centro de la Provincia de Santa Fe se realizaron evaluaciones en el Campo Experimental de la *Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional del Litoral* que se encuentra en *Colonia Esperanza* (31°28'00''S, 60°56'00''W; 38 msnm). Para todas las variables estudiadas los híbridos simples fueron probados en un ensayo multiambiental balanceado en cuanto al número de híbridos x ambiente. Los caracteres morfológicos fueron analizados a través de un MET desbalanceado en cuanto a localidades incluidas por año pero el MET en el cual se evaluaron los caracteres fisiológicos (ciclo y rinde) estuvo balanceado en el número de localidades por año. Los ambientes de evaluación se abreviaron empleando la primera letra del nombre de la

localidad seguida por el número de orden correspondiente al año de evaluación (L1, P1, C1, E1.... E4).

Las cuatro localidades donde se realizaron los ensayos están ubicadas dentro de la gran región de la Llanura Platense, subregión Llanura pampeana, fracción Pampa ondulada. Este amplio territorio se caracteriza por presentar suaves ondulaciones donde se distinguen barrancas, terrazas fluviales y bajos. Los suelos son Brunizem (Argiudol típico) con algunas particularidades según la localidad: Argiudol típico Serie Esperanza 10 (Esperanza, Prov. Sta. Fe), Argiudol típico Serie Pergamino (Pergamino, Prov. Bs. As.). En general, son suelos profundos, aptos para la agricultura, moderadamente bien drenados con una buena provisión de materia orgánica (aprox. 2,5 a 3,0%). Un factor físico bastante generalizado es la existencia de "piso de arado" y en algunos casos la presencia de horizontes compactos o que dificultan la capacidad de infiltración del agua y exploración de las raíces. Asimismo, todas las localidades se encuentra dentro de la denominada Zona maicera Pampeana Norte ó región maicera VI dentro del área maicera argentina.

Los ensayos multiambientales fueron diseñados en bloques completamente aleatorizados (DBCA) con 2 repeticiones. Se eligió este diseño, por ser muy popular entre los investigadores de maíz, flexible, fácil de sembrar y aplicable para cualquier número de genotipos o de área disponible. La unidad experimental consistió en un surco o microparcela de 5,5 m de longitud debido a que la alta uniformidad originada en la propia naturaleza de las líneas endogámicas e híbridos simples permite utilizar parcelas de dimensiones reducidas para comparar genotipos. También, se prefirió esta disposición porque la experiencia muestra que parcelas largas y angostas comúnmente tienen menor error que las cuadradas y a su vez favorece la disminución del área total de los bloques y por consiguiente la heterogeneidad dentro de los mismos. La economía de tierra, trabajo, cantidad de semilla y tiempo son otras ventajas del uso de las microparcelas que según Jugenheimer (1981) resultan eficientes para evaluar la altura de planta, altura de inserción de la espiga, madurez y rinde.

Se utilizó un distanciamiento de entresurcos de 0,70 m, a excepción de Pergamino donde se optó por utilizar la distancia de 0,52 m entresurco que es la empleada en las siembras directas de maíz. En Llavallol y Castelar se sembraron dos semillas/golpe cada 0,20 m dentro de la línea de siembra empleando un bastón sembrador. En el caso de Pergamino y Esperanza las plantas se sembraron cada 0,25 m dentro del surco. El espaciado utilizado, acompañado de un oportuno raleo de plántulas entre los estados fenológicos V₂-V₄ permitió alcanzar densidades de 57.200 plantas/hectárea (Esperanza), 71.500

plantas/hectárea (Llavallol y Castelar) y 76.800 plantas/hectárea (Pergamino) al momento de la cosecha en los distintos ensayos.

En cada uno de los lotes de ensayo se aplicó glifosato (4 lt producto/ha) en la etapa de barbecho cubierto durante el mes de Septiembre, previo a la iniciación de las labores de preparación de la cama de siembra. Se utilizó labranza convencional (*arada de primavera con rejas, rastra doble de discos contrapesada y rastra de púas*) para roturar y preparar los lotes experimentales. En la etapa de presembrado se aplicó atrazina (1-2 lt. p.a./ha) para controlar malezas gramíneas y latifoliadas y se incorporó con la pasada de rastra doble de discos. En algunas oportunidades, este tratamiento fue reemplazado por otro de pre-emergencia de cultivo, unos cinco a ocho días después de la siembra aplicando acetocloro + atrazina en una dosis de 2,7 lt. + 0,9 lt. producto/ha junto con 100 cc de cipermetrina/ha para control de gusanos cortadores. Cuando resultó necesario el control de malezas se completó con una aplicación de 800 c.c. de éster butílico del 2,4-D al estado de 4 a 6 hojas para un mejor control de latifoliadas. Este esquema se mantuvo a través de todos los ambientes con los ajustes necesarios y oportunos de dosificación.

Los lotes de ensayo fueron fertilizados con fosfato diamónico como arrancador a la siembra y urea repartida en dos aplicaciones durante los estadios fenológicos V₃ – V₁₀. La dosis de fertilizante se ajustó de acuerdo a los niveles de fósforo y nitrógeno disponibles indicados mediante un análisis de suelos según las metodologías de Bray-Kurtz No. 2 y Kjeldahl respectivamente. En cada ensayo se aplicó riego por surcos o por aspersión según la disponibilidad de infraestructura y el caudal se determinó de acuerdo a las exigencias del cultivo en cada ambiente.

3.2.3 Evaluación y caracterización morfoagronómica de los materiales

Con el objeto de completar el proceso de desarrollo, prueba y selección de nuevo germoplasma con fines comerciales es imprescindible disponer de herramientas que permitan evaluar y documentar con precisión a los materiales bajo estudio. En este sentido, tiene enorme valor el esfuerzo realizado por el Instituto Internacional de Recursos Genéticos Vegetales (IPGRI) junto a otros centros de investigación agrícola para suministrar una serie uniforme de descriptores de cultivo que proveen una guía precisa para la documentación de los genotipos durante el proceso de mejora genética o de las colecciones mantenidas en bancos de germoplasma.

En estos estudios se emplearon de manera combinada descriptores propuestos por el IPGRI y la *Union for the Protection of New Varieties of Plants* (UPOV) para evaluar caracteres morfológicos y fisiológicos de interés agronómico en las líneas endogámicas CIG y en los híbridos simples HC. Los caracteres morfológicos se determinaron sobre 10 plantas tomadas al azar en cada microparcela mientras que para los fisiológicos se consideró el número total de plantas exceptuando las de cabecera de surco. Los descriptores utilizados pueden agruparse de la siguiente forma:

3.2.3.1 Caracteres morfológicos

3.2.3.1.1 Planta y prolificidad

1. Altura de planta (AP), medida en centímetros desde la base de la planta hasta el extremo apical de la espiga central de la panoja. La altura máxima de la planta se alcanza en la fase de emergencia de estigmas (estado R_1 , escala de Ritchie y Hanway, 1993).

2. Altura de inserción de la espiga superior (AIE), medida en centímetros desde la base de la planta hasta la base del nudo que soporta a la espiga superior o más antigua.

3. Número total de hojas (NH)

4. Número de hojas encima de la espiga superior (NHEE), se refiere a la cantidad de hojas dispuestas por encima de la espiga más antigua y la base del pedúnculo que soporta a la panoja.

5. Diámetro del tallo (DT), medido en centímetros a la altura de la base del nudo que soporta la espiga superior.

6. Número de espigas por planta (EP), tomado como el número total de espigas fértiles o productivas, constituye una medida de la prolificidad.

3.2.3.1.2 Espiga

7. Número de hileras de grano/espiga (HGE), resultó de promediar el número de hileras de grano contabilizado en las espigas cosechadas en cada surco sin considerar las desarrolladas sobre las plantas situadas en cabecera de surco.

8. Número de granos/hilera (Gr/H), evaluado como el promedio del número de granos contado en tres hileras tomadas al azar de las espigas indicadas en el ítem 1.

9. Peso medio de granos de la espiga (PGE), expresado en gramos. Se calculó trillando y promediando el peso de los granos de cada espiga superior sana y sin ataque de pájaro exceptuando las plantas en cabecera de surco. El peso fue corregido a humedad de comercialización (15%) aplicando la fórmula de merma de por secado.

10. Porcentaje de marlo (%M), luego de trillar la espiga se pesó el marlo y se calculó el valor proporcional del mismo en relación al peso de la espiga entera.

3.2.3.1.3 Grano

11. Peso de 1000 granos (P_{1000}), expresado en gramos. Se toma tres veces el peso de 200 granos, se calcula el promedio y extrapola a un equivalente de 1000 granos. Se corrige el peso según la fórmula de merma por secado al 15% de humedad.

12. Textura del grano, se distinguió visualmente sobre mesa de luz entre grano dextrinoso, amiláceo, ceroso, con alto contenido de lisina, cristalino o combinado (corona con expresión de los genes wx u o2 y el resto del grano cristalino).

3.2.3.2 Caracteres fisiológicos

3.2.3.2.1 Ciclo evolutivo

1. Número de días desde nacimiento hasta el estadio fisiológico R_1 (emergencia de estigmas).

2. Suma térmica o Tiempo térmico (TT) requerido desde el nacimiento hasta la emergencia de estigmas. En el maíz, la temperatura es la principal causa de variación anual en sus períodos de crecimiento y desarrollo por lo cual varios autores desarrollaron diferentes modelos para el cálculo del TT a través de funciones de ajuste lineal, exponencial o mediante ecuaciones de mayor complejidad. Con el objetivo de medir el TT a R_1 en los materiales estudiados y poder predecir el momento de ocurrencia de este suceso fenológico en función de la acumulación de grados-día necesaria, se utilizaron dos métodos distintos de cálculo agrupados en los siguientes modelos:

Modelo lineal o Método de los grados de crecimiento-día (GDD)

Pueden representarse a través de la ecuación general:

$$TT = \sum_{i=1}^n (T - T_b)$$

TT= Tiempo térmico o suma térmica o grados-día acumulados en los *n* días; *T*= Temperatura media diaria y *T_b*= Temperatura base de desarrollo.

También conocido como Método residual modificado (*TT*₁₀) Fue propuesto en el año 1958 por Gilmore y Rogers. Asume una temperatura base de 10° C y una temperatura máxima de 30° C. Si se producen temperaturas máximas superiores a 30° C se asumen como iguales a 30° C. Se fundamenta en la premisa de que una planta necesita una cierta cantidad de energía representada por la sumatoria de los grados centígrados necesarios para completar determinada fase fenológica y asimismo su ciclo total. Por lo tanto, admite una relación lineal entre temperatura y desarrollo vegetal (Gadioli *et al.*, 2000) al asumir que el desarrollo fenológico es constante por cada grado de temperatura entre una temperatura base (*T_b*) y un umbral superior de temperatura (*T_{máx.}*), por encima y debajo de los cuales la tasa de desarrollo es cero (Stewart *et al.*, 1998).

$$\text{GDD} = (t_{\min} + t_{\max})/2 - 10^{\circ}\text{C}$$

Modelo no lineal o Método Ontario (Brown, 1978; Brown y Bootsma, 1993)

El mismo considera al tiempo térmico como una función cuadrática de la temperatura máxima y una función lineal de la temperatura mínima. En este caso, la temperatura base se asume como 10,0 °C para la temperatura máxima y 4,4 °C para la temperatura mínima. El tiempo térmico o unidades térmicas de cultivo (**CHU**) se calculan mediante la ecuación 1, que resulta de promediar las ecuaciones 2 y 3.

$$\text{CHU} = 0.5 (\text{YM} + \text{Ym}) \quad (\text{ecuación 1})$$

$$\text{YM} = 3.33 (\text{T}_{\max} - 10) - 0.084 (\text{T}_{\max} - 10)^2 \quad (\text{ecuación 2})$$

$$\text{Ym} = 1.8 (\text{T}_{\min} - 4.4) \quad (\text{ecuación 3})$$

Para los cálculos se utilizaron los datos agrometeorológicos proporcionados por la Cátedra de Climatología de la Fac. de Cs. Agrarias de la Universidad Nacional de Lomas de Zamora, el Servicio Meteorológico Nacional de la República Argentina y el Instituto de Climatología del Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria ubicado en la localidad de Castelar (Provincia de Buenos Aires, Argentina).

Para comparar los modelos de tiempo térmico se aplicó el método de cálculo de las desviaciones estándar en días (S_d) que según Aspiazu y Shaw (1972) constituye la mejor forma de evaluar la eficiencia de las metodologías de suma térmica porque permite expresar la variabilidad en días y su cómputo es sencillo mediante la fórmula propuesta por Arnold en 1959 :

$$S_d = \frac{CV\% * xd}{100}$$

donde=

S_d = desviación típica expresada en días

CV%= coeficiente de variación

xd= promedio del número de días del subperíodo fenológico considerado.

3.2.3.2.2 Rendimiento potencial mínimo de grano (RPMG)

Se calculó multiplicando el PGE estimado para cada genotipo por el número de plantas a la cosecha. De esta manera se prescindió del número de espigas/planta (EP) que obliga a contar con pesadas precisas de los granos soportados por la espiga superior e inferior para no incurrir en errores de cálculo por exceso.

$$RPMG (Kg/ha) = PGE_{\text{espiga superior}} \times \text{No. de plantas/ha a la cosecha}$$

3.2.3.3 Análisis estadístico de los datos agronómicos

Los caracteres morfoagronómicos que permiten describir y evaluar a los genotipos desarrollados son de tipo cuantitativo y lógicamente presentan una expresión métrica que se conoce como valor fenotípico del individuo. Cuando se estudia una población o grupo de individuos de la misma clase interesa conocer sus propiedades genéticas y para ello es necesario analizar la variación de estos caracteres métricos (Ruiz De Galarreta Gómez, 1993).

Los datos de campo y de laboratorio se analizaron según el procedimiento clásico con asistencia del programa Statistix 8.1 para calcular los estadígrafos descriptivos de los genotipos (*promedio, desviación estándar, varianza y coeficiente de variación*) y luego se profundizó en el análisis de la interacción genotipo-ambiente (estabilidad y adaptabilidad) de los híbridos a distintos ambientes haciendo hincapié en caracteres fisiológicos de alto impacto como ciclo y rendimiento.

En sistemas genotipo-ambiente complejos, la interacción genotipo x ambiente (IGA), definida como cambios en el comportamiento relativo de los genotipos cuando son evaluados en ambientes diferentes, suele explicar una proporción de variación superior a aquella explicada por el efecto genotípico (Chapman *et al.*, 1977), lo que genera incertidumbre en la medida de la superioridad general de un cultivar (González y De La Vega, 2005).

Existe una gran cantidad de métodos para el análisis de la IGA que pueden reunirse en cuatro grupos: el análisis de los componentes de la varianza, análisis de la estabilidad o acercamiento paramétrico, análisis multivariado y métodos cualitativos. El análisis de la varianza (ANAVA) combinado a través de años y localidades es el método más utilizado para identificar la existencia de interacción genotipo-ambiente (IGA) a partir de ensayos multiambientales repetidos. El ANAVA permite evaluar la magnitud y significancia de los efectos genotípicos, ambientales y de interacción genotipo x ambiente (González y De La Vega, 2005). Si la varianza del componente de la interacción resulta significativa se puede aplicar uno o más de los métodos de medición de la estabilidad para identificar a los genotipos estables. Freeman (1972) puntualizó que una de las razones principales para evaluar genotipos en un amplio rango de ambientes es estimar su estabilidad.

Con el objeto de identificar la existencia de la IGA, la información correspondiente a caracteres morfofisiológicos de las líneas puras CIG fue analizada a través de un modelo convencional de análisis de la varianza de 2-vías combinado a través de los años de ensayo en la misma localidad. Este modelo incluye términos aditivos para los efectos principales de genotipos y ambientes (*localidad x años*) junto a un término no aditivo extra que considera el efecto de la interacción genotipo x ambiente (IGA). Se consideraron aleatorios a los factores localidades y genotipos mientras que repeticiones fue un factor fijo. La información provista por este modelo de ANAVA es restringida ya que sólo indica la existencia de alguna forma de IGA pero sin ahondar en su tipología.

La información recogida a campo para caracteres morfofisiológicos y de rendimiento de los híbridos HC en un experimento factorial (*12 híbridos x 4 localidades x 3 años*)

diseñado en bloques completamente aleatorizados fue procesada mediante el análisis de la varianza combinado a través de localidades y años. Para ello se utilizó un modelo multifactorial mixto con efectos fijos (*años y localidades*) y aleatorios (*genotipos*) que permitió determinar los efectos de los genotipos, localidades y años así como los efectos de las interacciones de primer y segundo orden. El modelo utilizado para describir la observación fenotípica Y_{ijk} sobre el híbrido i en la localidad j y el año k fue el siguiente=

$$Y_{ijk} = \mu + L_j + A_k + (LA)_{jk} + G_i + (GL)_{ij} + (GA)_{ik} + (GLA)_{ijk} + (R/E)_{nik} + \epsilon_{i(jk)}$$

donde:

μ = *media general*

L_j = *efecto fijo de la localidad j*

A_k = *efecto fijo del año k*

$(LA)_{jk}$ = *efecto fijo de la interacción entre la localidad j y el año k*

G_i = *efecto aleatorio del genotipo i*

$(GL)_{ij}$ = *efecto aleatorio de la interacción entre el genotipo i y la localidad j*

$(GA)_{ik}$ = *efecto aleatorio de la interacción entre el genotipo i y el año k*

$(GLA)_{ijk}$ = *efecto aleatorio de la interacción entre el genotipo i, la localidad j y el año k*

$\epsilon_{i(jk)}$ = *efecto aleatorio del residual del genotipo i en la combinación localidad-año jk*

La estimación de la mínima diferencia significativa (MDS) para la comparación múltiple de las medias fenotípicas de las líneas puras CIG e híbridos HC se realizó aplicando la prueba de Fisher ($\alpha=0.01$).

Desde el primer modelo de descomposición del valor fenotípico de un individuo propuesto por Johanssen (1903), otros sucesivamente más complejos, tratan de descomponer la varianza fenotípica poblacional en sus diversos componentes genéticos, ambientales e interacciones entre ambos. El cálculo de las esperanzas de cuadrados medios está descrito en gran número de textos de estadística (Snedecor, 1962). El método de ANAVA para estimar los componentes de la varianza consiste en equiparar los cuadrados medios a sus valores esperados y resolver el juego resultante de las ecuaciones simultáneas que se muestran en la Tabla 3.12 y 3.13 y que están basados en el modelo propuesto por Allard (1960) y posteriormente desarrollado por Comstock y Moll (1963), Compton (1968) y Hallauer y Miranda (1988) para determinar la interacción de los componentes de la varianza.

Tabla 3.12: Esperanza de cuadrados medios (CM) del ANAVA combinado a través de años aplicado a las líneas endogámicas CIG.

Componente de la varianza	CM	CM esperados
Años (A)(σ_a^2)	CM5	$\sigma^2 + r\sigma_{ga}^2 + g\sigma_{r(a)}^2 + rgl\sigma_a^2$
Rep en Ambientes($\sigma_{r(a)}^2$)	CM4	$\sigma^2 + g\sigma_{r(a)}^2$
Genotipos (G)(σ_g^2)	CM3	$\sigma^2 + r\sigma_{ga}^2 + rla\sigma_g^2$
G x A (σ_{ga}^2)	CM2	$\sigma^2 + r\sigma_{ga}^2$
Error (σ^2)	CM1	σ^2

Tabla 3.13: Esperanza de cuadrados medios (CM) del ANAVA combinado en años y localidades aplicado a los híbridos simples HC.

Componente de la varianza	CM	CM esperados
Años (A)(σ_a^2)	CM9	$\sigma^2 + r\sigma_{gla}^2 + g\sigma_{r(la)}^2 + rl\sigma_{ga}^2 + rg\sigma_{al}^2 + rgl\sigma_a^2$
Localidades (L)(σ_l^2)	CM8	$\sigma^2 + r\sigma_{gla}^2 + g\sigma_{r(la)}^2 + rl\sigma_{gl}^2 + rg\sigma_{al}^2 + rga\sigma_l^2$
A x L (σ_{al}^2)	CM7	$\sigma^2 + r\sigma_{gla}^2 + g\sigma_{r(la)}^2 + rg\sigma_{al}^2$
Rep en Ambientes($\sigma_{r(la)}^2$)	CM6	$\sigma^2 + g\sigma_{r(la)}^2$
Genotipos (G)(σ_g^2)	CM5	$\sigma^2 + r\sigma_{gla}^2 + rl\sigma_{ga}^2 + ra\sigma_{gl}^2 + rla\sigma_g^2$
G x L (σ_{gl}^2)	CM4	$\sigma^2 + r\sigma_{gla}^2 + ra\sigma_{gl}^2$
G x A (σ_{ga}^2)	CM3	$\sigma^2 + r\sigma_{gla}^2 + rl\sigma_{ga}^2$
G x L x A (σ_{gla}^2)	CM2	$\sigma^2 + r\sigma_{gla}^2$
Error (σ^2)	CM1	σ^2

En las Tablas anteriores, A, L, G y R representan el número de años, localidades, genotipos y repeticiones respectivamente. Los términos σ^2 y σ_g^2 son los componentes de la varianza del error y genotípica en ese mismo orden. Las combinaciones de los subíndices identifican a los componentes de la interacción. Por su parte, CM1 a CM9 se refieren a los valores observados para los distintos cuadrados medios.

Los términos estabilidad fenotípica, estabilidad del rendimiento y adaptación se utilizan frecuentemente en diferentes sentidos. De hecho, dependiendo del objetivo y del carácter considerado existen tres conceptos diferentes de estabilidad: estabilidad en sentido estático o biológico (Tipo 1), estabilidad en sentido dinámico o agronómico (Tipo 2) y estabilidad tipo 3. Los métodos de análisis paramétrico univariado citados a continuación posibilitaron evaluar la respuesta, estabilidad y/o adaptabilidad de los híbridos ensayados a partir de su ciclo a floración y rendimiento.

Coefficiente de variabilidad (CV_i) (Francis y Kannenberg, 1978)

Análisis de regresión lineal conjunta (b_i ; S^2_{di}) (Finlay y Wilkinson, 1963; Eberhart y Russell, 1966; Perkins y Jinks, 1968)

Coefficiente de determinación (r^2) (Pinthius, 1973)

Ecovalencia de Wricke (W_i) (Wricke, 1962)

El análisis de regresión conjunta permite analizar e interpretar la estructura no aditiva (interacción) de los datos de clasificación de doble-vía y por ello es utilizado en genética, mejora genética y otros estudios agronómicos con el objeto de evaluar la estabilidad de los genotipos o diferentes técnicas de manejo de cultivo (Crossa, 1990). En este tipo de análisis, la suma de cuadrados de la IGA se particiona en un componente debido a la regresión lineal (b_i) del n -ésimo genotipo sobre la media ambiental y una desviación no lineal a partir del modelo de regresión (d_{ij})=

$$Y_{ij} = \mu + G_i + E_j + (b_i E_j + d_{ij}) + e_{ij}$$

donde:

Y_{ij} = media observada del n -ésimo genotipo

μ = media general

G_i = efecto del genotipo

E_j = efecto del ambiente

b_i = coeficiente de regresión del n -ésimo genotipo sobre el ambiente

d_{ij} = desviación del n -ésimo genotipo en el j -ésimo ambiente

e_{ij} = media de los errores fortuitos asociados a la parcela, genotipo i y ambiente j

Este modelo utiliza las medias marginales de los ambientes como variables independientes en el análisis de regresión y restringe la interacción a una forma multiplicativa.

Para comparar estadísticamente los procedimientos de análisis de estabilidad mencionados, se aplicó el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (r_i), (Steel y Torrie, 1980). Dicho coeficiente se calculó con ayuda del programa estadístico Statistix 8.1 para Windows. La significancia del mismo fue determinada mediante la prueba de t de Student (Steel y Torrie, 1980).

Con la finalidad de estudiar la IGA también se utilizó un método multivariado como es el *Modelo de efectos aditivos e interacción multiplicativa (AMMI)* (Zobel *et al.*, 1988; Gauch, 1988; Gauch y Zobel, 1996; Yan *et al.*, 2000). Se aplicaron los modelos AMMI Biplot GGE-SREG y AMMI Biplot-GEE-GREG. Ambos integran el análisis de varianza y el análisis de componentes principales (PCA) según el siguiente modelo matemático:

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_g + \beta_a + \sum^n \lambda_n Y_{gn} \delta_a + \rho_{ga}$$

donde:

Y_{ga} = Rendimiento medio del genotipo i en un ambiente j

μ = Media general

α_g = Efecto de las desviaciones de las medias de los genotipos

β_a = Efecto de las desviaciones de las medias del ambiente

λ_n = Valor singular para el PCA

Y_{gn} = Valores de los vectores de los genotipos (PCA)

δ_a = Valores de los vectores para cada ambiente (PCA)

ρ_{ga} = Residual

n = Número de PCA retenidos en el modelo

Dado que la magnitud de los caracteres morfofisiológicos varía según los ambientes de evaluación, resulta adecuado determinar el nivel de estabilidad o comportamiento de los descriptores a utilizar (Eberhart y Russell, 1966). Un estimador de dicha estabilidad es la denominada repetibilidad (Goodman y Paterniani, 1969) o constancia (C) según Ron y Ordás (1987). La constancia se expresa como el cociente entre la varianza genética (σ_g^2) y la varianza ambiental (σ_E^2), calculadas a partir de las estimaciones de los componentes del análisis combinado de la varianza:

$$C = \sigma_g^2 / \sigma_E^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_{ga}^2 + \sigma^2) \text{ ecuación 1}$$

$$C = \sigma_g^2 / \sigma_E^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_l^2 + \sigma_a^2 + \sigma_{la}^2 + \sigma_{gl}^2 + \sigma_{ga}^2 + \sigma_{gla}^2 + \sigma^2) \text{ ecuación 2}$$

donde:

$\sigma^2 =$ *varianza del error*

$\sigma^2_g =$ *varianza genética debida a diferencias entre genotipos*

$\sigma^2_E =$ *varianza ambiental*

$\sigma^2_a =$ *varianza debida al efecto de año*

$\sigma^2_l =$ *varianza debida al efecto de la localidad*

$\sigma^2_{la} =$ *varianza debida a la interacción localidad x año*

$\sigma^2_{gl} =$ *varianza debida a la interacción genotipo x localidad*

$\sigma^2_{ga} =$ *varianza debida a la interacción genotipo x año*

$\sigma^2_{gla} =$ *varianza debida a la interacción genotipo x año x localidad*

n = número de plantas evaluadas; a = número de años; l = número de localidades

Un mayor valor de C implica menor interacción con el ambiente o mayor estabilidad. La razón de varianzas indicada en las ecuaciones 1 y 2 permitió determinar la estabilidad de los caracteres en las líneas puras CIG o los híbridos HC respectivamente.

Luego de determinar el valor de C para los descriptores que presentaron diferencias significativas entre genotipos (σ^2_g) a través del ANAVA combinado, se seleccionaron aquellos que interactúan poco con el ambiente para realizar el análisis de agrupamiento. Con esos datos multivariados se construyó una matriz de distancia entre genotipos. El agrupamiento se realizó utilizando el algoritmo encadenamiento completo (UPGMA, *Unweighted Pair Groups Method with Arithmetic Averages*). El nivel de semejanza entre los genotipos fue medido a través de la distancia Euclídea. Los resultados del agrupamiento jerárquico divisivo se visualizan a través de dendrogramas acompañados del coeficiente de correlación cofenética que mide la correlación entre las interdistancias en el dendrograma y las interdistancias en la matriz de distancia sobre la que se aplicó el procedimiento. Este tipo de análisis sólo debe tomarse como un método exploratorio (Winzer *et al.*, 2004) y se ejecutó utilizando el programa Infogen/P versión 2007p desarrollado por la Cátedra de Estadística y Biometría de la Universidad Nacional de Córdoba (Argentina).

3.2.4 *Evaluación química de los materiales*

Aún hoy, sólo los datos morfológicos son aceptados ampliamente para describir agronómicamente a nuevos genotipos de importancia económica con el objeto de su registro, inscripción y patentamiento (Smith & Smith, 1989b). Todo indica que ese tipo de información continúa siendo la de mayor popularidad como descriptores de las especies vegetales (Galovic *et al.*, 2006). Sin embargo, existe una necesidad creciente de contar con una descripción más precisa basada en información bioquímica y molecular recopilada en laboratorio. La estandarización de esas técnicas ya ha sido realizada por el

ISTA y la UPOV mediante las pruebas de distinción, uniformidad y estabilidad (*denominadas DUS por sus siglas en inglés*) que constituyen la base del sistema de protección de los derechos de los fitomejoradores (Artículo 7 de las Actas de 1961/1972 y 1978 y Artículo 12 del Acta de 1991 de la Convención de la UPOV).

A pesar que los descriptores morfológicos están influenciados por el ambiente con el cual interactúan resultan confiable debido al uso de repeticiones a través de años y localidades (Smith & Smith, 1989a). Sin embargo, el perfil genético único de los nuevos materiales desarrollados puede revelarse no sólo a través de la caracterización morfológica sino también combinando aspectos morfológicos, bioquímicos y/o moleculares que permitan su identificación y descripción (Galovic *et al.*, 2006) lo cual resultaría indudablemente mucho más adecuado y eficiente.

Los datos bioquímicos constituyen descriptores taxonómicos superiores debido a que no están significativamente afectados por el ambiente (Gottlieb, 1977; Smith & Smith, 1986, 1989b) y por lo tanto las descripciones tomadas en diferentes localidades y años pueden ser comparadas sin inconveniente si es que se utilizan técnicas analíticas debidamente estandarizadas. Los datos bioquímicos demostraron ser útiles para distinguir germoplasma elite (Smith & Smith, 1989b).

Aunque la mejora genética vegetal contribuyó a incrementar la obtención de elementos nutricionales y también a mejorar la eficiencia de su producción por unidad de superficie (Axtell, 1981), la búsqueda formal de mejorar la calidad nutricional es relativamente reciente atendiendo la demanda del mercado (Corcuera *et al.*, 2005). Con el objetivo de seleccionar parámetros de composición coherentes con la misma, en 1990 en el CIGen se inició un Programa de Mejora Genética por Calidad del grano orientado a desarrollar híbridos simples de maíz básicamente caracterizados por la calidad de su proteína y almidón.

Las técnicas indicadas a continuación fueron empleadas para determinar el contenido y calidad de los componentes químicos del grano en los nuevos materiales desarrollados. La determinación de contenido mediante NIR se realizó sobre granos cosechados en la localidad de Llavallol durante todo el periodo 2002/03 – 2004/05 y únicamente se emplearon granos cosechados en 2004/05 para el resto de los ensayos analíticos. En Llavallol se cultivaron simultáneamente las líneas parentales e híbridos simples derivados de ellas lo cual facilitó la comparación de la información correspondiente a progenies y progenitores. Se consideraron las recomendaciones del Comité Internacional de Biotecnología Alimentaria (IFBiC) de ILSI (International Life Sciences Institute) al tomar los

siguientes recaudos en la toma de las muestras que fueron sometidas a análisis composicionales y/o analíticos con el objeto de contar con datos armonizados y comparables:

- a. *Para evitar la influencia de polen foráneo sobre la composición química del grano, las muestras utilizadas provienen de cruza controladas: 1). espigas autofecundadas en el caso de las líneas parentales y 2). cruzamientos entre medios hermanos en los híbridos simples.*
- b. *Se repitieron los ensayos durante tres años en Llavallol para cada genotipo.*
- c. *Secado y acondicionamiento de la muestra antes de su almacenado.*
- d. *Los análisis químicos fueron realizados antes de los doce meses de cosechada cada muestra y utilizando métodos validados por la A.O.A.C.*

3.2.4.1 Espectroscopia de infrarrojo cercano por reflectancia (NIR)

Esta técnica constituye una metodología no destructiva y de bajo coste que permite determinar fácil y rápidamente el contenido total de los diferentes constituyentes químicos (proteína, almidón, aceite) y la densidad del grano entero. Las moléculas orgánicas poseen patrones específicos de absorción en la región del infrarrojo que son útiles para reportar la composición química de los materiales analizados (William y Norris, 2001). Se utilizó un espectrofotómetro marca Foss modelo *Infratec 1241 Grain Analyzer* para escanear dos muestras de 60 a 80 g de cada una de las líneas parentales CIG y los híbridos simples HC en el espectro de 400 a 2500 nm con incrementos cada 2 nm. El analizador estaba conectado mediante interfaz a una PC equipada con el programa NIRS2, versión 4.01 Infracsoft Internacional LLC que facilita la salida y presentación de los datos. Este instrumento permite obtener el espectro de infrarrojo cercano tanto a partir de la reflectancia (NIR) de una muestra de grano entero o la transmitancia (NIT) a través de la misma (Delwiche, 1995; Williams, 1979). Sin embargo, como indica Paulsen *et al.* (2003) se obtienen señales más fuertes en el modo NIR por lo cual se decidió utilizar el espectrofotómetro en el modo de reflectancia. Se promediaron los datos obtenidos para las dos muestras analizadas de cada línea parental o híbrido y la concentración de cada componente del grano (g kg^{-1} o %) fue expresada como la concentración sobre la base del peso seco. La técnica también puede aplicarse para evaluar la composición química de granos individuales (Bayé *et al.*, 2006; Jiang *et al.*, 2007).

3.2.4.2 *Estudios del almidón*

3.2.4.2.1 *Aislamiento, purificación y cuantificación del almidón por vía analítica*

Se tomaron 5 g de semilla de maíz y trituraron en un molinillo experimental. Las semillas partidas fueron desengrasadas mediante la técnica de Soxhlet (A.O.A.C., 2000). Se inhibió la actividad enzimática del material desengrasado a través de un remojo en solución acuosa de 0.005 M NaHSO₃ pH 6 con posterior filtración a través de muselina y separación del almidón por decantación. El sedimento (almidón) fue sometido a varios lavados con 0.1 N NaCl, 0.1 N NaCl + tolueno; 3 lavados consecutivos con mezclas 1:3, 2:3 y 3:1 de etanol 96: agua. Finalmente se lavó con etanol, se dejó secar y se pesó. Esta metodología propuesta por Corcuera *et al.* (2007a) permite obtener al final del procedimiento almidón altamente purificado.

El contenido de glucosa total (unidades de glucosa) se determinó por el método del fenol-sulfúrico (Dubois *et al.*, 1956) y se realizaron los siguientes cálculos

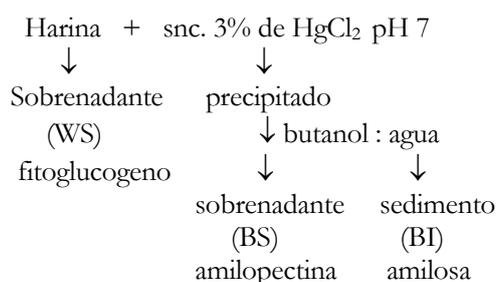
$$\text{Almidón \%} = (A \times F \times 1000 \times 1/1000 \times 100 / w \times 162 / 180)$$

A: absorbancia de la muestra contra absorbancia del blanco; **F:** 100 ug de glucosa/ absorbancia de 100 ug de glucosa; **1000:** factor de corrección de volumen; **1/ 1000:** conversión a miligramos; **100/w:** peso porcentual de la muestra; **162/ 180:** conversión de la forma libre de glucosa a su forma anhidro.

3.2.4.2.2 *Fraccionamiento molecular del almidón mediante el método de la solubilidad diferencial en butanol:agua*

El almidón fue fraccionado según el método descrito por Schoch y Maywald (1956) y luego modificado por Curá y Krisman (1990), Curá *et al.* (1993) y Corcuera *et al.* (2007). La modificación implica que 1 gramo de harina de granos secos y desengrasada se suspendió en 4 volúmenes de una solución al 3% de HgCl₂ pH 7 a 28°C y se agitó durante una hora (Curá y Krisman, 1990; Corcuera *et al.*, 2007). La suspensión resultante fue centrifugada a 5.000 x g durante 15 minutos. Se obtuvo una fracción sobrenadante soluble en agua (WS) que se separó del sedimento y éste se resuspendió en una mezcla 1:7 de 1-butanol: agua que luego fue autoclavada durante 3 hs a una atmósfera de presión y 110°C. Se dejó enfriar a temperatura ambiente y se centrifugó a 3.000 x g por 20 minutos y se obtuvieron dos fracciones= a). *sobrenadante denominado fracción soluble en butanol (BS) que contiene a la amilopectina* y b). *sedimento llamado fracción insoluble en butanol (BI) que incluye a la amilosa*. Se trataron ambas fracciones sobrenadantes con 3 volúmenes de etanol 96° para recuperar polisacáridos ramificados. Los polisacáridos precipitados y la fracción insoluble obtenida luego del tratamiento con 1-butanol fueron

lavados con etanol, acetona y éter sucesivamente, se secó y pesó para su posterior caracterización. Las fracciones fueron chequeadas mediante su reacción colorimétrica con el reactivo I₂: KI (2%:20%). Todas las fracciones fueron adicionalmente purificadas mediante cromatografía de filtración en gel utilizando Biogel P6 Amersham Biotech (100-200 mesh) en una columna de 10 cm x 0,8 cm de diámetro con buffer piridina-acetato 0.1M pH 5. Para estos estudios, 10 mg de cada muestra se solubilizaron con NaOH 0.1N y neutralizadas a pH 5 con HCl 0.1N y luego pasados a través de la columna. Se recuperaron fracciones de 1 ml, el contenido o concentración de amilosa y amilopectina de cada muestra fue controlado en presencia del reactivo de yodo (Krisman, 1962) y se determinó el λ_{\max} del complejo coloreado. Se calculó la relación "R" (*concentración de amilopectina/concentración de amilosa*) para cada almidón aislado ya que es determinante de las propiedades físico-químicas del mismo (Curá y Krisman, 1990, Salmoral *et al.*, 1993).



3.2.4.2.3 Caracterización de los polisacáridos mediante espectrofotometría u.v.

La metodología empleada se basa en el hecho que en presencia de una solución saturada del reactivo I₂: KI en CaCl₂ (Krisman, 1962) los glucopolisacáridos α 1,4 α 1,6 muestran valores de absorbancia (λ_{\max}) de alrededor de 380 a 700 nm. Si el valor de λ_{\max} es igual o superior a 575 nm indica presencia del glucopolisacárido lineal (amilosa) que da una coloración azul con el reactivo I₂: KI. Por otro lado, cuando los valores de λ_{\max} resultan iguales o inferiores a 575 nm señalan la existencia de amilopectina que se tiñe de púrpura o un color amarronado con el mismo reactivo. Ambos componentes del almidón tienen una respuesta lineal dentro del rango de concentración de 100- 400 ug. mL⁻¹. Para determinar los valores de absorbancia (λ_{\max}) de los dos componentes del homoglucopolisacárido almidón se utilizó un espectrofotómetro Shimadzu UV 240 Graphicord y Shimadzu Graphiprinter PR1 (Shimadzu Corp., Kyoto, Japón).

La estimación del largo de las cadenas externas de los α -D glucanos posibilita confirmar el estado del polímero a través de una metodología rápida y práctica, de tal forma que se puede calcular la relación (parámetro "A") entre el valor máximo de absorbancia hallado para el polisacárido y el valor máximo de absorbancia correspondiente al punto de inflexión del espectro del polímero (Tolmasky & Krisman, 1987). Las cadenas lineales externas de glucopolisacáridos (amilosa) usualmente presentan un valor elevado del parámetro "A" (alrededor de 2 a 4) mientras que valores más reducidos del mismo (aproximadamente 1 a 1,8) son típicos de las cadenas más cortas y ramificadas de la amilopectina.

3.2.4.3 Determinación de la calidad proteica mediante cromatografía líquida de alta resolución en fase reversa (RP-HPLC)

Se prefirió el modo de cromatografía líquida de alta resolución (HPLC) por ser el método más utilizado para la separación y determinación de aminoácidos libres. Mediante esta técnica se determinó el contenido de lisina en las líneas puras CIG e híbridos HC. La cromatografía en fase reversa consiste en un disolvente fundamentalmente polar como fase móvil y una cadena hidrocarbonada ligada como fase estacionaria. Algunas de las ventajas más sustanciales de esta alternativa son su gran reproducibilidad, tiempos de retención cortos, velocidad de muestreo alta, sistema cromatográfico simple y amplio campo de aplicación. Por todo ello, las aplicaciones son cada vez más numerosas. La selectividad se basa en las interacciones específicas entre el soluto y la fase móvil, ya sea de tipo polar, de formación de puentes de hidrógeno o mediante equilibrios secundarios provocados al variar la composición de la fase móvil (ácido-base, formación de complejos o pares iónicos, adición de complejos metal-ligando o reactivos quirales para separar los isómeros ópticos, etc.). Para facilitar la detección y cuantificación de los aminoácidos lisina y triptófano (*determinación*) se utilizó el equipo de derivatización precolumna de Waters y detector de fluorescencia. El método de AccQ.Tag se basa en un reactivo de derivatización desarrollado para el análisis de aminoácidos. El reactivo AccQ-Fluor de Waters (6-aminoquinolil.N.hidroxisuccinimidil carbamato o ACQ) permite la derivatización de grupos aminos. Este reactivo convierte los aminoácidos a derivados estables fluorescentes. En el caso de triptófano, la presencia de dos grupos fluorescentes en su molécula puede disminuir considerablemente su fluorescencia debido a un fenómeno conocido como "*quenching* interno" y por lo tanto se agregó en serie un detector UV-VIS para este aminoácido. Los resultados fueron expresados en

concentración de aminoácidos sobre proteína (mg aminoácido/100 mg proteína). La técnica analítica puede resumirse de la siguiente manera:

a. Hidrólisis y dilución

1. Para obtener el perfil de aminoácidos (lisina y triptófano) se hidrolizaron las proteínas del endosperma de cada genotipo. Para ello se partió de harina de endosperma molida hasta 100 mesh según el método A.O.A.C. Internacional (2003), se pesaron 50 mg de harina húmeda a los que se agregaron 8 ml de HCl 6N. La solución se colocó en un tubo de ensayo y burbujeó bajo nitrógeno para eliminar todo el aire existente y se cerró. Se reflujo durante 24 horas a 100°C.

2. Se llevó a temperatura ambiente, se ajustó a pH: 7.0 y enrasó a 50 ml. Cada muestra se conservó tapada y en oscuridad a 4°C hasta el momento de la separación cromatográfica. En este punto, las muestras fueron retiradas del refrigerador y filtradas a través de un filtro Millex LCR-13 de Millipore. A cada muestra se le adicionaron 10 ml del estándar interno AABA (snc. 2.5 mM ácido α -amino-butírico) y el buffer borato correspondiente. A continuación la muestra fue transferida a un matraz aforado de 250 ml y llevó a volumen con agua grado HPLC. Se filtró una alícuota de esta solución a través de una membrana ácido compatible de 0.45 μ m.

b. Derivatización

1. Se mezclaron 10 μ L del filtrado con 70 μ L del buffer AccQ-Tag y agregaron 20 μ L del reactivo AccQ-Fluor de derivatización. Se homogeneizó.

2. Se calefaccionó 10 minutos a 55°C.

c. Análisis

Sistema de HPLC: cromatógrafo líquido Shimadzu Prominence LGE-UV (Shimadzu Corp., Kyoto, Japón) compuesto por: bomba cuaternaria, desgasificador en línea, inyector automático, horno para columna, detector UV-VIS variable. Detector fluorimétrico gradiente cuaternario y detector de fluorescencia

Condiciones cromatográficas: columna Hypersil C18 de 200 mm. de largo por 2.1 mm de diámetro interno. El diámetro de partícula es de 5 micras y el diámetro de poro es de 12 nm. Relleno de sílice porosa con tratamiento con dimetil ODS. Gradiente ternario según el manual de AccQ.Tag. Flujo: 0.33 mL/min. Longitud de onda de excitación: 250 nm. Longitud de onda de emisión: 395 nm.

Temperatura de columna: 40°C

Volumen de inyección: 5 μ L

Reactivos: a. juego AccQ-Tag eluyente A, diluido según indicación de protocolo (Waters Corp., USA)

b. Acetonitrilo grado HPLC (J.T. Baker)

c. Agua grado HPLC obtenida por filtración con un sistema Milli-Q

d. El estándar interno ácido α -amino-butírico AABA es marca Sigma

e. Los solventes utilizados fueron filtrados diariamente a través de filtros Millipore GVWPO4700

Análisis de datos automatizado y simplificado: Software Millenium de Waters permite calcular y reportar individualmente la concentración de aminoácidos y proteínas totales.

3.2.4.4 Análisis de la calidad de ácidos grasos mediante cromatografía en fase gaseosa

Se determinó el perfil de ácidos grasos (AG) en granos de las líneas puras CIG e híbridos simples HC obtenidos mediante cruza controladas (*medios hermanos* o *half-sib mating*) para evitar el efecto de *xenia*. En cada espiga proveniente de estos cruzamientos controlados se tomaron 10 a 20 semillas de su tercio medio para ser desengrasadas mediante el método de Soxhlet descrito previamente en estudios del almidón (*ver apartado 3.2.4.2.1*). La grasa cruda (GC) obtenida de este modo se empleó como materia prima para el análisis de los ácidos grasos por vía de cromatografía de gases en fase reversa. Se realizó la metilación ácida con una mezcla metanol: sulfúrico para obtener los metil-ésteres de los ácidos grasos. Los extractos obtenidos se inyectaron en la columna cromatográfica para identificarlos según su tiempo de retención (palmítico=7.48, esteárico=10.99, oleico=11.55, linoleico=12.78, linolénico=14.78) en comparación a los estándares o muestras patrón (Sigma Chemical Co.). El cálculo fue realizado por triangulación. Se determinó la composición porcentual de ácidos grasos totales, saturados (palmítico y esteárico) e insaturados (oleico, linoleico y linolénico). La relación oleico/linoleico se calculó como el cociente entre los porcentajes de ambos ácidos grasos. Los análisis se realizaron con un cromatógrafo gaseoso Shimadzu GC-17A (Shimadzu Corp., Kyoto, Japón) provisto de detector FID y de software GC10 más una PC Intel Pentium e impresora. Se empleó una columna capilar EC-1000 Altech (30 m x 0.32 mm id x 0.25Mn), temperatura de 220°C, gas acarreador: Nitrógeno 20 ml/min., detector FID a 220°C, inyector a 250°C.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE LA EVALUACIÓN QUÍMICA



4.1 COMPOSICIÓN QUÍMICA Y CALIDAD DEL GRANO DE MAÍZ

La calidad del grano de maíz es un atributo que refleja la constitución química del mismo. La composición química puede variar en términos de contenido y/o calidad de los distintos constituyentes (*proteínas, almidón, aceite*), que finalmente determinan caracteres físicos como textura y dureza así como también el valor nutricional y las propiedades tecnológicas. La variabilidad observable en la constitución química del grano se debe a múltiples factores, algunos de los cuales, como el clima y el suelo son imponderables, mientras que otros como el genotipo utilizado, las técnicas de cultivo, el transporte y manejo poscosecha pueden ser reformados para mejorar o conservar los niveles de calidad del grano.

Los cereales en general, y el maíz en particular, son fuentes importantes de glúcidos aunque relativamente pobres en proteínas. Los granos de maíz contienen en su mayor parte hidratos de carbono (74%), y en menor proporción proteínas (9%), aceite comestible (3,4%) y 1% de fibra (Paliwal, 2001a). El endosperma contiene el 88% del almidón, 8% de proteína y 1% del aceite, mientras que en el embrión se encuentra el 8% del almidón, 33% del aceite y 18% de la proteína del grano (Inglett, 1970). A partir de ellos se obtienen gran cantidad de productos destinados a la alimentación humana y animal, la industria aceitera (Pons, 2003), así como para la industria farmacéutica, textil, de adhesivos, bebidas espirituosas, biopolímeros, etc. Estos constituyentes pueden ser alterados genéticamente mediante el empleo de métodos efectivos de mejora genética, siendo la selección recurrente uno de los más exitosos utilizados en los programas de mejora del maíz (Okporie y Oselebe, 2007). El valor del maíz aumenta considerablemente cuando es transformado en una enorme cantidad de ingredientes y productos útiles.

En general, la mejora genética por calidad del grano tuvo que afrontar inconvenientes tales como que el contenido proteico y de aceite se asocia negativamente con el

rendimiento de grano (Alexander, 1988; Lambert y Alexander, 1998; Bathia, 1975; Dudley *et al.*, 1977; Hiorth, 1985; Jugenheimer, 1976, 1981, 1985; Okporie y Oselebe, 2007; Rosulj, 2002). Sin embargo, otros investigadores consiguieron seleccionar nuevos genotipos con alta calidad de grano y rindes similares o superiores a los de los materiales de partida (Azcona *et al.*, 2001; Corcuera *et al.*, 2004; Cortamira, 2006; Eyherabide, 2006; Kauffmann y Dudley, 1979; Jugenheimer, 1961; Lambert, 1998, 2000; Lee *et al.*, 2001; Moraes y Vartorelli, 2006; Okporie y Obi, 2004; Thomison, 2002, 2003).

El maíz es la fuente energética por excelencia de las raciones dietarias de los animales. En 1995, el 55% del maíz cultivado en EE.UU. fue empleado como alimento de ganado (Engelke, 1997). Durante el período 1996/97-2000/01, en Argentina la producción nacional total promediaba los 15,5 millones de toneladas anuales. Apenas el 30% se destinaba al consumo interno durante ese periodo; sin embargo la cadena del maíz se encuentra en proceso de cambio con un fuerte incremento del consumo interno (Fraguio y Martínez Quijano, 2005). En Argentina, el maíz destinado a alimentación animal bajo la forma de balanceado, ensilaje de maíz, harinas de maíz, *gluten feed*, *gluten meal*, o como grano entero (partido o molido), representó del 81,6% al 89,2% de la producción nacional durante el período 1990/91-1999/00 (Depetris y Santini, 2006).

El maíz *waxy* es apto para alimentación de ganado bovino de leche y de cría debido a la alta digestibilidad de su almidón mientras que los maíces de alta calidad proteica presentan ventajas comparativas en nutrición de monogástricos. La utilización de estos tipos de maíz también permite obtener una mejora en la eficiencia alimentaria. El empleo de estos maíces especiales en nutrición humana permite prevenir e incluso solucionar problemas de desnutrición en poblaciones de riesgo (p. ej., lactantes y niños de hasta 6 años, madres en gestación, ancianos).

La utilización creciente de granos de maíces especiales, con valor agregado, se fundamenta en la mejora del valor económico que su empleo genera en toda la cadena de transformación. En Argentina, la comercialización de tipos de maíz de calidad diferenciada podría incentivarse mediante la implementación de un sistema oficial de premios basado en el pago de un sobreprecio por mayor contenido y/o calidad de los componentes que posibilitaría un mayor rédito a los productores agrícolas (Corcuera *et al.*, 2005a).

4.2 ANÁLISIS DE LA COMPOSICIÓN DEL GRANO ENTERO DE LAS LÍNEAS ENDOCRIADAS CIG E HÍBRIDOS HC MEDIANTE ESPECTROSCOPIA DE INFRARROJO CERCANO POR REFLECTANCIA

4.2.1 *Determinación del contenido de aceite*

Mientras que varios autores (Miller y Brimhall, 1951; Garwood *et al.*, 1970; Batista y Tosello, 1982) expresaron que el progenitor femenino tiene una influencia predominante sobre el contenido de aceite del grano, otros como Grami y Stefansson (1977) comunicaron que el carácter está solo parcialmente determinado por el progenitor femenino y también en parte por el genotipo de la semilla. Según Yermanos (1967), los genes para contenido de aceite en maíz, al igual que en girasol, son aditivos. Dudley *et al.* (1977) reportaron que la varianza genética aditiva parece ser el principal componente en el control de este carácter, aunque también hallaron evidencia de dominancia para bajo y alto contenido de aceite. En numerosos experimentos se observó el efecto de *xenia* (i.e., el efecto de los genes del polen sobre el desarrollo de las semillas) en la determinación del nivel de aceite del grano (Miller y Brimhall, 1951; Alexander y Lambert, 1968; Garwood *et al.*, 1970; Letchworth y Lambert, 1998).

El contenido de aceite del grano de maíz es un carácter muy plástico según Lofland *et al.* (1954). Hallauer (2004) señaló que desde 1940 se iniciaron Programas de mejora cuyo objetivo ha sido incrementar el contenido de aceite en el grano y remarcó que el desarrollo de maíces con elevado contenido de aceite se diferencia de otros indicadores de calidad del grano por lo siguiente: 1) *control poligénico del carácter*; 2) *no se identificaron genes mayores que mejoren el contenido o calidad del aceite*; 3) *el contenido de aceite depende principalmente del tamaño del germen más que de modificaciones del endosperma*; y 4) *se ha utilizado el efecto de xenia provocado por el polen para producir materiales con alto contenido de aceite* (HOC, por sus siglas en inglés). Dudley y Lambert (1992) indicaron que al menos 56 y 69 loci están involucrados en la transmisión del contenido de aceite. En cambio, Berke y Rocheford (1995) detectaron 31 loci para RFLP asociados al carácter, mientras que Mangolin *et al.* (2004) hallaron 13 QTLs distribuidos en ocho cromosomas.

Las Tablas 4.14 y 4.15 contienen información relativa al contenido de aceite de las líneas endogámicas CIG y sus híbridos HC respectivamente. Esta información fue obtenida durante tres años a partir de mediciones realizadas sobre granos enteros cosechados en la localidad de Llavallol (Provincia de Bs. As, Argentina) utilizando un equipo de infrarrojo cercano en el modo de transmitancia (NIR, ver apartado 3.2.4.1 pág. 108).

La media general del ensayo de las líneas CIG incluyendo a los testigos fue $5,4 \pm 0,6\%$ de aceite (*rango*= 4,2-6,4%), valor superior al 3,6% hallado por Chander *et al.* (2008) en 85 líneas endogámicas selectas a partir de los principales grupos heteróticos de germoplasma chino, o al contenido medio de aceite de 3,7 - 5,1% encontrado por Mittelman *et al.* (2003) en Brasil al evaluar *top-crosses* realizados entre 120 familias S₁. Los cinco testigos utilizados en el ensayo realizado en Llavallol durante tres años presentaron contenidos medios de aceite del 4,5% (CIG14) hasta 6,4% (CIG15).

Los resultados incluidos en la Tabla 4.14 permiten deducir que el 50% de las nuevas líneas CIG posee 5,7 – 6,2% de aceite con una media de 5,9%. Este grupo de líneas CIG de alto aceite sobrepasa en un 7% a la producción media de aceite determinada en el grupo de líneas utilizadas como testigo (5,5%) y los valores absolutos son superiores a los correspondientes a todos los testigos empleados excepto CIG15. Asimismo, si se considera por separado a las líneas CIG5, CIG18, CIG20 y CIG26, que representan el 14,3% de los genotipos desarrollados en este Programa, debe resaltarse que las mismas mostraron un contenido de aceite igual o superior al 6,0% sugerido por el U.S. Grain Council (1999) y Cortamira (2006a) como nivel mínimo para considerar a un genotipo como HOC. Al agrupar las nuevas líneas desarrolladas según su tipo de grano, y excluyendo a los testigos del ensayo, se determinó un contenido medio de aceite de 5,3% para los materiales *waxy*; 5,7% para las líneas de alta calidad proteica (CP) así como para la normal CIG33 y 5,2% para los genotipos de grano doble recesivo (DR). No se hallaron diferencias significativas entre medias grupales ($\pm t_{Student}$ para *waxy* vs. CP= 1,69 ns; *waxy* vs. DR= 0,34 ns y CP vs. DR= 1,61 ns).

El contenido medio de aceite determinado en granos F_{2:3} de los híbridos simples HC fue 5,6%, con un rango de variación de 4,7% a 6,1%. Los resultados de la Tabla 4.15 indican que el 66,7% de los nuevos híbridos expresó un contenido de aceite superior a 5,6% y de hasta 6,1%. Todos los híbridos, excepto HC1, HC2 y HC3 superaron el nivel de aceite expresado por el testigo ACA 2000 (5,3%). Se determinó un valor promedio de aceite del 5,3% en los híbridos HC tipo *waxy*, 5,6% para los híbridos HC tipo doble recesivo DR y 5,9% para los híbridos de alta calidad proteica CP, resultando en este caso superior al 4,3 – 5,0% hallado por Mendoza Elos *et al.* (2006) en variedades de alta calidad proteica liberadas por el CIMMYT. La prueba de t (*Student*) no detectó diferencias significativas entre los contenidos medios de aceite correspondientes a cada tipo de híbrido HC ($\pm t$ para *waxy* vs. CP= 0,89 ns; *waxy* vs. DR= 0,44 ns y CP vs. DR= 1,43 ns).

El aceite se encuentra mayoritariamente en el germen en un nivel comprendido entre 3,0-5,0% (Earle *et al.*, 1946). Los datos más recientes publicados por distintos autores, a pesar de mostrar algunas diferencias, encajan dentro del rango citado. Así por ejemplo, Dale (1997) informó que el grano de maíz contiene entre 3,0 - 3,5% de aceite, mientras que Paliwal (2001b) sostiene que el nivel de aceite fluctúa entre 4,0 - 5,0%. La Asociación de Refinadores de Maíz de los Estados Unidos reportó que el contenido medio de aceite es 4,3%, con un rango desde 3,1 a 5,7% (Corn Refiners Association, 2006a). Datos publicados por ILSI (*International Life Sciences Institute*) en Diciembre de 2005, ubican el rango mundial para el contenido de aceite del maíz entre 1,7 a 5,6% y el mismo organismo señala que la variación observada en Argentina para este carácter oscila desde 2,7 a 5,6% (Fuente: *ILSI Crop Composition Database version 2.0; www.cropcomposition.org*). La Asociación Maíz Argentino (MAIZAR) reportó un rango de 3,9 a 6,2% para contenido medio de aceite al analizar 48 híbridos comerciales muestreados en la Zona Maicera Tradicional (ZMT) y sudeste de la provincia de Buenos Aires (campaña 2004/05) con una media de 5,9% para los genotipos de grano duros y 4,9% para los de grano dentado (Fuente: *ILSI, Serie de Informes especiales vol. II, Oct. 2006, pág. 52*).

Considerando la información publicada por ILSI y MAIZAR y también la recomendación del U.S. Grain Council (1999) de considerar únicamente como maíz de alto aceite (HOC) a los genotipos con 6% o más del mismo, clasificamos a las nuevas líneas e híbridos simples con 5,6% - 5,9% de aceite como de contenido medio alto y aceptamos el criterio del U.S. Grain Council para todo genotipo con un nivel superior al citado. Por ende, el 35,7% de las nuevas líneas endogámicas y el 25% de los híbridos simples resultan de contenido medio alto de aceite mientras que el 14,8% de las líneas y el 41,7% de los nuevos híbridos pueden clasificarse como HOC por superar el nivel del 6%. Según Lambert y Alexander (1988) así como Panthee *et al.* (2005), los maíces HOC tienen 1,5 a 2 veces más aceite porque su germen es más grande y el endosperma posee menor volumen. En general, no es fácil alcanzar el nivel de aceite observado en los materiales CIG y HC sin que se aplique selección específica como en este Programa, cuyo objetivo principal es obtener maíces con alta calidad de almidón y proteína. El nivel de aceite de estos nuevos materiales es similar al reportado por Lambert y Alexander (1998) al cruzar híbridos de maíz con un polinizador de alto aceite (*top-cross*).

En Argentina, la empresa Renessen (resultante de un acuerdo entre Monsanto y Cargill) comercializó semilla de maíz de alto aceite bajo la denominación MAV durante 1999/2000 a 2007/2008 utilizando el sistema *Top-Cross* que consiste en sembrar una mezcla

conformada por un 90% de semilla de un híbrido androestéril y 10% de un polinizador de alto contenido de aceite para aprovechar el efecto de *xenia*. En años más secos, el bajo porcentaje de plantas polinizadoras comportaba un riesgo a la hora de asegurar una cosecha exitosa y algunos autores también observaron una significativa reducción del nivel de aceite cuando estos maíces eran fertilizados (Miguez y Windauer, 2004). El programa fue interrumpido durante la campaña 2007/08, aunque en Argentina llegaron a sembrarse hasta 70.000 has con estos maíces, con un volumen de 400.000 – 500.000 toneladas cosechadas cuyo destino principal fue la exportación a Chile, Malasia Colombia, Arabia Saudita y Ecuador. Actualmente no se comercializan maíces con alto contenido de aceite en nuestro país.

El nivel de aceite (6,0-6,1%) de los híbridos simples HC6, HC9, HC10, HC11 y HC12 sugiere que éstos tendrían ventajas comparativas en alimentación animal. Los maíces HOC revisten interés en la alimentación de aves (Adams *et al.*, 1994; Sell, 1997), cerdos y ganado lechero por su aporte calórico (Alexander, 1988) y mejor absorción de la materia seca del grano ensilado (Lacount *et al.*, 1995). El aceite de maíz tiene 2,5 veces más energía por unidad de peso que el almidón del endosperma (Coutiño-Estrada, 2008). El uso de este tipo de maíz para alimentar cerdos y ganado bovino evita la suplementación con aceite o proteínas de alto costo (Watson, 1988) y aumenta la eficacia del empleo de hormonas de crecimiento. Debido a que el maíz de alto aceite posee un germen de mayor tamaño con proteínas ricas en triptófano y lisina resulta muy valioso para alimentar ganado, presentando ventajas en la cría animal (Jugenheimer, 1958; Watson, 1988). Los maíces HOC revisten interés en alimentación humana debido a la calidad del aceite de esta especie (Paliwal, 2001b). Asimismo, Coutiño Estrada (2008) señala que los maíces con alto contenido de aceite son una buena alternativa para la industria debido a su elevado valor energético.

Tabla 4.14: Nivel medio de aceite de las líneas CIG ensayadas en tres ambientes.

LÍNEA	TIPO	2002/03-L3	2003/04-L4	2004/05-L5	MEDIA
CIG1	waxy	5,1	5,4	5,7	5,4 ± 0,5
CIG2	waxy	5,0	5,3	5,6	5,3 ± 0,3
CIG3	waxy	5,0	5,5	5,6	5,4 ± 0,3
CIG4	waxy	4,0	4,2	4,3	4,2 ± 0,2
CIG5	waxy	5,9	6,3	6,1	6,1 ± 0,2
CIG6	waxy	6,0	5,7	5,9	5,9 ± 0,2
CIG7	waxy	5,5	6,1	5,5	5,7 ± 0,3
CIG8	waxy	4,7	5,1	4,4	4,7 ± 0,4
CIG9	waxy	4,6	4,9	4,7	4,7 ± 0,2
CIG10	waxy	5,7	5,6	5,7	5,7 ± 0,1
CIG11	waxy	5,8	6,0	5,7	5,8 ± 0,2
CIG12	waxy	5,5	5,8	5,7	5,7 ± 0,2
CIG13	waxy	4,7	4,9	4,6	4,7 ± 0,2
CIG14*	waxy	4,3	4,6	4,7	4,5 ± 0,2
CIG15*	waxy	6,2	6,8	6,3	6,4 ± 0,3
CIG16	CP	5,5	6,1	5,7	5,8 ± 0,3
CIG17	CP	6,1	5,8	5,5	5,8 ± 0,3
CIG18	CP	6,4	6,0	6,3	6,2 ± 0,2
CIG19	CP	4,7	4,8	4,4	4,6 ± 0,2
CIG20	CP	5,9	6,5	6,1	6,2 ± 0,3
CIG21	CP	5,2	5,5	4,9	5,2 ± 0,3
CIG22*	CP	5,4	5,8	5,5	5,6 ± 0,2
CIG23	CP	5,8	6,1	5,5	5,8 ± 0,3
CIG24	CP	5,3	5,5	5,2	5,3 ± 0,2
CIG25*	CP	5,7	5,6	5,1	5,5 ± 0,3
CIG26	CP	6,3	6,1	5,9	6,1 ± 0,2
CIG27	DR	5,7	6,1	5,4	5,7 ± 0,4
CIG28	DR	5,4	5,3	5,5	5,4 ± 0,1
CIG29	DR	4,5	4,2	4,6	4,4 ± 0,2
CIG30	DR	5,7	5,7	5,2	5,5 ± 0,3
CIG31	DR	5,2	5,0	5,2	5,1 ± 0,1
CIG32*	Normal	5,1	5,6	5,2	5,3 ± 0,3
CIG33	Normal	5,5	6,1	5,6	5,7 ± 0,3

*= líneas utilizadas como testigos

Tabla 4.15: Contenido medio de aceite de los híbridos HC ensayados en tres ambientes.

HIBRIDO	TIPO	2002/03-L3	2003/04-L4	2004/05-L5	MEDIA
HC1	waxy	4,8	4,7	4,5	4,7 ± 0,2
HC2	DR	5,1	4,9	5,6	5,2 ± 0,4
HC3	DR	5,1	4,6	4,7	4,8 ± 0,3
HC4	DR	5,5	5,4	5,2	5,4 ± 0,2
HC5	CP	6,0	5,7	5,4	5,7 ± 0,3
HC6	CP	5,7	6,1	6,2	6,0 ± 0,3
HC7	DR	5,5	5,6	5,6	5,6 ± 0,1
HC8	DR	6,0	6,0	5,8	5,9 ± 0,1
HC9	CP	6,0	6,3	6,0	5,9 ± 0,4
HC10	DR	6,1	5,7	6,3	6,0 ± 0,3
HC11	DR	6,0	6,1	5,8	6,0 ± 0,2
HC12	waxy	6,1	6,0	5,9	6,0 ± 0,1
ACA 2000	Normal	5,3	5,0	5,5	5.3 ± 0,3

4.2.2 Determinación del nivel proteico

El grano de maíz es relativamente pobre en proteínas (8,0 al 11,0% del peso del grano entero), las que se encuentran mayoritariamente en el endosperma (FAO, 1993). El porcentaje de proteínas muestra gran variabilidad según la fuente consultada, lo cual se relaciona fundamentalmente con la variedad analizada, el ambiente de producción, así como las condiciones del muestreo y ubicación geográfica en que fue realizado. En 2005, ILSI Argentina señaló que el rango mundial para contenido de proteína observado en el maíz fluctúa entre 6,1 a 15,0% mientras que el análisis de granos enteros de 109 híbridos comerciales cultivados en las provincias de Buenos Aires y Córdoba (Argentina) arrojó un contenido proteico medio de 9,5% (rango= 6,9% - 11,8%) (citado por Martín de Portela, 2006), resultando esa información equivalente a la presentada por Corn Refiners Association (2006a). El valor promedio publicado por ILSI Argentina es coincidente con el reportado en 2002 a la base de datos *Argenfoods* por la Universidad Nacional de Luján (Provincia de Buenos Aires, Argentina), mientras que la Asociación Maíz Argentino (MAIZAR) informó un valor de 11,5% para materiales dentados y semidentados o de 11,9% para los tipos duros, vítreos o *Flint* al evaluar 48 híbridos comerciales en el norte y sudeste de la Provincia de Buenos Aires (Argentina) durante 2004/05 (Fuente: *ILSI, Serie de Informes especiales vol. II, Oct. 2006, pág. 52*).

En las Tablas 4.16 y 4.17 se resumen los valores de contenido proteico determinados mediante NIR en granos enteros de líneas endogámicas CIG e híbridos HC cosechados en Llavallol (Provincia de Bs. As, Argentina) durante tres años consecutivos.

La media general de las líneas CIG, incluyendo a los testigos, y a través de tres años de ensayos fue $11,6 \pm 0,6\%$ de proteína (*rango= 10,2-13,3%*). Si únicamente se consideran las 28 líneas desarrolladas, la media general tiene el mismo valor. Los cinco testigos utilizados en el ensayo presentaron una media para contenido proteico de $11,7 \pm 0,5\%$ con una variación desde 11,0% (CIG15) hasta 12,1% (CIG14).

Los resultados de la Tabla 4.16 ponen de relieve que, excepto las líneas CIG4, CIG10, CIG12 y CIG13, las restantes superaron el nivel del 11,0% considerado por FAO (1993) como valor máximo de proteína observado en variedades comunes de maíz. Las líneas CIG8 y CIG21 se destacan particularmente por su elevado contenido de proteína (12,9% y 13,3% respectivamente). Al agrupar las nuevas líneas desarrolladas según su tipo de grano y excluyendo a los testigos del ensayo, se determinó un contenido medio de proteína de 11,3% para los genotipos de grano doble recesivo (DR); 11,5% para los materiales *waxy* y también para la línea de grano normal CIG33, y 11,9% para las líneas de alta calidad proteica (CP). Al contrastar los promedios grupales mediante la prueba de *t* (*Student*) no se encontraron diferencias significativas para los contrastes *waxy* vs. CP ($\pm t= 1,25$ ns) y *waxy* vs. DR ($\pm t= 0,77$ ns), aunque se observó diferencia para CP vs. DR ($\pm t= 2,34$; $p: 0,05$).

El contenido medio de proteína hallado en granos $F_{2:3}$ de los híbridos simples HC fue $11,5 \pm 0,4\%$ con un rango de variación de 10,9% a 12,2%, superando el nivel proteico del híbrido ACA 2000 (10,7%) utilizado como testigo. Por su producción de proteína en grano a través de tres años de ensayos en Llavallol se destacan particularmente los híbridos HC6 (11,9%) y HC8 (12,2%). El contenido proteico medio de cada grupo de híbridos fue de 11,4% para los materiales HC tipo doble recesivo (DR) y 11,5% para los genotipos *waxy* y de alta calidad proteica (CP), por lo cual no se encontraron diferencias significativas entre los mismos ($\pm t$ para *waxy* vs. CP= 0,00 ns; *waxy* vs. DR= 0,56 ns y CP vs. DR= 0,29 ns).

A partir de los resultados de la Tabla 4.17 se deduce que el promedio de proteína determinado para el conjunto de híbridos HC superó en 20,6% al valor medio de 9,5% indicado por la Universidad Nacional de Luján e ILSI Argentina para materiales cultivados en la Argentina. Cuando se compara el nivel proteico medio hallado en los nuevos híbridos contra el 11,5% publicado por MAIZAR como contenido promedio para maíces con grano de textura blanda (dentados y semidentados), si bien no se encontró diferencia en valor absoluto, debe destacarse que el 50% de los híbridos simples HC posee un nivel superior a ese valor (Tabla 4.17).

El grado de modificación de la composición química que puede alcanzarse mediante mejora genética quedó ampliamente demostrado por el experimento clásico de selección divergente iniciado por Hopkins (1899) y conducido exitosamente durante 90 generaciones en la Estac. Exp. de Illinois (Dudley *et al.*, 1974; Dudley & Lambert, 1992; Dudley, 2007). Otros autores como Woodworth *et al.* (1952) ya habían comunicado parcialmente resultados significativos tanto en el sentido positivo (alta proteína) como negativo (baja proteína) de este experimento clásico señalado en textos especializados de mejoramiento. Uno de los resultados de este enorme trabajo fue determinar que aproximadamente 173 genes controlan el nivel de proteína en grano.

En reiteradas oportunidades, se sostuvo que bajo contenido proteico es dominante sobre alto, pero investigaciones más exactas llevaron a otras conclusiones. Genter *et al.* (1957) concluyeron en que un alto contenido proteico es de por sí al menos dominante en grado medio pero que la heterosis del híbrido reduce el porcentaje de proteína. East & Jones (1920) y Dudley *et al.* (1977) llegaron a conclusiones similares. Estudios electroforéticos de las proteínas del germen de maíz conducidos en granos F1 de híbridos recíprocos entre líneas de alto y bajo contenido proteico permitieron establecer que la cantidad de proteínas sintetizada es regulada por el genotipo materno (Magoja, 1978a, 1978b, 1980). Garwood & Lambert (1967), Dudley *et al.* (1977) y Dudley (2007) encontraron diferencias altamente significativas en el nivel proteico de híbridos recíprocos obtenidos mediante cruzamiento entre líneas de alto y bajo contenido de proteína y expresaron que el efecto de dosis génica, junto al efecto del citoplasma materno y el efecto atribuible al esporofito femenino, podrían explicar el fenómeno. Letchworth y Lambert (1998) también concluyeron que el genotipo de la planta y no el del polen es determinante del nivel proteico del grano.

Los estudios realizados en las líneas CIG permitieron observar que la autofecundación de los materiales de partida o fundacionales resulta en progenies con inferior, similar o superior contenido proteico. Este comportamiento puede explicarse a través del modelo genético para herencia del contenido proteico presentado por Corcuera y Naranjo (1995) según el cual el genotipo femenino condiciona fuertemente el contenido proteico de la semilla híbrida, confirmándose la existencia de efecto de dosis en la determinación del carácter. A través del proceso de selección de las nuevas líneas endogámicas CIG se eligieron repetidamente las progenies con mayor contenido proteico a través de los ciclos de autofecundación. Esto por ejemplo permitió obtener incrementos promedios del 1,89%, 2,07% y 0,63% de proteína bruta en la primera, segunda y tercera generación de endocria respectivamente (Corcuera y Naranjo, 1996).

Tabla 4.16: Nivel medio de proteína de las líneas CIG ensayadas en tres ambientes.

LÍNEA	TIPO	2002/03-L3	2003/04-L4	2004/05-L5	MEDIA
CIG1	waxy	13,1	11,4	10,7	11,7 ± 1,2
CIG2	waxy	12,6	11,3	10,7	11,5 ± 1,0
CIG3	waxy	12,5	11,1	11,3	11,6 ± 0,8
CIG4	waxy	10,0	11,7	10,3	10,7 ± 0,9
CIG5	waxy	12,8	11,8	11,1	11,9 ± 0,9
CIG6	waxy	12,6	11,8	10,7	11,7 ± 1,0
CIG7	waxy	12,0	11,1	11,0	11,4 ± 0,6
CIG8	waxy	14,1	13,4	11,1	12,9 ± 1,6
CIG9	waxy	12,1	13,7	10,7	12,2 ± 1,5
CIG10	waxy	11,7	10,4	9,8	10,6 ± 1,0
CIG11	waxy	11,2	14,5	10,6	12,1 ± 2,1
CIG12	waxy	11,8	9,7	10,7	10,7 ± 1,1
CIG13	waxy	11,0	10,2	9,3	10,2 ± 0,9
CIG14*	waxy	13,5	12,6	10,2	12,1 ± 1,7
CIG15*	waxy	11,7	11,2	10,2	11,0 ± 0,8
CIG16	CP	11,8	11,1	11,9	11,6 ± 0,4
CIG17	CP	12,3	11,4	10,9	11,5 ± 0,7
CIG18	CP	12,2	10,4	12,3	11,6 ± 1,1
CIG19	CP	12,7	12,0	11,2	12,0 ± 0,8
CIG20	CP	12,3	11,0	11,1	11,5 ± 0,7
CIG21	CP	14,1	13,5	12,4	13,3 ± 0,9
CIG22*	CP	12,4	11,9	11,3	11,9 ± 0,6
CIG23	CP	13,2	12,6	11,5	12,4 ± 0,9
CIG24	CP	10,9	11,1	11,4	11,1 ± 0,3
CIG25*	CP	12,9	12,4	10,8	12,0 ± 1,1
CIG26	CP	13,0	12,4	11,2	12,2 ± 0,9
CIG27	DR	11,8	10,6	11,4	11,3 ± 0,6
CIG28	DR	10,9	12,3	12,5	11,9 ± 0,9
CIG29	DR	10,8	11,6	10,5	11,0 ± 0,6
CIG30	DR	11,7	10,9	11,2	11,3 ± 0,4
CIG31	DR	12,1	11,4	10,3	11,3 ± 0,9
CIG32*	Normal	12,2	11,1	10,5	11,3 ± 0,9
CIG33	Normal	11,6	12,6	10,3	11,5 ± 1,2

*= líneas utilizadas como testigos

Tabla 4.17: Contenido medio de proteína de los híbridos HC ensayados en tres ambientes.

HIBRIDO	TIPO	2002/03-L3	2003/04-L4	2004/05-L5	MEDIA
HC1	waxy	12,3	11,6	10,4	11,4 ± 1,0
HC2	DR	12,0	11,4	10,7	11,4 ± 0,7
HC3	DR	12,8	11,4	10,6	11,6 ± 1,1
HC4	DR	12,3	11,1	10,7	11,4 ± 0,8
HC5	CP	10,1	11,0	11,6	10,9 ± 0,8
HC6	CP	12,9	11,3	11,5	11,9 ± 0,9
HC7	DR	12,4	11,9	11,1	11,8 ± 0,7
HC8	DR	13,1	12,4	11,0	12,2 ± 1,1
HC9	CP	12,8	11,7	10,2	11,6 ± 1,3
HC10	DR	11,5	10,9	10,3	10,9 ± 0,6
HC11	DR	12,5	11,5	10,3	11,4 ± 1,1
HC12	waxy	12,3	11,0	11,6	11,6 ± 0,7
ACA 2000	Normal	11,6	10,5	10,1	10,7 ± 0,8

4.2.3 Determinación del nivel de carbohidratos

La planta de maíz es una fábrica muy eficiente en la conversión de grandes cantidades de energía radiante en energía química estable que es almacenada bajo la forma de celulosa, aceite y almidón en la planta y en el grano. El almidón es el carbohidrato de reserva por excelencia en el reino vegetal, pero sólo se utilizan unas pocas especies para producirlo comercialmente y entre ellas, el maíz es la mayor fuente en todo el mundo, hasta tal punto que en EE.UU. el 95% del almidón comercializado proviene de esta especie (White, 2000; Corn Refiners Association, 2006b). Las células del endosperma sintetizan almidón de reserva desde el estadio R₂ (escala de Hanway), que al cabo de 30-35 días luego de la polinización representa el 55 – 60% del peso del grano y se mantiene constante hasta la cosecha (White, 2000). Según el Ing. Daniel Franco de la Dirección Nacional de Alimentos de la SAGPyA (comunicación personal, 2007) el contenido medio de almidón en maíces argentinos es del 71,3% (rango= 64,0 – 78%), muy cercano al 72 – 73% informado por FAO (1993). Por su parte, Borrás *et al.* (2002) reportaron un rango de almidón de 65 a 70% para híbridos de maíz cultivados en Argentina.

La calibración del espectrofotómetro NIR permitió determinar el contenido de carbohidratos presentes en el grano pero no la cantidad de almidón que puede recuperarse del mismo en el proceso de molienda húmeda (almidón extraíble) (Paulsen *et al.*, 2003). El almidón junto a otros polisacáridos (fibra dietética) son los componentes principales de los carbohidratos (Watson, 1987), los cuales representan del 50 al 70% de la materia seca del maíz.

El contenido medio de hidratos de carbono de las nuevas líneas CIG fue $70,4 \pm 1,2\%$ (*rango= 68,0-72,9%*) mientras que el promedio hallado en los materiales empleados como testigos fue de $69,9 \pm 0,9\%$ (*rango= 69,0-71,3%*) (ver Tabla 4.18).

El contenido medio de carbohidratos detectado en granos $F_{2:3}$ de híbridos simples HC fue $70,4 \pm 0,6\%$ con un rango de variación de 69,0% a 71,5% y no difiere del valor presentado por el híbrido ACA 2000 (70,9%) utilizado como testigo. El híbrido HC2 se destaca por su producción de hidratos de carbono (71,5%). El contenido medio de hidratos de carbono según tipo de grano fue de 70,7% para los materiales HC tipo *waxy*; 70,6% en los genotipos de alta calidad proteica (CP) y 70,2% para los dobles recesivos (DR). No se detectaron diferencias significativas entre los distintos grupos de maíz evaluados ($\pm t_{Student}$ para *waxy* vs. CP= 0,25 ns; *waxy* vs. DR= 1,12 ns y CP vs. DR= 1,14 ns). Los contenidos de hidratos de carbono de las líneas CIG e híbridos simples HC están comprendidos dentro del rango de 58%–72% reportado por Paulsen *et al.* (2003) como valor de referencia para variedades de maíz aunque resultaron ligeramente inferiores al hallado en veintinueve híbridos de maíz ceroso o *waxy* de EE.UU que en conjunto promediaron 73,9% (*rango= 71,2-75,2%*). El contenido de carbohidratos hallado en los materiales estudiados también se ubica dentro del rango de 67,8-73,4% reportado por Hourquescos *et al.* (1999) para maíces híbridos argentinos evaluados en un ensayo multiambiental, aunque estos autores hacen referencia a almidón en lugar de azúcares o hidratos de carbono. Consecuentemente, las cruza simples HC que producen granos de textura blanda (*waxy* o *dobles recesivos wxo2*) se adaptarían favorablemente por esta característica al proceso de molienda húmeda y en principio no presentarían mayores diferencias en cuanto a rendimiento de almidón durante el procesamiento industrial.

Tabla 4.18: *Contenido medio de carbohidratos de las líneas CIG ensayadas en tres ambientes.*

LÍNEA	TIPO	2002/03-L3	2003/04-L4	2004/05-L5	MEDIA
CIG1	waxy	68,20	69,4	69,6	69,1 ± 0,8
CIG2	waxy	71,60	72,3	73,0	72,3 ± 0,7
CIG3	waxy	68,80	70,4	69,9	69,7 ± 0,8
CIG4	waxy	70,90	71,8	72,6	71,8 ± 0,8
CIG5	waxy	69,20	68,8	70,1	69,4 ± 0,7
CIG6	waxy	70,30	71,1	70,8	70,7 ± 0,4
CIG7	waxy	71,40	70,9	70,1	70,8 ± 0,7
CIG8	waxy	72,60	71,7	74,3	72,9 ± 1,3
CIG9	waxy	70,10	69,9	71,6	70,5 ± 0,9
CIG10	waxy	70,50	71,4	72,0	71,3 ± 0,7
CIG11	waxy	70,70	66,9	73,1	70,2 ± 3,1
CIG12	waxy	70,70	71,6	72,6	71,6 ± 0,9
CIG13	waxy	70,10	71,8	72,3	71,4 ± 1,1
CIG14*	waxy	71,20	70,3	72,5	71,3 ± 1,1
CIG15*	waxy	69,30	69,7	68,7	69,2 ± 0,5
CIG16	CP	70,30	70,8	70,1	70,4 ± 0,4
CIG17	CP	69,50	69,8	71,1	70,1 ± 0,8
CIG18	CP	67,70	68,6	68,2	68,2 ± 0,4
CIG19	CP	71,30	70,4	71,1	70,9 ± 0,5
CIG20	CP	70,20	69,3	68,9	69,5 ± 0,7
CIG21	CP	68,40	69,8	68,6	68,9 ± 0,8
CIG22*	CP	67,50	69,6	69,8	69,0 ± 1,3
CIG23	CP	68,30	69,1	68,7	68,7 ± 0,4
CIG24	CP	70,50	70,3	70,3	70,4 ± 0,1
CIG25*	CP	70,10	69,2	70,9	70,1 ± 0,8
CIG26	CP	70,50	69,8	71,2	70,5 ± 0,7
CIG27	DR	69,20	70,7	69,4	69,8 ± 0,8
CIG28	DR	69,70	69,3	70,2	69,7 ± 0,5
CIG29	DR	71,70	70,4	70,8	71,0 ± 0,7
CIG30	DR	71,10	71,0	72,2	71,4 ± 0,7
CIG31	DR	68,90	70,2	71,3	70,1 ± 1,2
CIG32*	Normal	69,90	70,5	69,9	70,1 ± 0,3
CIG33	Normal	67,70	67,9	68,4	68,0 ± 0,4

*=líneas utilizadas como testigos

Tabla 4.19: Contenido medio de carbohidratos de los híbridos HC ensayados en tres ambientes.

HIBRIDO	TIPO	2002/03-L3	2003/04-L4	2004/05-L5	MEDIA
HC1	waxy	71,2	71,0	71,0	71,0 ± 0,1
HC2	DR	71,2	71,2	71,7	71,5 ± 0,3
HC3	DR	69,9	69,5	70,5	70,0 ± 0,5
HC4	DR	70,8	70,0	70,4	70,2 ± 0,4
HC5	CP	71,4	71,2	70,8	71,0 ± 0,3
HC6	CP	70,8	70,8	70,2	70,5 ± 0,3
HC7	DR	70,1	70,5	71,2	70,9 ± 0,6
HC8	DR	69,8	69,4	71,0	70,2 ± 0,8
HC9	CP	69,9	70,1	70,7	70,4 ± 0,4
HC10	DR	69,0	69,2	68,8	69,0 ± 0,2
HC11	DR	70,2	69,4	70,5	70,0 ± 0,6
HC12	waxy	70,2	70,0	70,6	70,3 ± 0,3
ACA 2000	Normal	70,7	71,3	70,5	70,9 ± 0,4

4.3 ANÁLISIS DE LA INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE DE LOS COMPONENTES QUÍMICOS DEL GRANO

Los resultados del ANOVA combinado en años con datos recopilados en Llavallol para los componentes químicos del grano de las líneas CIG e híbridos HC se muestran en la Tabla 4.20. Se establecieron las mínimas diferencias significativas (MDS) entre las medias genotípicas y ambientales a través de la prueba de Fisher al nivel del 0,01% de probabilidad. En relación con el contenido de aceite, el procesamiento de los datos de campo permite llegar a conclusiones similares a las publicadas por Chander *et al.* (2008) en el sentido de que se detectaron diferencias significativas entre líneas ($F_{32-98} = 218,8$; $p \leq 0,01$), años ($F_{2-98} = 196,9$; $p \leq 0,01$) y se halló una significativa interacción línea x ambiente ($F_{64-98} = 13,1$; $p \leq 0,01$). También se observaron diferencias significativas para contenido de proteína entre líneas ($F_{32-98} = 153,3$; $p \leq 0,01$; $MDS\ Fisher_{0,01} = 0,196$), años ($F_{2-98} = 2045,5$; $p \leq 0,01$; $MDS\ Fisher_{0,01} = 0,059$) y se halló una significativa interacción línea x ambiente ($F_{64-98} = 65,5$; $p \leq 0,01$) para este carácter tal como señalaron Berke y Rocheford (1995). En cuanto al contenido de carbohidratos, las líneas mostraron diferencias significativas entre sí ($F_{32-98} = 165,1$; $p \leq 0,01$; $MDS\ Fisher_{0,01} = 0,318$) pero también la variación interanual resultó significativa ($F_{2-98} = 291,2$; $p \leq 0,01$; $MDS\ Fisher_{0,01} = 0,096$) así como la interacción línea x ambiente ($F_{64-98} = 34,6$; $p \leq 0,01$) coincidiendo con Mason y D' Croz Mason (2002).

De forma similar, los híbridos HC mostraron diferencias significativas ($p \leq 0,01$) entre sí para contenido de aceite, proteína y carbohidratos ($F_{12-38} = 1695,3$ y $MDS = 0,045$; $F_{12-38} = 6,3$ y $MDS = 0,680$; $F_{12-38} = 352,1$ y $MDS = 0,127$, respectivamente). Se detectaron diferencias altamente significativas entre años para aceite, proteína y carbohidratos en

estos genotipos HC ($F_{2-38} = 42,4$ y $MDS = 0,022$; $F_{2-38} = 48,2$ y $MDS = 0,327$; $F_{2-38} = 106,1$ y $MDS = 0,061$ respectivamente; $p \leq 0,01$) y también la interacción línea x ambiente para los mismos caracteres resultó significativa ($F_{24-38} = 115,3$; $F_{24-38} = 4,1$ y $F_{24-38} = 60,0$; $p \leq 0,01$) como señalan Mason y D’Croz Mason (2002), Lou *et al.* (2005) y Medici *et al.* (2009).

Tabla 4.20: Resultados del análisis de la varianza combinado en años para los componentes químicos del grano de las líneas endogámicas CIG e híbridos simples HC ensayados en Llavallol (Prov. Bs. As., Argentina).

		CUADRADO MEDIO		
F.V.		ACEITE%	PROTEÍNA%	ALMIDÓN%
CIG	Línea	2,11 **	2,56 **	7,24 **
	Año	1,90 **	34,10 **	12,77 **
	Rep	0,01 ns	0,001 ns	0,003 ns
	Línea x Año	0,13 **	1,09 **	1,52 **
HC	Híbrido	1,42 **	1,19 **	2,31 **
	Año	0,04 **	9,12 **	0,70 **
	Rep	0,003 ns	0,19 ns	0,0001 ns
	Híbrido x Año	0,10 **	0,78 **	0,39 **

ns= no significativo; **= significativo al 0,01%.

La significativa variación hallada entre genotipos (*líneas* o *híbridos*) puede atribuirse a causas genéticas debido a que el fondo genético de los maíces evaluados impacta de forma diferente sobre los atributos de calidad del grano (Martínez *et al.*, 1996; Mendoza Elos *et al.*, 2006; Saleem *et al.*, 2008). En numerosas oportunidades distintos autores reportaron acerca de la variabilidad genética existente para contenido de proteína (Spanner *et al.*, 1992; Dudley, 2007), aceite (Dudley *et al.*, 1974; Dudley, 2007) y carbohidratos totales (Mazur, 2007).

Las estimaciones individuales de la varianza para contenido de aceite tanto en líneas CIG como en híbridos simples HC indicaron que el efecto principal debido al genotipo (σ^2_g) fue el responsable de la mayor proporción de la variación total (77,3% y 80,3%, respectivamente). Contrariamente, con relación al contenido proteico del grano, el componente ambiental y también la interacción genotipo-año representaron el mayor porcentaje de la variación total (38,5% y 40,8% para líneas CIG o 36,7% y 33,8% para híbridos HC respectivamente), lo que resalta que la situación particular de cada año se tradujo en una combinación única para cada combinación genotipo x año capaz de provocar una respuesta diferente de los individuos a lo largo del periodo evaluado. En cuanto al nivel de carbohidratos, la variación debida al genotipo, en líneas e híbridos,

explicó la porción más importante de la variación observada (50,0% y 60,4% por orden respectivo). Estos resultados así como las medias ambientales incluidas en la Tabla 4.21 ponen en evidencia: a) la composición química del grano es influenciada por las condiciones ambientales (Cloninger *et al.*, 1975; Earle, 1977; Hiorth G., 1985; Bullock *et al.*, 1989; Kniep y Mason, 1991; Sabata y Mason, 1992; Tsai *et al.*, 1992; Ahmadi *et al.*, 1993; Borrás *et al.*, 2002; Paulsen *et al.*, 2003; Corcuera *et al.*, 2005; Miao *et al.*, 2006; Chander *et al.*, 2008) y b) el nivel de proteína del grano es más sensible al efecto ambiental que el aceite o carbohidratos (Genter *et al.*, 1956; Dudley *et al.*, 1977; Berke y Rocheford, 1995; Jellum y Marion, 1966; Mason y D`Croz-Mason, 2002).

Tabla 4.21: Comparación de las medias ambientales estimadas para los componentes químicos del grano de los materiales genéticos ensayados en Llavallol (Prov.Bs. As., Argentina) mediante la prueba de $t_{Student}$.

		AMBIENTES		
		2002/03-L3	2003/04-L4	2004/05-L5
ACEITE	<i>líneas CIG</i>	5,4 a	5,6 a	5,4 a
	<i>híbridos HC</i>	5,6 a	5,5 a	5,6 a
CARBOHIDRATOS	<i>líneas CIG</i>	69,9 a	70,3 ab	70,7 b
	<i>híbridos HC</i>	70,4 a	70,3 a	70,6 a
PROTEÍNA	<i>líneas CIG</i>	12,2 a	11,7 b	10,9 c
	<i>híbridos HC</i>	12,2 a	11,4 b	10,8 b

La razón entre la varianza debida a las líneas (σ_g^2) y la varianza ambiental ($\sigma_a^2 + \sigma_{ga}^2 + \sigma^2$) permitió estimar el valor de constancia (C) para contenido de aceite, proteína y carbohidratos. Según Goodman y Bird (1977), un valor de constancia igual o superior a 3,00 se considera elevado y sugiere alta heredabilidad, por lo que los resultados de la Tabla 4.22 sugieren que el nivel de aceite está poco influenciado por el ambiente y consecuentemente al ser un carácter estable puede utilizarse para clasificar o agrupar a los genotipos mediante cualquier método de análisis usualmente aplicado.

Tabla 4.22: Valor de constancia (C) de los componentes químicos del grano de las líneas CIG e híbridos simples HC cosechados en Llavallol entre 2002/03 a 2004/05.

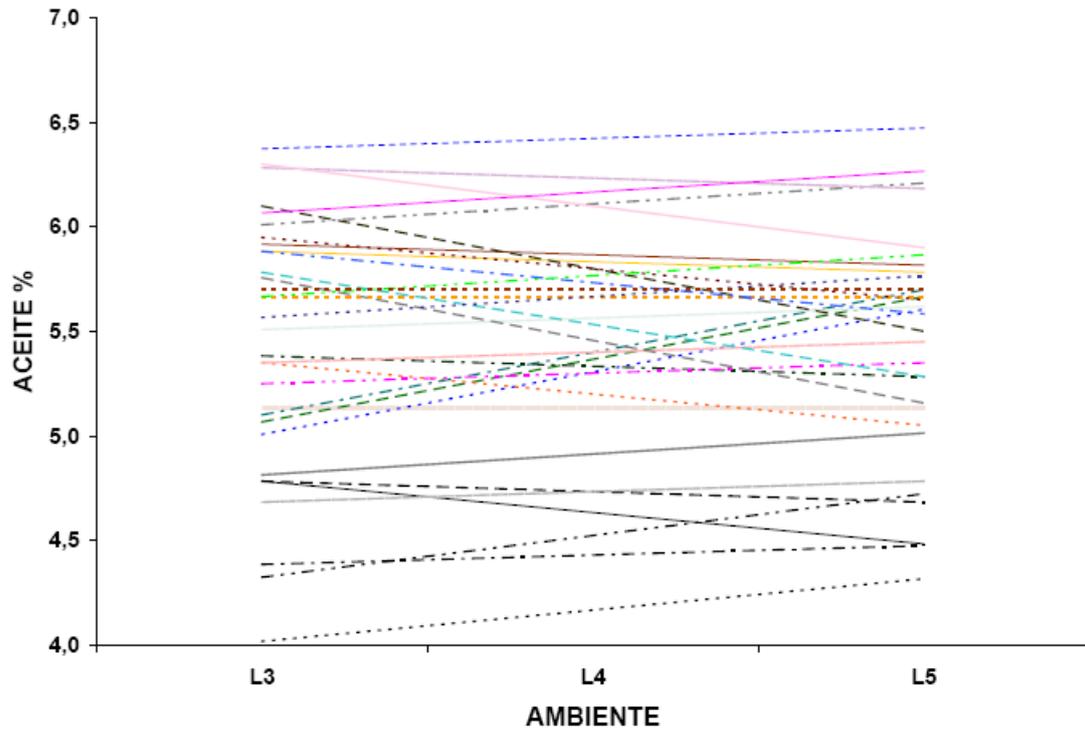
	C		
	Aceite %	Proteína %	Almidón %
Líneas CIG	3,40	0,24	1,00
Híbridos HC	4,07	0,08	1,51

En un sistema genotipo-ambiente complejo como el presentado, el análisis de regresión no es enteramente satisfactorio para describir en detalle el efecto ambiental sobre la respuesta de los genotipos expresada mediante el contenido de aceite, proteína y almidón de sus granos. Sin embargo, la aproximación gráfica por regresión permite observar el reordenamiento de las líneas e híbridos en el rango ambiental analizado (Llavallol, 2002/03 a 2004/05) y su nivel de dependencia con el ambiente a través de la pendiente que caracteriza la respuesta específica de cada uno de ellos (Figuras 4.35 a 4.37).

La estructura genética de la población influye sobre el tamaño de la interacción genotipo-ambiente (IGA). La cruce de dos líneas homocigotas diferentes produce una población uniforme de plantas híbridas heterocigóticas que son menos sensibles a la influencia ambiental que sus progenitores (Lewontin, 1957). Al observar los resultados incluidos en la Tabla 4.20 se pone de manifiesto que los cuadrados medios de las líneas CIG y su interacción con el ambiente resultaron mayores que los correspondientes a híbridos simples HC y su interacción con años para aceite, proteína y almidón. Este hecho, reportado por Rowe y Andrew (1964) así como por Eberhart *et al.* (1964) sugiere que la menor estabilidad observada en las líneas es consecuencia del efecto que produce la endocria en un cultivo que es naturalmente alógamo (Becker y León, 1988).

Figura 4.35: Respuesta del rendimiento de aceite (concentración % sobre peso seco del grano) de los materiales genéticos ensayados en tres ambientes.

a. Líneas CIG



b. Híbridos simples HC

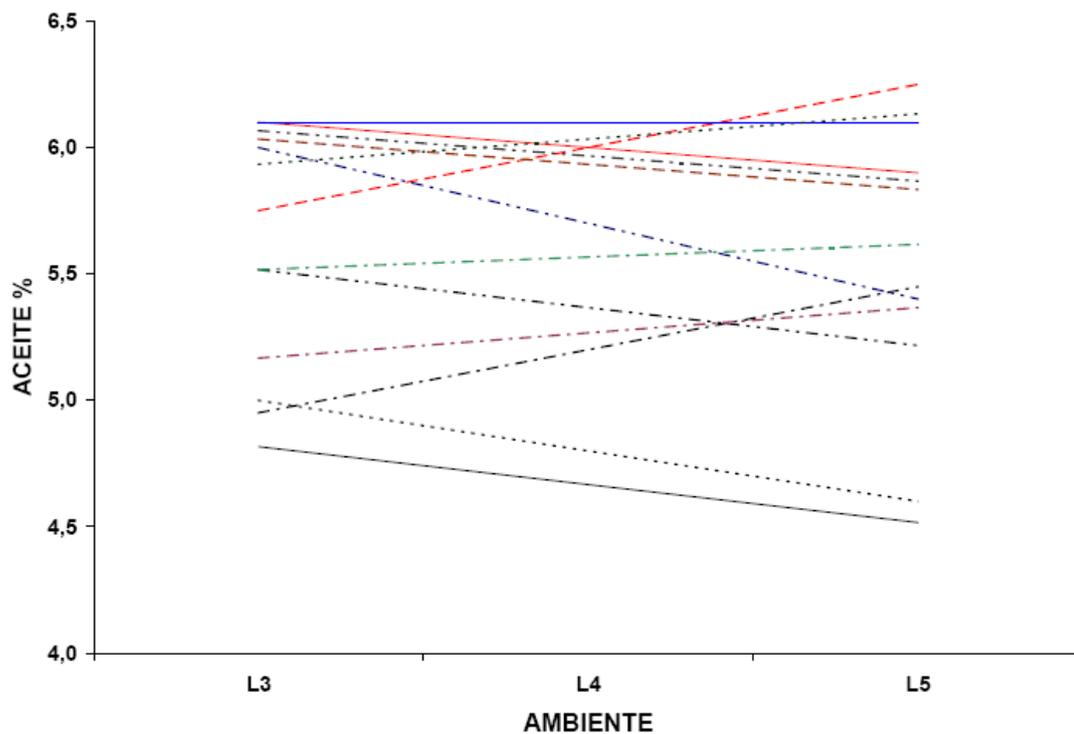
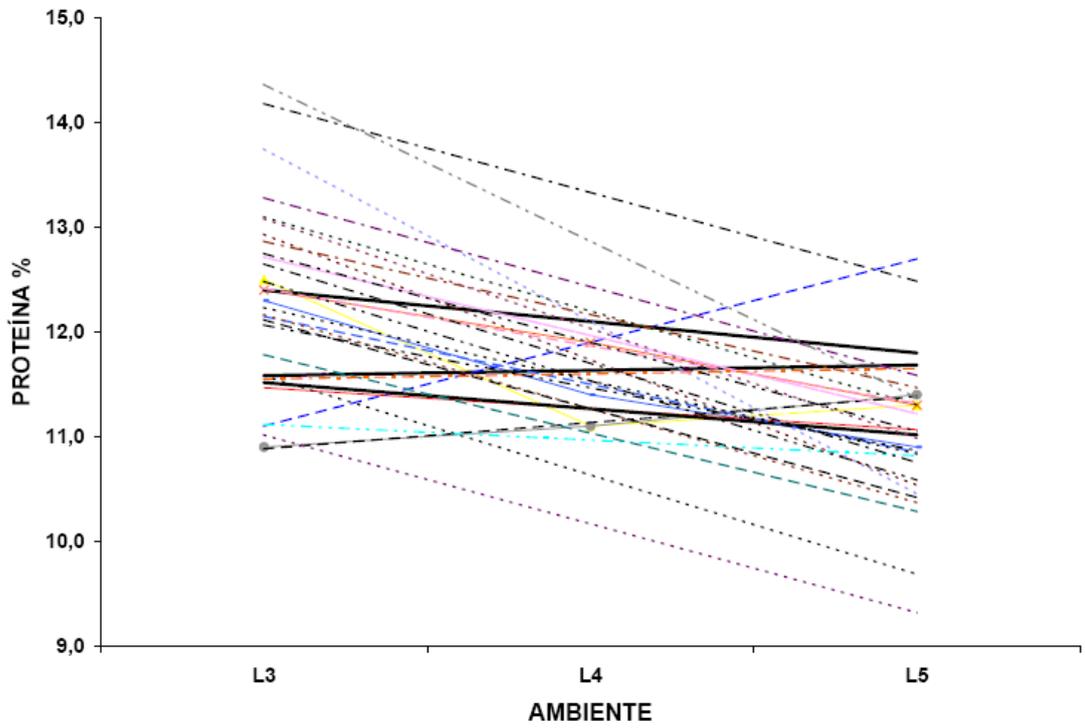


Figura 4.36: Respuesta del rendimiento de proteína (concentración % sobre peso seco del grano) de los materiales genéticos ensayados en tres ambientes.

a. Líneas CIG



b. Híbridos simples HC

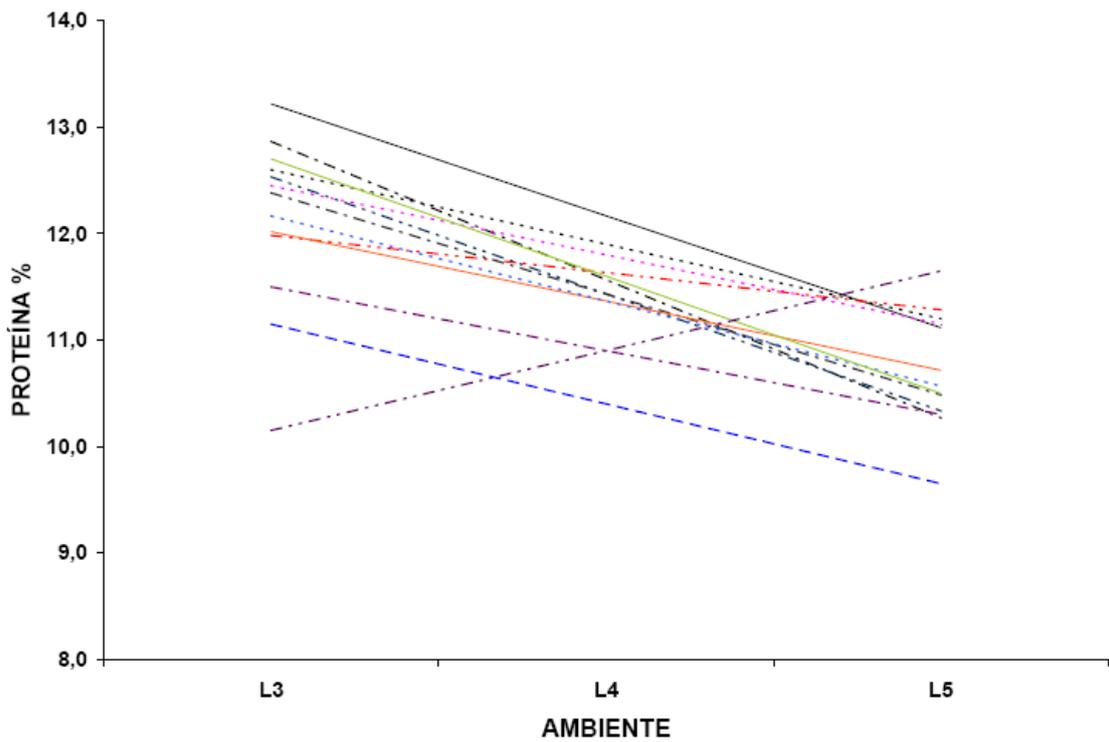
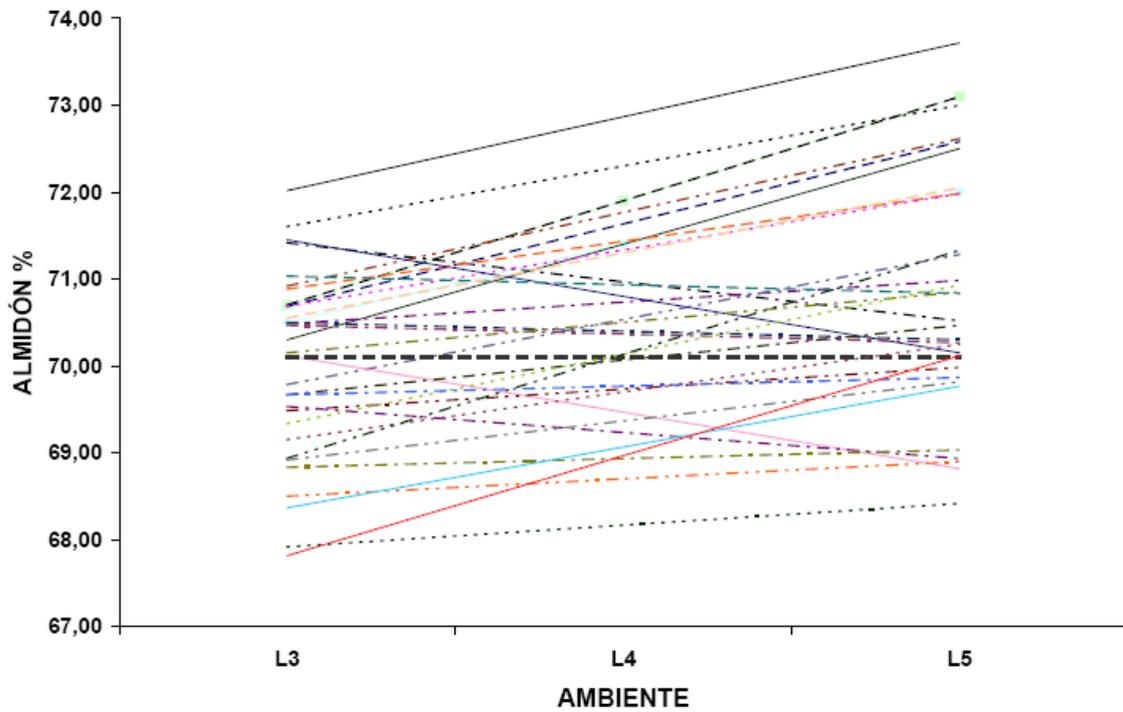
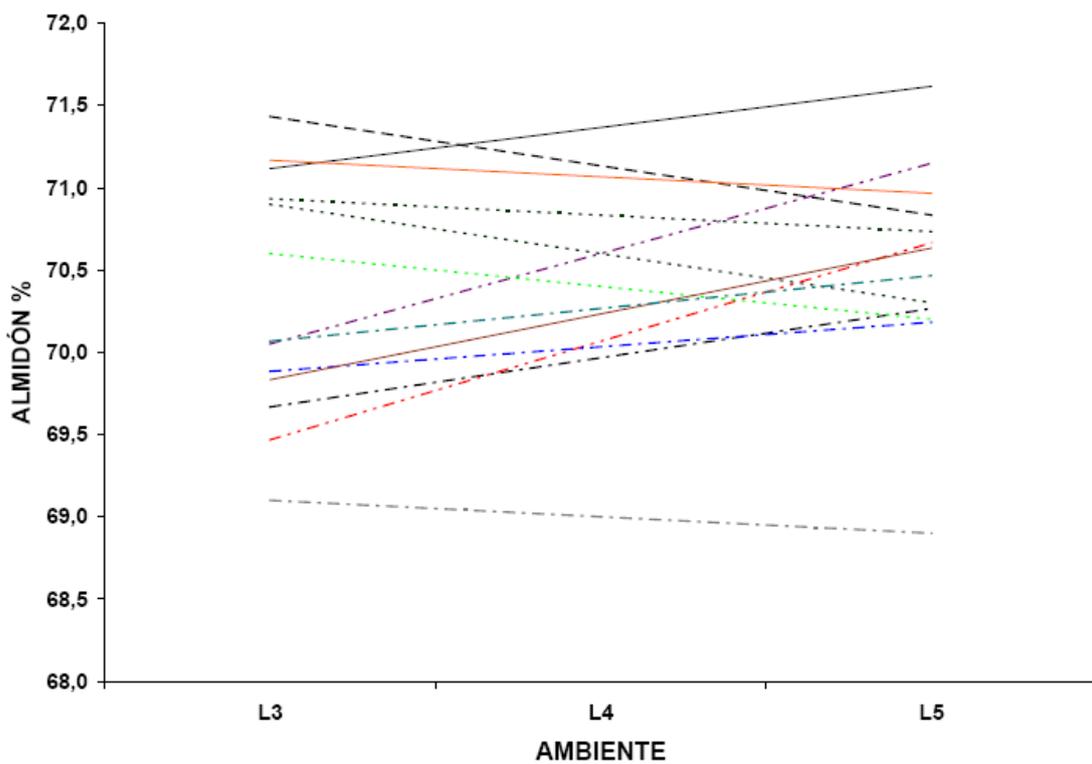


Figura 4.37: Respuesta del rendimiento de carbohidratos (concentración % sobre peso seco del grano) de los materiales genéticos ensayados en tres ambientes.

a. Líneas CIG



b. Híbridos simples HC



4.4 CORRELACIÓN FENOTÍPICA ENTRE COMPONENTES QUÍMICOS DEL GRANO

El contenido de aceite, proteína y almidón son características correlacionadas (Dudley y Lambert, 1992, 2004; Narváez-González *et al.*, 2007). Por ejemplo, el grado de asociación entre contenido de aceite y proteína puede variar desde no significativo (Dorsey-Redding *et al.*, 1991; Sené *et al.*, 2001) hasta altamente significativo (Kóvacs-Schneider *et al.*, 1986; Song *et al.*, 1999) como citaron Mittelman *et al.* (2003).

Panthee *et al.* (2005) y Saleem *et al.* (2008) reportaron una asociación negativa entre el nivel de aceite y proteína del grano que dificulta mejorar ambos caracteres simultáneamente, pero la información correspondiente a las líneas endogámicas CIG y sus híbridos simples HC permitió establecer la existencia de correlación entre ambos componentes químicos aunque con valores bajos, no estadísticamente significativos, ($r: 0,16$ y $r: 0,013$ respectivamente) tal y como indicaron Mittelman *et al.* (2003) y Coutiño Estrada *et al.* (2008). Tampoco se encontró correlación estadística significativa entre los niveles de almidón y proteína en las líneas CIG ni en los híbridos HC ($r: 0,23$ y $r: -0,26$, respectivamente) y en este sentido los resultados son coincidentes con otros publicados por Coutiño Estrada *et al.* (2008) y Saleem *et al.* (2008). Sin embargo, al igual que Wassom *et al.* (2008a) pero a diferencia de Saleem *et al.* (2008), se observó una correlación negativa y altamente significativa entre contenido de aceite y almidón en las líneas CIG ($r: -0,62$; $p \leq 0,01$). En los híbridos simples HC, si bien se mantuvo el signo negativo ($r: -0,38$), la correlación no resultó significativa, tal como reportaron Alexander y Lambert (1968) que sucede cuando el contenido de aceite no supera el 7%, o como también informaron Saleem *et al.* (2008).

En conclusión, el híbrido HC8 resultó ser el de mayor nivel de proteína y también rindió un elevado contenido de aceite y produjo una cantidad de almidón dentro del rango reportado por Borrás *et al.* (2002) para Argentina, a través de los ensayos conducidos en Llavallol. Asimismo, los híbridos simples HC6, HC9 y HC12 mostraron niveles de proteína y aceite que se ubican por encima de los valores medios publicados para nuestro país por entidades altamente reconocidas como ILSI, Maizar o la Universidad Nacional de Luján. El contenido de proteína y aceite hallado en los granos de estos híbridos sugiere que los mismos podrían tener gran interés para la alimentación animal, o bien para ser industrializados a fin de obtener productos de alto valor agregado (Corcuera *et al.*, 2005).

4.5 CALIDAD DEL ACEITE DEL GRANO DE LAS LÍNEAS ENDOCRIADAS CIG E HÍBRIDOS HC

La calidad del aceite de maíz comienza en el campo porque la semilla empleada, las condiciones de cultivo, el ambiente y el manejo post-cosecha influyen en la misma (Chu y Sheldon, 1979; Lambert, 2000). Los dos factores principales que afectan el perfil de ácidos grasos del aceite de maíz son el genotipo y el medio ambiente, pero probablemente como indicaron Leibovitz y Ruckenstein (1983), Weber (1987) y Lambert (2000), el empleo de diferentes líneas parentales ha sido la causa primordial del mayor cambio en la composición del aceite de maíz en las últimas décadas. Jellum y Marion (1966), encontraron efectos significativos debidos a años, localidades y principalmente genotipos con relación a la calidad del aceite de maíz. Leibovitz y Ruckenstein (1983) e Izquierdo (2007), señalaron que el aceite producido en zonas cálidas posee mayor contenido de ácido oleico que el obtenido en zonas de clima más fresco.

Existe gran diversidad en la calidad del aceite de maíz y debido a ello se observan disparidades entre los datos publicados. Según la FAO (1993), el aceite de maíz tiene bajo nivel de ácidos grasos saturados (ácido palmítico y esteárico con niveles medios del 11% y 2%, respectivamente) pero posee alta proporción de ácidos linoleico con un promedio del 24%. En cambio, Jellum (1970) tras analizar granos S₁ de numerosos materiales introducidos y nativos de EE.UU., así como de 140 líneas endocriadas australianas, reportó el siguiente perfil de ácidos grasos para el aceite de maíz: 6-22% ác. palmítico; 0,6-15% ác. esteárico; 14-64% ác. oleico y 19-71% ác. linoleico. Más tarde, Boyer y Hannah (1994) señalaron que este aceite contiene en promedio un 50% de ác. linoleico, 40% de ác. oleico y 1% de ác. linolénico mientras que Lambert (2000) halló una composición algo diferente: linoleico (62%), oleico (24%), linolénico (0,7%) y además cantidades muy reducidas de ácido láurico, mirístico, palmitoleico, araquídico, behénico, erúxico y lignocérico. Saleem *et al.* (2008), al estudiar el aceite de diez poblaciones de maíz pakistání, encontraron un 12,0-37,3% de ácido oleico, 21,0-65,3% de ácido linoleico y 10,4-21,3% de ác. palmítico.

En Argentina, la Secretaria de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos (SAGPyA) comunicó en el año 2001 que la composición promedio de ácidos grasos para el maíz producido en el país es: 45,6% ác. linoleico; 37,2% ác. oleico; 0,6% ác. linolénico; 13,6% ác. palmítico y 1,7% de ác. esteárico. Estos promedios fueron luego corroborados por la Asociación Argentina de Grasas y Aceites (ASAGA) durante la 1^{ra} Jornada de Lípidos y Nutrición en Noviembre de 2003, que también indicó que los maíces argentinos tienen en promedio 16% de ácidos grasos saturados, 37% de ácidos monoinsaturados y 47% de

ácidos poliinsaturados. También en nuestro país, Eyherabide *et al.* (2005) reportaron la siguiente composición media de ácidos grasos luego de analizar poblaciones nativas de maíz: ác. palmítico (9,6-12,3%), ác. esteárico (0,9-3,1%), ác. oleico (27,8-54,8%) y ác. linoleico (33,1-70,0%). Los datos más recientes publicados en Argentina corresponden a ILSI Argentina (2006), organismo que reportó el siguiente perfil ácido del aceite argentino de maíz: ác. palmítico (10,4-14,1%), ác. esteárico (1,5-2,7%), ác. oleico (21,1-40,1%), ác. linoleico (43,1-62,9%) y ác. linolénico (0,8-1,4%).

En la Tabla 4.23 se presenta el perfil de ácidos grasos de las 28 nuevas líneas endogámicas creadas y sus testigos. El valor medio de ácido palmítico hallado en las líneas de endocria prolongada es coincidente con los datos publicados por FAO (1993), Saleem *et al.* (2008) y corresponde a los rangos reportados por Eyherabide *et al.* (2005) e ILSI Argentina (2006), aunque resultó inferior a los valores informados por la SAGPyA (2001) y ASAGA (2003). En cambio, el contenido medio de ácido esteárico hallado en estas líneas endocriadas es algo superior al publicado por la SAGPyA (2001) y ASAGA (2003) pero se encuentra dentro de los rangos indicados por Eyherabide *et al.* (2005) e ILSI Argentina (2006) y coincide con el valor señalado por FAO (1993). Las líneas CIG tienen en promedio un contenido de ácido oleico, linoleico y linolénico coherente con los valores oportunamente reportados por la SAGPyA (2001), ASAGA (2003) e ILSI Argentina (2006) y su contenido de ácido linoleico y linolénico concuerdan con el nivel indicado por Lambert (2000).

Los valores medios de ácidos grasos de los híbridos simples HC (Tabla 4.24) son casi idénticos a los calculados para las líneas endogámicas CIG. El contenido medio de ácido palmítico resultó algo menor al publicado por la SAGPyA (2001) y ASAGA (2003) y encaja dentro del rango de valores indicado por ILSI Argentina. Algo similar ocurre con el nivel promedio de ácido esteárico, con la salvedad de que en este caso es ligeramente superior a los valores reportados por SAGPyA y ASAGA para materiales argentinos. En relación con el ácido oleico, linoleico y linolénico debe decirse que el nivel medio determinado en las cruza simples resultó coincidente con la información aportada por SAGPyA, ASAGA e ILSI Argentina. Debe destacarse que el valor medio de ácido oleico hallado en las líneas de endocria prolongada e híbridos simples (35,0-36,1%) es relativamente elevado al compararlo con el indicado por Lambert (2000) y reafirma expresiones de Eyherabide *et al.* (2005) en el sentido de que los materiales argentinos tienen mayor nivel de ácido oleico que otros desarrollados en el medio oeste de EE.UU. Una alta proporción de ácido oleico ($\Omega 9$) contribuye a disminuir el enranciamiento y el riesgo de contraer enfermedad coronaria por reducir el nivel de colesterol (Olivera Carrión, 2006).

Tabla 4.23: Composición porcentual de ácidos grasos del grano de las líneas endogámicas CIG.

LÍNEA	TIPO	% ÁCIDOS GRASOS					RADIO		
		16:0	18:0	18:1	18:2	18:3	IN:SAT	Ω9/Ω6	Ω6/Ω3
CIG1	waxy	10,7	1,9	35,4	48,3	0,7	6,7	0,7	69,0
CIG2	waxy	11,9	2,0	35,7	45,1	0,9	5,9	0,8	50,1
CIG3	waxy	10,2	1,7	37,2	44,5	0,8	6,9	0,8	55,6
CIG4	waxy	11,0	2,8	31,6	52,8	0,6	6,2	0,6	88,0
CIG5	waxy	10,6	2,4	38,7	44,7	0,7	6,5	0,9	63,9
CIG6	waxy	8,9	2,3	38,9	43,4	0,8	7,4	0,9	54,3
CIG7	waxy	10,7	2,1	34,7	46,4	0,7	6,4	0,7	66,3
CIG8	waxy	11,0	2,0	32,1	51,8	1,0	6,5	0,6	51,8
CIG9	waxy	10,1	2,3	29,4	50,7	1,0	6,5	0,6	50,7
CIG10	waxy	12,2	3,0	34,4	47,6	0,8	5,4	0,7	59,5
CIG11	waxy	9,5	1,7	37,4	48,3	1,0	7,7	0,8	48,3
CIG12	waxy	10,3	2,1	35,8	47,3	0,7	6,8	0,8	67,6
CIG13	waxy	7,5	1,0	35,2	50,2	0,8	10,1	0,7	62,8
CIG14*	waxy	10,7	2,5	30,6	50,7	1,0	6,2	0,6	50,7
CIG15*	waxy	10,4	1,8	35,1	43,8	0,9	6,5	0,8	48,7
CIG16	CP	11,3	2,2	35,3	47,1	0,7	6,2	0,7	67,3
CIG17	CP	10,5	2,6	30,1	48,9	1,1	6,1	0,6	44,5
CIG18	CP	12,1	2,1	39,6	43,0	1,0	5,9	0,9	43,0
CIG19	CP	10,5	1,8	33,5	51,9	0,9	7,0	0,6	57,7
CIG20	CP	10,8	2,5	39,1	43,2	0,8	6,2	0,9	54,0
CIG21	CP	10,0	3,1	29,4	50,1	0,9	6,1	0,6	55,7
CIG22*	CP	10,6	2,4	36,8	47,3	1,0	6,5	0,8	47,3
CIG23	CP	11,3	2,0	36,9	45,4	0,7	6,2	0,8	64,9
CIG24	CP	10,3	2,7	38,8	42,6	1,0	6,3	0,9	42,6
CIG25*	CP	10,0	2,4	32,2	42,8	1,0	6,1	0,8	42,8
CIG26	CP	10,9	2,1	37,4	44,1	0,7	6,3	0,8	63,0
CIG27	DR	11,2	2,3	38,4	46,5	0,5	6,3	0,8	93,0
CIG28	DR	8,7	2,0	35,8	45,1	0,9	7,6	0,8	50,1
CIG29	DR	11,1	1,5	31,7	52,3	0,8	6,7	0,6	65,4
CIG30	DR	12,2	1,8	25,1	55,4	0,8	5,8	0,5	69,3
CIG31	DR	12,9	2,1	37,3	45,7	0,7	5,6	0,8	65,3
CIG32*	Normal	12,8	2,6	36,3	46,1	0,8	5,4	0,8	57,6
CIG33	Normal	12,5	2,1	35,4	46,7	1,0	5,7	0,8	46,7
	MEDIA	10,8	2,2	34,9	47,3	0,8	6,5	0,7	58,1
	MÍN.	7,5	1,0	25,1	42,6	0,5	5,4	0,5	42,6
	MÁX.	12,9	3,1	39,6	55,4	1,1	10,1	0,9	93,0

Referencias: 16:0= ác. palmítico; 18:0= ác. esteárico; 18:1= ác. oleico (Ω9); 18:2= ác. linoleico (Ω6); 18:3= ác. linolénico (Ω3); IN:SAT= relación ácidos insaturados versus saturados; *= Líneas utilizadas como testigos del ensayo.

Tabla 4.24: Composición porcentual de ácidos grasos del aceite del germen de los híbridos HC.

HIBRIDO	TIPO	% ÁCIDOS GRASOS					RADIO		
		16:0	18:0	18:1	18:2	18:3	IN:SAT	Ω9/Ω6	Ω6/Ω3
HC1	waxy	10,9	2,2	33,3	51,5	0,6	6,5	0,6	85,8
HC2	DR	11,0	1,8	35,7	49,3	0,8	6,7	0,7	61,6
HC3	DR	11,3	2,6	37,0	45,2	0,9	6,0	0,8	50,2
HC4	DR	11,0	1,5	36,4	49,8	0,7	7,0	0,7	71,1
HC5	CP	11,0	2,2	33,1	48,2	0,8	6,2	0,7	60,3
HC6	CP	11,0	2,1	35,4	48,0	1,0	6,4	0,7	48,0
HC7	DR	11,5	2,2	36,1	45,4	0,8	6,0	0,8	56,8
HC8	DR	10,1	1,9	39,0	47,3	0,8	7,3	0,8	59,1
HC9	CP	10,3	2,3	34,7	47,5	0,9	6,6	0,7	52,8
HC10	DR	10,5	2,3	38,7	46,3	0,6	6,7	0,8	77,2
HC11	DR	10,6	2,3	39,0	44,6	0,6	6,5	0,9	74,3
HC12	waxy	11,7	2,5	34,5	46,8	0,7	5,8	0,7	66,9
ACA2000	Normal	12,3	1,7	36,2	45,7	0,7	5,9	0,8	65,3
	MEDIA	11,0	2,1	36,1	47,4	0,8	6,4	0,8	63,8
	MÍN.	10,1	1,5	33,1	44,6	0,6	5,8	0,6	48,0
	MÁX.	12,3	2,6	39,0	51,5	1,0	7,3	0,9	85,8

Referencias: 16:0= ác. palmítico; 18:0= ác. esteárico; 18:1= ác. oleico (Ω9); 18:2= ác. linoleico (Ω6); 18:3= ác. linolénico (Ω3); IN:SAT= relación ácidos insaturados versus saturados.

El análisis de la varianza permitió detectar diferencias altamente significativas entre líneas endogámicas CIG y también entre los híbridos simples HC para contenido de ácidos grasos saturados e insaturados (Tabla 4.25). Estos resultados concuerdan con lo expresado por Lambert (2000) en el sentido de que el genotipo es la principal causa de diferencias en el perfil de ácidos grasos del aceite de maíz.

Tabla 4.25: Resultados del análisis de la varianza para composición de ácidos grasos del germen de los materiales analizados mediante cromatografía gaseosa.

	F				
	Palmítico	Esteárico	Oleico	Linoleico	Linolénico
Líneas CIG	1219,7**	1022,8**	2139,2**	4241,4**	206,5**
Híbridos HC	339,3**	745,4**	10818,7**	9099,7**	485,2**

**= significativo al nivel de $p \leq 0,01$

En las líneas CIG e híbridos HC se observa una correlación negativa y altamente significativa entre el contenido de ácido oleico y linolénico ($r = -0,79$; $p \leq 0,01$ y $r = -0,57$; $p \leq 0,01$, respectivamente) y en este sentido los resultados coinciden con Lambert (2000) y Wassom *et al.* (2008). Aunque se halló una alta correlación entre el contenido de ácido oleico con el nivel de aceite del grano en las líneas CIG ($r = 0,51$; $p \leq 0,01$) no se encontró que esa asociación sea significativa en los híbridos HC ($r = 0,34$). Por su parte, el porcentaje de ácido linoleico se correlacionó negativa y significativamente con el contenido de aceite del grano en las líneas CIG ($r = -0,68$; $p \leq 0,01$) del mismo modo que informaron Lofland *et al.* (1954) y Wassom *et al.* (2008). Sin embargo, en los híbridos HC, aunque se halló una correlación fenotípica negativa entre contenido de ácido linoleico y contenido de aceite ($r = -0,36$) ésta no resultó significativa.

El análisis de los ácidos grasos del aceite de maíz pone de relieve las siguientes características cuando es comparado con otros aceites vegetales: i). *tiene un alto nivel de ácidos grasos poliinsaturados (47%)*, ii). *el ácido linoleico ($\Omega 6$) es el predominante igual que en otros aceites vegetales como girasol, soja y uva también producidos en Argentina*, iii). *el ácido linolénico ($\Omega 3$) está en muy baja proporción ($\leq 1\%$) lo que contribuye a una mayor estabilidad del aceite de maíz frente al deterioro*, iv). *el porcentaje de ácido oleico es relativamente elevado en comparación con los aceites de uva, girasol y soja pero bajo con relación al de oliva y girasol alto oleico*, v). *en cuanto a ácidos grasos saturados, el esteárico está casi ausente mientras que el palmítico en concentraciones del 14% presenta niveles similares al de soja y oliva* (Olivera Carrión, 2006). Los resultados hallados en los nuevos materiales (Tabla 4.24) corroboran estas apreciaciones.

El aceite de maíz es apreciado por su sabor suave, elevado punto de humo, alto porcentaje de triglicéridos, alto contenido de ácidos grasos insaturados, además de tocoferoles (vitamina E) con propiedades antioxidantes (Eyherabide *et al.*, 2005) que retardan el envejecimiento celular. El perfil ácido del aceite de maíz, hace que éste sea adecuado para fritura cuando resulta lo suficientemente económico en países de alta producción como EE.UU. o Argentina".

Los ácidos grasos más importantes en nutrición humana son: palmítico, esteárico, oleico ($\Omega 9$), linoleico ($\Omega 6$) y linolénico ($\Omega 3$). Los ácidos de las series $\Omega 6$ y $\Omega 3$ no son fabricados por el cuerpo humano y por lo tanto resulta esencial incorporarlos a través de la dieta. Los ácidos linoleico y linolénico intervienen en diversas rutas metabólicas a nivel de membrana celular y cerebro (Olivera Carrión, 2006) y poseen propiedades antiartríticas,

antiescleróticas, antiinflamatorias e hipocolesterolímicas (*Fuente= <http://botanical-online.com/medicinalesacidosgrasosesenciales.htm>*). Para un correcto funcionamiento del organismo es necesario que exista una relación adecuada entre los ácidos linoleico y linolénico. A pesar de que se recomienda que la relación $\Omega 6/\Omega 3$ se encuentre en el rango de 4:1, en maíz y otros aceites vegetales de importancia vegetal esta relación está muy desequilibrada (10:1, o más) por el alto contenido de ácido linoleico (Olivera Carrión, 2006). Las líneas endogámicas CIG tienen en promedio una relación $\Omega 6/\Omega 3= 58,1$ y en los híbridos HC dicha razón tiene un valor de 63,6. Esta relación de ácidos grasos poliinsaturados tan desequilibrada puede derivar en enfermedad coronaria, diabetes, o depresión (Olivera Carrión, 2006) en caso de consumir únicamente aceite de maíz.

La relación normal entre ácidos grasos insaturados y saturados del aceite de maíz tiene un valor medio de 6,7 (*Fuente=<http://www.scientificpsychic.com/fitness/fattyacids1.html>*) al contrario de la observada en la leche y carne vacuna (0,11-0,15) que es sumamente perjudicial para la salud humana (Depetris y Santini, 2006). El perfil de ácidos grasos de las líneas CIG indica una relación de equilibrio entre grasas saturadas e insaturadas (*media= 6,5; rango= 5,4-10,1*), observándose lo mismo en los híbridos simples HC (*media= 6,4; rango= 5,8-7,2*) (Tablas 4.23 y 4.24) por lo que la relación entre ácidos grasos saturados e insaturados de estos materiales prácticamente coincide con el valor normal publicado para la especie. El maíz es rico en ácidos grasos poliinsaturados y su consumo disminuye la concentración sérica de colesterol y la presión sanguínea (Frenoux *et al.*, 2001), de manera similar que la ingesta de ácido oleico, aunque en menor medida (Kris-Etherton, 1999).

Con relación a la nutrición animal, puede decirse que utilizar maíz en altas proporciones para alimentar bovinos de carne afectaría de modo poco deseable el perfil de ácidos grasos de la carne porque tiene mayor contenido de ácido linoleico (omega-6) y oleico así como menor concentración de linolénico (omega-3) que las pasturas tradicionales empleadas en Argentina. Sin embargo, las diferencias que se observan obedecerían al nivel de inclusión en la dieta, así como al tiempo de suministro previo a la faena (Cortamira, 2006). Por último, debe resaltarse que el empleo de maíz en la dieta de aves ponedoras resulta favorable ya que determina un aumento en el tamaño de los huevos como consecuencia de su elevado contenido de ácido linoleico (Moraes y Vartorelli, 2006).

4.6 CALIDAD DE LAS PROTEÍNAS DEL ENDOSPERMA DEL GRANO DE LAS LÍNEAS ENDOCRIADAS CIG E HÍBRIDOS HC

Desde el punto de vista nutricional, la calidad de las proteínas es relevante para su empleo en alimentación humana. En muchas partes de Asia, Oriente próximo, África y Latinoamérica, el 75% del requerimiento proteico diario es suplido mediante cereales. A través del proceso de domesticación, el hombre seleccionó a los principales cereales cuyos granos poseen alto contenido de proteínas de reserva o prolaminas (arroz y avena, 5 a 15%; trigo y cebada, 30 a 40%; maíz y sorgo, 50 a 60%) que al ser pobres en aminoácidos esenciales para el ser humano y animales no rumiantes resultan de reducido valor nutricional. A su vez, durante el desarrollo de híbridos modernos con elevado rendimiento, casi inadvertidamente, la composición del grano tendió hacia un mayor contenido de almidón en detrimento de la proteína (Scott *et al.*, 2006), lo que provocó una reducción aún mayor de la calidad nutricional.

El maíz constituye la dieta principal en numerosas regiones del mundo. La mayor proteína de reserva del endosperma del grano de maíz recibe el nombre de zeína y es rica en glutamina, prolina, alanina y leucina, pero deficiente en lisina y triptófano por lo que resulta pobre nutricionalmente (Coleman y Larkins, 1999). Aunque la proteína del germen posee un nivel adecuado de lisina (5,4%), en el grano entero esto se ve diluido por el abundante contenido de zeína (Coleman y Larkins, 1999; Kriz, 2009) que provoca que el maíz convencional tenga para este aminoácido una concentración inferior a la recomendada por FAO para nutrición humana (FAO/WHO/ONU, 1985).

El adecuado balance en aminoácidos esenciales de los alimentos consumidos por el ser humano tiene especial significación nutricional. En relación con la nutrición animal, la lisina es el aminoácido más limitante del grano de maíz y los no rumiantes como cerdos y aves deben ser suplementados con este aminoácido cuando se emplea maíz como componente principal de su dieta (Huang *et al.*, 2006).

Mientras que el contenido proteico del grano de maíz es controlado por sistemas multigénicos, su calidad es regulada por distintos genes mutantes simples (*floury-2*, *opaco-5*, *opaco-7*, *rugoso-1*, *rugoso-4*, *azucarado-1*, *azucarado-2*, *amylose-extender*, *waxy*, *brilloso-1* y *brilloso-2*) que reducen la cantidad de prolaminas e incrementan la fracción rica en lisina. Durante la segunda década del siglo pasado en un campo de maíz de Connecticut apareció una mutación natural espontánea que se caracterizaba por granos suaves y opacos (Vietmeyer, 2000). A este mutante se lo denominó *opaco-2* (*o2*) y en 1961, investigadores de la Universidad de Purdue, determinaron que las plantas

homocigóticas recesivas para el gen *opaco-2* poseen mayor cantidad de lisina y triptófano (Mertz *et al.*, 1964). El alelo mutante de gen, localizado en el brazo corto del cromosoma 7, se comporta como recesivo simple (Bjarnason y Vasal, 1992; Lou *et al.*, 1998, 2005) y únicamente se expresa cuando las tres dosis del alelo recesivo están presentes en el endosperma sin mediar efecto de dosis (Bjarnason y Vasal, 1992; Vasal *et al.*, 2006). Actualmente se sabe que la sola presencia del alelo *o2* en condición recesiva no asegura altos niveles de lisina y triptófano, sino que sólo predispone el maíz a presentarlos. Mediante estudios moleculares pudo comprobarse que es necesaria la presencia de otro juego de genes modificadores que afectan a los niveles relativos de lisina y triptófano en el endosperma y producen rangos de contenido con extremos elevados (Krivanek *et al.*, 2007; Vivek *et al.*, 2008).

El contenido de lisina depende de la dirección del cruzamiento y por lo tanto existe influencia materna en la herencia del carácter (Paulis *et al.*, 1993). También se ha observado efecto de *xenia* en relación con el contenido de lisina y grado de dureza del endosperma (Sung, 1984) por lo cual es importante prevenir la contaminación de los materiales de alta calidad proteica con otros convencionales a través de aislamiento geográfico o mediante distintas fechas de siembra y floración.

Una aproximación para resolver el problema de la reducida calidad nutricional de las proteínas del maíz consiste en incrementar el contenido de aminoácidos esenciales como lisina y triptófano (Kriz, 2009) y esto constituye un objetivo prioritario en muchos países. Históricamente se utilizaron cuatro estrategias para incrementar el contenido de lisina en el maíz: *mejora genética convencional*, *caracterización de mutantes espontáneos*, *mutagénesis inducida* y *producción de plantas transgénicas* (Azevedo *et al.*, 2003; Huang *et al.*, 2006).

A través de mejora genética convencional pueden reemplazarse los alelos normales del gen *opaco-2* (*O2*) por los recesivos no funcionales (*o2*), lo que da como resultado granos homocigóticos mutantes (*o2o2o2*) con mayor nivel de lisina y triptófano (Nelson *et al.*, 1965; Mertz *et al.*, 1964; Gutiérrez-Rojas *et al.*, 2008). Lou *et al.* (1998, 2005), Huang *et al.* (2006), Wang y Larkins (2001) indicaron que la mutación *opaco-2* (*o2*) casi duplica el contenido de lisina en el endosperma porque reduce el contenido de zeína e incrementa el nivel de otras proteínas ricas en lisina y aumenta también el contenido de aminoácidos libres (FAA). El incremento máximo en el nivel de lisina por acción del gen *opaco-2* depende fuertemente del fondo genético (Misra *et al.*, 1977; Wang y Larkins, 2001). Sin embargo, la utilización directa de los alelos recesivos *opaco-2* tuvo escaso éxito práctico

desde su descubrimiento en la década de los veinte hasta la década de los noventa porque, pese al mejor balance de aminoácidos esenciales, tiene numerosos efectos pleiotrópicos y afecta de manera indeseable a caracteres de importancia agronómica. Por ejemplo, condiciona una estructura blanda del endosperma otorgando una pobre apariencia al grano, disminuye la densidad y peso del mismo, reduce el rendimiento, aumenta la susceptibilidad a plagas y enfermedades y también genera dificultades durante el secado y almacenamiento (Ortega y Bates, 1983; Villegas *et al.*, 1992; Azevedo *et al.*, 2003; Lou *et al.*, 2005). A pesar de ello, existen antecedentes (Glover, 1976; Vasal *et al.*, 1979, 1980) de que algunos híbridos o poblaciones de maíz *opaco-2* pueden dar rindes similares al de sus contrapartes normales si se seleccionan genes favorables designados genéricamente como “*modificadores del opaco-2*” o “*modificadores de la dureza del endosperma*” que convierten el endosperma blando o harinoso a duro o vítreo con cierta reducción de la calidad proteica (Krivanek *et al.*, 2007). También se puede incorporar el gen recesivo *opaco-2* de manera relativamente fácil a materiales de grano vítreo mediante retrocruzamiento.

Este sistema genético complejo permitió desarrollar durante los últimos veinte años maíces de alta calidad proteica y endosperma modificado o vítreo llamados genéricamente *QPM* con caracteres agronómicos favorables (Pixley y Bjarmason, 1993; Gaziola *et al.*, 1999). La mejora genética de la calidad proteica del grano implica manipular tres sistemas genéticos distintos: *i*) el alelo mutante recesivo del gen *opaco-2* que codifica un agente de transcripción de la síntesis de zeína (Schmidt *et al.*, 1990) y también controla la producción de una enzima involucrada en la degradación de aminoácidos libres (Brochettobraga *et al.*, 1992), *ii*). alelos de los genes modificadores de la dureza del endosperma situados en el brazo largo del cromosoma 7 (Lopes *et al.*, 1995) y *iii*). genes modificadores de aminoácidos que afectan los niveles relativos de lisina y triptófano en el endosperma del grano (Wang *et al.*, 2001; Wu *et al.*, 2002).

Como se indica en el Capítulo 2 (*apartado 2.3.2*), las nuevas líneas endogámicas de alta calidad proteica del grano se desarrollaron de diferente forma. Por ejemplo mediante retrocruzas alternadas con autofecundaciones se incorporó el gen *opaco-2* a híbridos F_1 convencionales empleados como progenitor recurrente y así pudieron obtenerse las líneas CIG17 y CIG18 con endosperma vítreo o modificado. En cambio, las líneas CIG16, CIG19 y CIG31 fueron obtenidas por selección entre y dentro de progenies derivadas de cruzas convencionales o no convencionales entre materiales de alta calidad proteica. Asimismo, algunas líneas, como CIG22, CIG23 y CIG24, se obtuvieron mediante autofecundaciones y selección a partir de poblaciones con endosperma homocigótico

recesivo para el alelo *o2*. Durante el proceso de desarrollo, con asistencia de una mesa de luz (ver Figura 4.38) se identificaron visualmente y seleccionaron las líneas portadoras del alelo no funcional o nulo del gen *opaco-2* en estado homocigótico recesivo y con 75-50-0% de endosperma vítreo (grados 2, 3 y 5 de opacidad). Los granos seleccionados se separaron y sembraron de nuevo para continuar con el proceso selectivo durante varias generaciones. La selección visual fue confirmada en cada generación de endocria a través de un análisis químico rápido por colorimetría para contenido de lisina mediante la prueba de ninhidrina desarrollada por Beckwith *et al.* (1975) porque brinda resultados más exactos que la técnica colorimétrica para triptófano de Villegas *et al.* (1984). Esta metodología permitió desarrollar nueve líneas mutantes con endosperma homocigótico recesivo para el gen *opaco-2* y sus variantes *opaco-11* u *opaco-12* que se agruparon bajo la categoría CP (*alta calidad proteica*). Dentro de este grupo se debe diferenciar entre las líneas con endosperma totalmente harinoso (CIG16, CIG19, CIG23, CIG24, CIG26) de aquellas con endosperma vítreo o fenotipo *opaco-2 modificado* (CIG17, CIG18, CIG20, CIG21) (Figuras 4.38 a 4.40). Además, se obtuvieron cinco líneas doble mutantes *wxo2* con granos totalmente opacos y de textura blanda (CIG27, CIG28, CIG29, CIG30 y CIG31) clasificadas como DR (doble recesivo). Las nuevas líneas endocriadas fueron utilizadas para obtener híbridos simples de uso especial. (Figura 4.41).

Figura 4.38: Mesa de luz y líneas endogámicas con granos de alta calidad proteica (CP) y textura variada.

a. Selección en mesa de luz



(Tomado de Vivek et al., 2008)

b. Endosperma harinoso



c. Endosperma modificado grado 3



d. Endosperma modificado grado 2

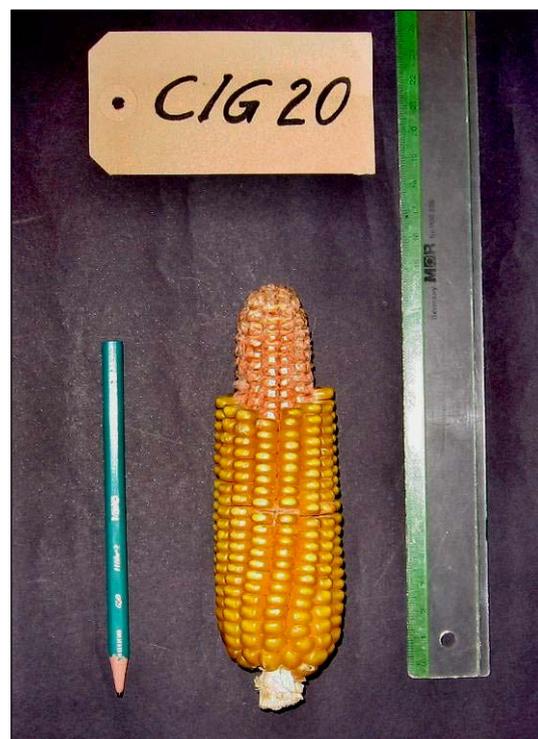


Figura 4.39: Corte transversal de espigas y granos de líneas CIG con diferente textura del endosperma por efecto de los genes *wx*, *o2* y sus modificadores.

a. CIG 20 (opacidad grado 2)



b. CIG18 (opacidad grado 3)



c. Granos de variada textura pertenecientes a diferentes líneas CIG



De izquierda a derecha= **1,2.** Granos cerosos o waxy; **3,4.** Granos opaco-2; **5,6.** Granos de alta calidad proteica con grado 3 de opacidad; **7,8.** Granos de alta calidad proteica con grado 2 de opacidad.

Figura 4.40: Corte longitudinal de espigas y granos de las líneas CIG con diferente textura del endosperma.

a. Tipos de grano= enteros y en corte longitudinal



b. Espiga con granos grado 2



c. Espiga con granos grado 3



Mediante cromatografía de alta resolución en fase reversa (*RP-HPLC*) (Tabla 4.26) se determinó que la línea de alta calidad proteica Lo898o2 (*legada por el Istituto Experimentale per la Cerealicoltura, Bergamo, Italia*), utilizada como testigo de estos estudios y renombrada como CIG22, tiene 4,6 mg lisina/100 mg proteína y 1,3 mg triptófano/100 mg proteína. Asimismo, la otra línea de alta calidad proteica empleada como testigo (92-W-1273-3, *legada por la Universidad de Illinois*) y renombrada CIG25 produjo 3,7 mg lisina/100 mg proteína y 0,7 mg triptófano/100 mg proteína. En promedio, los testigos de alta calidad proteica rindieron $4,2 \pm 0,6$ mg lisina/100 mg proteína y $1,0 \pm 0,4$ mg triptófano/100 mg proteína. En cambio, las líneas *waxy* producen en promedio $1,8 \pm 0,2$ mg lisina/100 mg proteína (*rango= 1,5 - 2,2 mg lisina/100 mg proteína*) y $0,4 \pm 0,05$ mg triptófano/100 mg proteína (*rango= 0,3 - 0,4 mg triptófano/100 mg proteína*). La nueva línea CIG33 con granos vítreos, desarrollada a partir del híbrido comercial DK-4S80, tiene un perfil de aminoácidos esenciales similar al observado en los materiales cerosos. La prueba de t (*Student*) evidenció que el grupo de líneas *waxy*, así como las líneas de grano vítreo CIG32 y CIG33, difieren estadísticamente de los testigos de alta calidad proteica (CIG22 y CIG25) en contenido de lisina ($\pm t_{Student} = 5,34$; $p \leq 0,01$ y $\pm t_{Student} = 5,12$; $p \leq 0,05$ respectivamente). Aplicando la misma prueba estadística se encontraron diferencias altamente significativas para nivel de triptófano entre los nuevos materiales *waxy* y los testigos de alta calidad proteica ($\pm t_{Student} = 50,00$; $p \leq 0,01$) pero no se detectaron diferencias estadísticas entre las líneas con granos de endosperma vítreo y los testigos de alta calidad proteica ($\pm t_{Student} = 2,01$ ns) seguramente debido al tamaño de la muestra. Los niveles reducidos de lisina o triptófano hallados en el endosperma de las líneas endocriadas *waxy*, y también de la nueva línea con granos vítreos CIG 32, es consecuencia de la presencia de alelos normales del gen *opaco-2*. Por el contrario, los materiales mutantes con altos niveles de lisina y triptófano poseen genotipo nulo o recesivo no funcional para el gen *opaco-2* (*o2o2o2*) (Lou *et al.*, 1998, 2005).

Tabla 4.26 Perfil de aminoácidos esenciales en proteínas del endosperma de las líneas endogámicas CIG.

LÍNEA	TIPO	mg/100 mg proteína	
		LISINA	TRIPTÓFANO
CIG1	waxy	1,7	0,3
CIG2	waxy	2,0	0,4
CIG3	waxy	1,9	0,4
CIG4	waxy	1,6	0,3
CIG5	waxy	1,8	0,4
CIG6	waxy	2,2	0,4
CIG7	waxy	1,6	0,3
CIG8	waxy	1,8	0,4
CIG9	waxy	1,9	0,4
CIG10	waxy	1,7	0,4
CIG11	waxy	1,8	0,4
CIG12	waxy	1,8	0,4
CIG13	waxy	1,5	0,3
CIG14*	waxy	1,7	0,3
CIG15*	waxy	1,8	0,4
CIG16	CP	4,2	0,9
CIG17	CP	3,7	0,8
CIG18	CP	3,5	0,7
CIG19	CP	3,9	0,9
CIG20	CP	4,1	0,8
CIG21	CP	3,9	0,7
CIG22*	CP	4,6	1,3
CIG23	CP	4,4	1,0
CIG24	CP	4,0	0,9
CIG25*	CP	3,7	0,7
CIG26	CP	4,0	0,8
CIG27	DR	4,6	1,2
CIG28	DR	4,3	1,0
CIG29	DR	4,5	1,2
CIG30	DR	4,7	1,3
CIG31	DR	4,1	0,9
CIG32*	Normal	1,9	0,4
CIG33	Normal	1,8	0,4

*= líneas utilizadas como testigo.

En la Tabla 4.26 puede observarse que las líneas mutantes homocigóticas o triple recesivo a nivel del endosperma para los genes *opaco-2* y *opaco-11* u *opaco-12* (CP o DR) tienen elevado contenido de lisina y triptófano. En el grupo de líneas CIG tipo CP se determinó un promedio de $4,0 \pm 0,3$ mg lisina/100 mg proteína (*rango= 3,5-4,4 mg lisina/100 mg proteína*) y $0,8 \pm 0,1$ mg triptófano/100 mg proteína (*rango= 0,7-1,0 mg triptófano/100 mg proteína*). Por su parte, el grupo de líneas doble mutantes DR (*wxo2*) se caracterizó también por su elevada calidad proteica, con una media de $4,4 \pm 0,2$ mg lisina/100 mg proteína y $1,1 \pm 0,2$ mg triptófano/100 mg proteína (*rango= 0,9-1,3 mg*

triptófano/100 mg proteína). No se hallaron diferencias significativas entre los niveles de lisina y triptófano de las nuevas líneas de categoría CP o DR respecto de los materiales utilizados como testigos de alta calidad proteica ($\pm t_{Student} = 0,44$ y $0,43$ respectivamente para lisina y $\pm t_{Student} = 0,32$ y $0,33$ respectivamente para triptófano). Los resultados obtenidos sugieren que en las líneas homocigóticas para alelos recesivos de los genes *waxy* y *opaco-2* existe una acción sinérgica entre ambos genes simples que favorece un mayor nivel de lisina y triptófano en comparación con las líneas mutantes simples de alta calidad proteica ($\pm t_{Student} = 2,2$; $p: 0,05$ para lisina y $\pm t_{Student} = 3,6$; $p \leq 0,01$ para triptófano) (Tabla 4.26). La interacción positiva del gen *opaco-2* con otros mutantes simples del endosperma también fue señalada por Glover *et al.* (1977), Barbosa y Glover (1978) y Denic (1983). Sin embargo, otros autores como Rosa *et al.* (1977) no hallaron mejoras nutricionales en los doble mutantes *wxo2* por encima del mutante simple *opaco-2*.

Dentro del grupo de líneas de alta calidad proteica CP deben diferenciarse aquellas con endosperma totalmente harinoso (CIG16, CIG23, CIG24 o las líneas hermanas CIG19 y CIG26) de aquellas que poseen 75% de endosperma vítreo (*modificado*) como CIG17, CIG18, CIG20 y CIG21 en cuyo fondo genético se incluyó germoplasma de las líneas de endosperma duro H38, P465 y ZN6 legadas por el Banco de Germoplasma de INTA Pergamino en 1991 y/o de la 92-3675-1 (+/o12) enviada por la Universidad de Illinois el mismo año (*ver* Tablas 2.8 a 2.10 en el Capítulo 2). Las líneas CIG mutantes simples de alta calidad proteica y endosperma blando presentaron mayor contenido de lisina que las líneas CP con endosperma modificado ($\pm t_{Student} = 2,3$; $p: 0,05$). No se registraron diferencias estadísticas para contenido de triptófano sobre proteína total entre líneas endogámicas CIG tipo CP con endosperma harinoso y las que tienen granos con endosperma vítreo o modificado ($\pm t_{Student} = 1,9$; *n.s.*). Los resultados presentados en la Tabla 4.26 también coinciden con datos de varios autores (Wallace *et al.*, 1990; López *et al.*, 1995; Azevedo *et al.*, 2003; Krivanek *et al.*, 2007; Pereira *et al.*, 2008) que señalaron que seleccionar materiales con alta calidad proteica y endosperma duro conlleva a una cierta reducción de la calidad proteica respecto del *opaco-2* en su estado puro porque aumenta la proporción de las prolaminas α -zeína y, sobre todo, hasta 2 y 3 veces la γ -zeína, ambas determinantes de la mayor dureza del grano (Paiva *et al.*, 1991; Dombrink-Kurtzman y Bietz, 1993) pero pobres en aminoácidos esenciales.

Entre las nuevas líneas endogámicas con proteínas de alta calidad (CP o DR), únicamente CIG18 posee un contenido de lisina ligeramente inferior a la línea testigo CIG25 y por lo tanto representa el límite inferior del rango de calidad proteica hallado en los materiales de endocría prolongada incluidos en estos estudios (Tabla 4.26). El resto

de las líneas CP y doble mutantes DR presentan niveles de aminoácidos esenciales que se distribuyen dentro del rango de valores definido por las líneas testigo CIG22 y CIG25. Las líneas CIG30, CIG27 y CIG29 se destacan entre los nuevos genotipos por su alto contenido de lisina e igualan o superan levemente al mejor testigo (ver Tabla 4.26).

En la Tabla 4.27 se resumen los resultados del análisis de *RP-HPLC* sobre harinas de endosperma de los híbridos simples HC (Figura 4.41). La media general del ensayo fue de $3,5 \pm 1,1$ mg lisina/100 mg proteína (*rango= 1,5-4,6 mg lisina/100 mg proteína*) y $0,9 \pm 0,3$ mg triptófano/100 mg proteína (*rango= 0,3-1,3 mg triptófano/100 mg proteína*). Los resultados destacan a los híbridos HC2, HC4 y HC10 (DR) por la alta calidad de sus proteínas. En el otro extremo, se encuentran los híbridos HC1, HC12 y el testigo ACA 2000, que por ser homocigotos dominantes o heterocigotos para el gen *opaco-2* expresan bajos niveles de lisina y triptófano en su endosperma.

Tabla 4.27 Nivel de aminoácidos esenciales en proteínas del endosperma de los híbridos HC.

HIBRIDO	TIPO	mg/100 mg proteína	
		LISINA	TRIPTO
HC1	waxy	1,5	0,3
HC2	DR	4,6	1,0
HC3	DR	4,3	1,0
HC4	DR	4,5	1,1
HC5	CP	4,1	0,9
HC6	CP	3,7	0,8
HC7	DR	4,2	1,3
HC8	DR	3,7	0,9
HC9	CP	3,7	1,0
HC10	DR	4,4	1,2
HC11	DR	3,5	0,9
HC12	waxy	1,6	0,4
ACA2000	Normal	1,7	0,3

Figura 4.41: *Imágenes correspondientes a espigas de híbridos simples de alta calidad proteica con endosperma harinoso o vítreo (modificado).*

a. Espigas del híbrido HC9 (CP)



b. Espigas del híbrido HC11 (DR)



c. Espiga del híbrido HC5 (CP)



d. Espiga del híbrido HC2 (DR)



En la Tabla 4.28 se incluyen las medidas estadísticas más comunes para cada grupo de híbridos HC (*waxy*, *mutantes simples CP* y *doble mutantes DR*). El híbrido simple ACA 2000, utilizado como testigo, tiene una media de 1,7 mg lisina/100 mg proteína y 0,3 mg triptófano/100 mg proteína.

Tabla 4.28 Nivel de aminoácidos esenciales en los tres grupos de híbridos HC.

		mg/100 mg proteína	
		lisina	triptófano
<i>waxy</i>	<i>media ± d.s.</i>	1,6 ± 0,1	0,4 ± 0,1
	<i>rango</i>	1,5 - 1,6	0,3 - 0,4
<i>DR</i>	<i>media ± d.s.</i>	4,2 ± 0,4	1,1 ± 0,2
	<i>rango</i>	3,5 - 4,6	0,9 - 1,1
<i>CP</i>	<i>media ± d.s.</i>	3,8 ± 0,2	0,9 ± 1,1
	<i>rango</i>	3,7 - 4,1	0,8 - 1,0

Existen diferencias altamente significativas para nivel de lisina y triptófano entre los grupos de híbridos con buena calidad de proteínas (*DR* y *CP*) y el testigo utilizado pero no entre éste y los híbridos HC tipo *waxy* (Tabla 4.29). Con la única excepción de HC5, los híbridos mutantes simples de alta calidad proteica (*CP*) tienen granos con un 50 - 75% de endosperma vítreo (*grados 3 y 2 de opacidad respectivamente*) (Figura 4.41). Los niveles de aminoácidos esenciales hallados en los híbridos HC tipo *CP* no difieren significativamente de los correspondientes a las líneas CIG de igual categoría y endosperma modificado ($\pm t_{Student} = 0,0$ para *lisina* y $1,5$ para *triptófano*). Las líneas de alta calidad proteica y endosperma modificado CIG17 y CIG18 fueron empleadas como progenitores de este grupo de híbridos simples de alta calidad proteica.

Tabla 4.29 Comparación de los niveles de aminoácidos esenciales entre los distintos grupos de híbridos HC ($t_{Student}$).

<i>contraste</i>	$\pm t$	
	<i>lisina</i>	<i>triptófano</i>
<i>waxy vs. DR</i>	17,4 **	10,0 **
<i>waxy vs. CP</i>	15,7 **	6,2 **
<i>waxy vs. testigo</i>	2,5 ns	2,5 ns
<i>DR vs. CP</i>	2,0 ns	2,5 *
<i>DR vs. testigo</i>	17,8 **	16,0 **
<i>CP vs. testigo</i>	16,1 **	10,0 **

La información de la Tabla 4.29 señala que a diferencia de lo observado en las líneas endogámicas CIG, los híbridos de alta calidad proteica (*doble mutantes DR y simple mutantes CP*) no difieren significativamente entre sí en cuanto a su contenido de lisina. Sin embargo, se encontró que ambos grupos de híbridos HC difieren significativamente en su contenido de triptófano ($\pm t_{Student} = 2,5$; $p: 0,05$). Estos resultados coinciden con otros publicados por Rosa *et al.* (1977) y sugieren que no siempre existe sinergismo entre el gen *opaco-2* y otro mutante simple, como en este caso el gen *waxy*, y debido a ello la calidad proteica no registra mejoras significativas por encima de las propias del *opaco-2*. Al comparar los niveles de aminoácidos esenciales de las nuevas líneas e híbridos doble mutantes con alta calidad proteica (DR) con los correspondientes a los mutantes simples (CP) se concluye que la acción sinérgica entre los alelos recesivos de los genes *waxy* y *opaco-2* no se manifiesta o lo hace con intensidad variable dependiendo del fondo genético en el cual son incorporados estos genes mutantes simples.

El amplio rango hallado para contenido de lisina y triptófano en los nuevos materiales sugiere que el fondo genético influye sobre la concentración de estos aminoácidos en el grano tal como indicaron Wang y Larkins en el año 2001. Los niveles de aminoácidos detectados en líneas endocriadas e híbridos simples son similares a los publicados en la amplia bibliografía especializada sobre el tema que indica que el contenido de lisina varía desde 1,5% a 2,7% en los maíces convencionales o entre 2,7% a 5,3% en los materiales de alta calidad proteica (Barbosa *et al.*, 1978; Ortiz de Bertorelli, 1982; Magoja y Nivio, 1983; Magoja *et al.*, 1984; Moro *et al.*, 1996; Dale, 1997; Azevedo *et al.*, 2003; Mendoza-Elos *et al.*, 2006; Pereira *et al.*, 2008; Sánchez *et al.*, 2007; Krivanek *et al.*, 2007). El triptófano puede fluctuar desde 0,2% a 0,5% (*media*= 0,4%) para maíz normal o desde 0,5% a 1,9% (*media*= 0,8%) para maíz de alta calidad proteica (Moro *et al.*, 1996; Balconi *et al.*, 1998; Krivanek *et al.*, 2007). En síntesis, el contenido de lisina y triptófano de los maíces de alta calidad duplica o puede incluso hasta triplicar el correspondiente a materiales convencionales. Estos valores porcentuales se refieren a contenido de aminoácidos de la proteína total medida sobre harina de endosperma y equivalen a expresar el contenido de lisina o triptófano bajo la forma de concentración ($mg \text{ aminoácido}/100 \text{ mg proteína} = mg \text{ aminoácido}/16 \text{ g N}$; *factor de conversión de N a proteína en maíz*= 6,25).

Hernández y Bates (1969) encontraron un índice de correlación altamente significativo entre lisina y triptófano al trabajar con una mezcla de granos normales y *opaco-2* o únicamente con granos de maíz convencional ($r = 0,85$ y $r = 0,57$ respectivamente). A partir de nuestros resultados de laboratorio, se determinaron las ecuaciones de regresión lineal

de lisina sobre triptófano y los índices de correlación ajustados sobre la base de mezclas de granos convencionales y de alta calidad proteica correspondientes a las líneas endogámicas CIG y a los híbridos simples HC:

$$y = 0,59 + 3,60x; r = 0,92 (p \leq 0,01) \text{ en líneas endogámicas CIG}$$

$$y = 0,70 + 3,27x; r = 0,88 (p \leq 0,01) \text{ en híbridos HC}$$

Los índices resultaron ser altamente significativos y concuerdan con los resultados obtenidos por Hernández y Bates (1969), Gevers (1975) y Vivek *et al.* (2008) también a partir de mezclas de granos convencionales y de alta calidad proteica. Asimismo, nuestros resultados son semejantes a los de Vivek *et al.* (2008), quienes indicaron que el contenido de lisina casi cuadruplica al de triptófano.

Sin embargo, Gevers (1975) observó que el valor absoluto del índice de correlación entre lisina y triptófano se reduce e incluso puede resultar no significativo cuando es calculado sólo en base a granos de alta calidad proteica o convencionales. De hecho, en los granos de híbridos simples HC con alta calidad proteica (CP + DR) no se halló asociación significativa entre estos aminoácidos y este resultado concuerda con otros publicados por Hernández y Bates (1969). Para este caso, se estableció la siguiente ecuación de regresión lineal:

$$y = 2,56 + 1,50x; r = 0,34 \text{ n.s.}$$

Por el contrario, el contenido de ambos aminoácidos en los granos de líneas endogámicas CIG de alta calidad proteica (CP + DR) aparece correlacionado de forma altamente significativa tal como indicó Gevers (1975) y la ecuación de regresión es:

$$y = 2,63 + 1,60x; r = 0,85 (p \leq 0,01)$$

Finalmente, se halló una asociación significativa entre el contenido de lisina y triptófano de las líneas CIG que no producen granos con alta calidad proteica (*waxy* y *normales*) coincidiendo con Hernández y Bates (1969) pero no con los resultados de Gevers (1975). En este caso la ecuación de regresión correspondiente es:

$$y = 0,88 + 2,47x; r = 0,50 (p: 0,05)$$

Los resultados alcanzados sugieren la existencia de una estrecha asociación entre la lisina y el triptófano de las proteínas del endosperma cuando los análisis son conducidos en mezclas de granos con y sin buena calidad proteica, lo que coincide con lo indicado por Gevers (1975). Sin embargo, cuando los estudios se realizan únicamente en granos convencionales (*normales*) o con alta calidad proteica, la intensidad de la asociación entre ambos aminoácidos disminuye según sugieren los valores absolutos de los coeficientes de regresión (*b*) y el índice de correlación simple de Pearson (*r*). Consecuentemente, estimar indirectamente el contenido de lisina en el grano aplicando una ecuación de regresión calculada a partir de una mezcla que contenga granos con y sin proteínas de calidad como inicialmente recomendó Hernández y Bates (1969) puede conducir a resultados erróneos tal como señaló Gevers (1975).

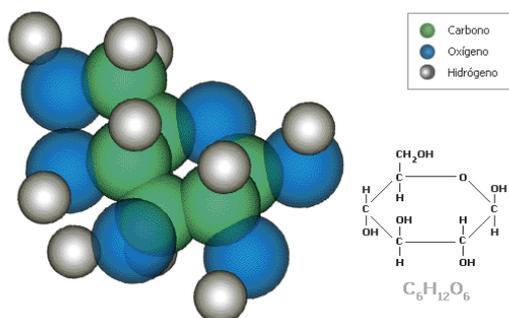
Sin embargo, la fuerte asociación que existe entre el contenido de lisina y triptófano facilita seleccionar materiales durante la etapa de desarrollo mediante un método rápido, sencillo y de bajo costo para cuantificar sólo uno de ellos (Hernández y Bates, 1969; Villegas *et al.*, 1992). En la última etapa del proceso de obtención de materiales es conveniente analizar la calidad proteica del endosperma del grano vía RP-HPLC para medir con gran exactitud el nivel de aminoácidos alcanzado, tal como se realizó en estos estudios.

4.7 CALIDAD DEL ALMIDÓN CONTENIDO EN EL ENDOSPERMA DE LAS LÍNEAS ENDOCRIADAS CIG E HÍBRIDOS SIMPLES HC

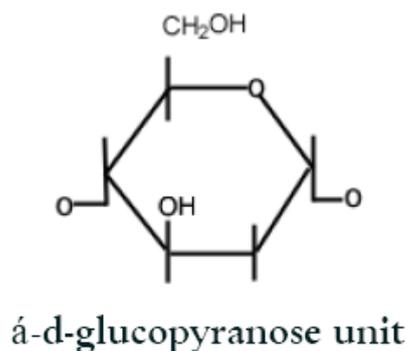
El almidón representa las $\frac{3}{4}$ partes del peso seco del grano y sus productos de hidrólisis constituyen la mayor parte de los carbohidratos digestibles de la dieta habitual proporcionando el 70 a 80% de las calorías (Martin y Smith, 1995; Schwab *et al.*, 2003). Es un biopolímero renovable compuesto por un complejo homopolímero de α -D-glucosa (Figura 4.42) constituido por amilopectina y amilosa (Acosta *et al.*, 2006). Sin embargo, también puede contener algunos otros constituyentes en cantidades tan reducidas que resulta discutible si son oligoconstituyentes asociados o simplemente contaminantes no eliminados totalmente en el proceso de extracción. Por ejemplo, en el almidón de maíz se puede hallar hasta un 0,8% de lípidos, 0,4% de proteínas y 0,02% de fósforo. Los lípidos se ligan a la amilosa dando pastas opacas, con sabores y aromas indeseables mientras que las proteínas provocan la tendencia a formar espuma y también dan cierto sabor y aroma (Swinkels, 1992; Wang *et al.*, 1998).

Figura 4.42: Estructura elemental del almidón: Moléculas de α -D-glucosa (a) y su derivado α -D-glucopiranosido (b).

a.



b.



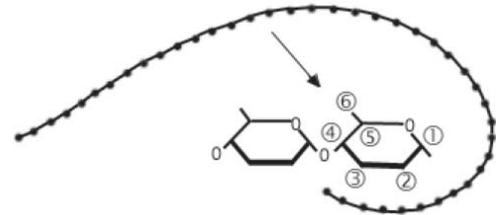
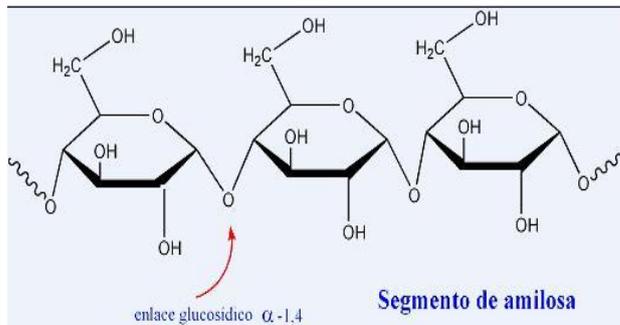
(Tomado de= a). *Enciclopedia Encarta* (<http://mx.encarta.msn.com>) y b). *Corn Starch*, 11th ed., 2006, Corn Refiners Association, Washington D.C., USA, 41 págs.)

Químicamente, el almidón está formado por dos polímeros distintos de la glucosa: amilosa y amilopectina (Figura 4.43). Ambos difieren en estructura, así como en sus propiedades físico-químicas y su reacción con el I_2 . La amilosa es una larga cadena lineal de α 1,4-D-glucopiranosidos con aproximadamente 1000 unidades de glucosa ($C_6H_{12}O_6$). La amilosa del maíz, igual que la de otras especies vegetales, no es estrictamente lineal porque contiene cerca de un 2% de residuos α 1,6-glucosídicos (Curá *et al.*, 1995; Wang *et al.*, 1998; Sajilata *et al.*, 2006). La amilopectina, en cambio, está constituida por moléculas altamente ramificadas de α -D-glucopiranosidos unidas primariamente por puentes 1-4 con ramificaciones en uniones 1-6. (Whistler & Daniel, 1984; Fuwa *et al.*, 1987; Hoover, 2001). Estos polímeros difieren en su capacidad para formar complejos con yodo, ácidos grasos y alcoholes de bajo peso molecular (Banks & Muir, 1980). El almidón de maíz existe en forma de gránulos discretos distribuidos en el endosperma del grano y su forma, tamaño y composición varía con el genotipo de maíz (Narváez-González *et al.*, 2007).

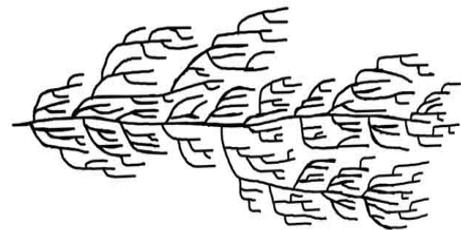
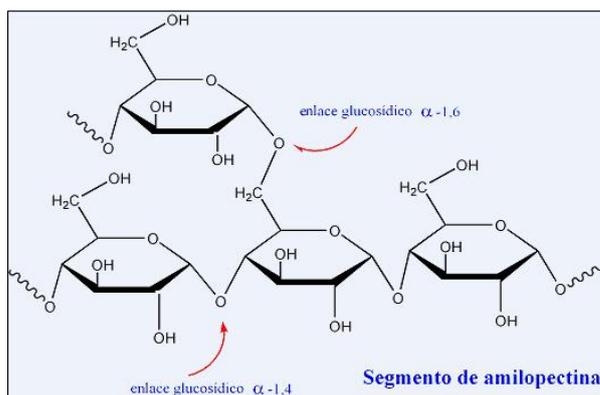
La síntesis de almidón involucra la actividad de cuatro enzimas= ADPG pirofosforilasa, SS (*starch synthase*), SBE (*starch branching enzyme*) y DBE (*starch debranching enzyme*) (Guan y Preiss, 1993; Wang *et al.*, 1998; James *et al.*, 2003; Yao *et al.*, 2004; Ji-Hong *et al.*, 2007; Feng *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2008)

Figura 4.43: Estructura de las moléculas de amilosa (a) y amilopectina (b).

a.



b.



(Tomado y modificado de= <http://images.google.com.ar> y Corn Starch, 11th ed., 2006, Corn Refiners Association, Washington D.C., USA, 41 págs.)

Los maíces cerosos o *waxy* se destacan porque el almidón de sus granos está casi enteramente constituido por amilopectina y fueron encontrados por primera vez en China en 1908 por el Reverendo J.M.W. Farnham quien ese mismo año envió semillas a EE.UU. donde fueron sembradas por Collins quien estudió y fotografió las plantas. Muy tempranamente, en 1928, Breggar reportó haber hallado la mutación *waxy* en maíces cultivados en Argentina. El maíz ceroso es cultivado desde hace más de un siglo por pequeños agricultores de China, Tailandia, Myanmar, Vietnam, Laos, Taiwan y Corea debido a su carácter ceroso o glutinoso (Lertrat y Thongnarin, 2008).

La particular constitución del almidón de este tipo de maíz (*Zea mays subesp. ceratina*; ver clasificación utilitaria de Sturtevant- Capítulo I) se debe a la acción del gen *waxy* que se comporta como recesivo en dosis simple (Garwood *et al.*, 1976). Este gen alojado en el locus *waxy* situado en el brazo corto del cromosoma 9 y cercano al punto de translocaciones constituye un defecto metabólico que hoy día subsiste en variedades cultivadas debido a que sus efectos deletéreos fueron contrarrestados mediante acumulación de factores modificadores favorables (Mangelsdorf, 1974). Se conocen tres alelos del locus *waxy*: *Wx* (almidón normal) y los alelos wx^a y *wx* que producen almidones modificados. Existe una extensa serie alélica del mutante *wx* (ver= www.maizegdb.org). El almidón normal es dominante respecto a los otros dos alelos y de acción genética aparentemente aditiva según mediciones de viscosidad y rigidez de las pastas de almidón.

Hixon & Sprague (1942) reconocieron las posibilidades que tiene el maíz ceroso para la molienda húmeda y poco después comenzó la producción comercial (Schopmayer *et al.*, 1943) aunque su rendimiento en almidón es algo inferior al de los maíces convencionales (Eckhoff y Watson, 2009). Debido a su constitución molecular, el almidón *waxy* produce pastas translúcidas e insaboras en contraposición a las pastas opacas y con sabor distintivo que se obtienen del almidón de maíces normales (Mc Masters, 1944; Craig *et al.*, 1989; Whistler y Daniel, 1997). El almidón ceroso produce dextrinas de alta solubilidad y baja viscosidad (Schopmayer *et al.*, 1943) y tarda semanas en gelificar, si es que lo hace (Billiaderis, 1992; Yuan y Thompson, 1998). La amilosa se caracteriza porque favorece la retrogradación de sus pastas durante el enfriamiento, ocasionando el indeseable fenómeno de sinéresis, mientras que la amilopectina presenta pastas menos viscosas que no retrogradan fácilmente al enfriarse (Hoover, 2002; Alvis *et al.*, 2008; Xie *et al.*, 2009).

El almidón ha ganado importancia en el desarrollo de nuevos productos por el bajo costo y la alta disponibilidad a partir de diferentes fuentes como cereales, tubérculos y leguminosas (Demingroz *et al.*, 2000). El almidón de maíz nativo o los almidones modificados químicamente pueden ser utilizados de diversa manera en la industria alimenticia: adhesivo, ligante, enturbiantes, formador de películas, estabilizante de espumas, agente de relleno, agente anti-envejecimiento de pan, formador de películas, estabilizante de espumas, gelificante, glaseante, humectante, texturizante y espesante (Reddy y Seib, 2000; Singh *et al.*, 2005).

El almidón *waxy* está considerado como de buena calidad para muchas aplicaciones industriales que pueden apreciarse en la extensa revisión y lista completa de aplicaciones

realizada por Powell (1973). Por ejemplo, cuando es tratado con ácidos o agentes oxidantes adquiere una excelente fuerza adhesiva y puede ser empleado como adhesivo o ser aprovechado como agente espesante o estabilizante en la industria alimenticia (elaboración de salsas, cremas, mezclas para tortas y/o budines instantáneos, etc.) (Primo Yúfera, 1997). La claridad y visco-estabilidad de la amilopectina hacen al almidón *waxy* particularmente conveniente para espesar budines de fruta, para mejorar la suavidad y cremosidad (*textura*) de productos enlatados o lácteos, así como la estabilidad al descongelamiento de productos congelados. Su resistencia a la resolubilización lo convierte en un excelente adhesivo para etiquetas de botellas ya que impide que las mismas se despeguen si son sumergidas en agua o expuestas a condiciones de alta humedad. En EE.UU., también se lo utiliza para fabricar cintas engomadas y pegamentos para sobres. El tratamiento enzimático del almidón *waxy* genera soluciones claras y sus pastas resultan particularmente aptas para la industria del acabado textil o papelería. Recientemente, también comenzó a utilizarse el almidón del maíz ceroso para desarrollar plásticos amigables con el medio ambiente y con múltiples usos en el sector de la electrónica y tecnología informática. Asimismo, es la materia prima preferida para la fabricación de maltodextrinas debido a su mejor solubilidad en agua y mayor estabilidad y claridad de las soluciones tras el secado.

El maíz ceroso es una fuente importante de niacina, ya que posee el doble que los maíces normales (Sager, 1951), lo cual reviste gran importancia en nutrición humana porque esta vitamina (B3 o PP) contribuye a evitar problemas y enfermedades propias de la desnutrición, lesiones de la piel, pelagra o lengua negra, fatiga constante y trastornos digestivos.

En este apartado, se presentan los resultados de los estudios de contenido y calidad del almidón del grano de cada una de las líneas CIG, testigos e híbridos HC cosechados en la campaña agrícola 2004/05. La calidad de este polisacárido depende fundamentalmente del genotipo y si bien el componente ambiental tiene influencia sobre la misma su importancia es secundaria (Zhao *et al.*, 2005; Corcuera *et al.*, 2007a), por lo que pueden considerarse válidos los resultados alcanzados en un ciclo agrícola.

El contenido de almidón del grano, determinado por el método del fenol-sulfúrico, osciló entre 59,0% y 65,4% para los materiales endocriados y desde 61,8 a 63,5% en las cruces simples (Tablas 4.30 y 4.31), o sea dentro de los rangos indicados por Wehling *et al.* (1993), Paulsen *et al.* (2003) y Vasanthan (2001). Las líneas endogámicas CIG11, CIG8, CIG26, CIG10, CIG6 y los híbridos simples HC1, HC2, HC7, HC8 y HC9 son los

materiales que tienen el mayor nivel de este polisacárido en sus granos. El contenido promedio de almidón de las líneas CIG es de 62,3% (*método analítico*) o de 70,7% (*infrarrojo cercano, NIR*) y supera ligeramente a los valores hallados por Taboada-Gaytan *et al.* (2009) en un grupo de líneas de alto contenido de almidón pertenecientes al GEM (*Germplasm Enhancement of Maize Project*).

Según surge de los datos incluidos en el párrafo anterior, el contenido de almidón determinado por el método del fenol-sulfúrico en los granos cosechados durante Marzo de 2005 resultó, en promedio, un 8,5% inferior al establecido mediante espectroscopia de infrarrojo cercano (*ver* Tablas 4.18 y 4.19, Cap. 4, págs. 127-128). Esta diferencia puede deberse, en parte, a que la tecnología NIR presenta dificultades para el análisis de carbohidratos no estructurales (CNES) cuya composición es similar a la de los carbohidratos estructurales (CES) (Rooney y Pflugfelder, 1986; Montiel y Elizalde, 2004; Hall, 2007) y por lo tanto absorben longitudes de onda similares y no es posible cuantificarlos con precisión absoluta mediante esta técnica (Vásquez *et al.*, 2004). Anteriormente, Orman y Schumann (1991) ya habían señalado que la espectroscopia de infrarrojo cercano es más precisa para determinar el contenido de las proteínas que el de aceite y almidón de los granos. Adicionalmente, debe considerarse que el espectrofotómetro NIR se calibra según el método A-20 de CRA (*Corn Refiners Association*, USA) que calcula el contenido de almidón en solución en base a su actividad óptica mediante un polarímetro (Dijkhuizen *et al.*, 1998) y en estos estudios el contenido porcentual del almidón se determinó a partir de las unidades de glucosa obtenidas por hidrólisis de la amilosa y amilopectina. La falta de coincidencia de esta metodología con la técnica utilizada para calibrar el NIR puede haber colaborado en la disparidad de resultados.

Sin embargo y a pesar de las diferencias halladas en términos de valor absoluto, ambas metodologías coincidieron en identificar a las líneas CIG4, CIG8, CIG10, CIG11 y CIG13, así como a los híbridos HC1, HC2, HC7, HC8 y HC9, entre los genotipos con mayor contenido de almidón. Los resultados obtenidos mediante la tecnología NIR se asocian estrechamente con los alcanzados a través del método analítico de Dubois *et al.* (1956) ($r= 0,70; 0,74$ para líneas endocriadas e híbridos simples respectivamente; $p\leq 0,01$) coincidiendo con lo señalado por Orman y Schumann (1991), Zehr *et al.* (1995), Dijkhuizen *et al.* (1998) y Paulsen *et al.* (2003), quienes observaron reciprocidad entre los resultados logrados mediante NIR y el ensayo de molienda húmeda a escala de laboratorio propuesto por Eckhoff (1996). Tal como afirman, Paulsen *et al.* (2003) y Spielbauer *et al.* (2009), la tecnología NIR es útil para identificar y seleccionar genotipos

con mayor contenido de almidón. La espectroscopía de infrarrojo cercano permite alcanzar resultados en pocos segundos con una significativa reducción de costos y horas de trabajo en comparación a los métodos analíticos de referencia que brindan resultados en mayor tiempo y con alto nivel de precisión por lo que conviene utilizarlos para identificar materiales promisorios en etapas avanzadas del proceso de selección.

Los datos de la Tabla 4.31 también reflejan que en siete de las doce cruzas simples fue importante una acción génica de tipo dominante, coincidiendo en este sentido con Zdunic *et al.* (2008) quienes analizaron las medias generacionales de nueve cruzas biparentales entre líneas endogámicas de maíz de Croacia.

El contenido de azúcares con capacidad reductora (AR) hallados en los materiales endocriados y cruza simple resultó bastante variable según puede apreciarse en las Tablas 4.30 y 4.31. Las líneas endocriadas CP y normales tienen los niveles más bajos de AR mientras que los testigos *waxy* CIG14 y CIG15, cuyo endosperma además expresa el gen "abollado1" (*sh1*) exhiben un contenido muy superior. Este resultado concuerda con otros publicados por Laughnan (1953) al estudiar el efecto del gen "abollado2" (*sh2*) sobre los carbohidratos de reserva del grano maduro de maíz. Los niveles de AR hallados en los maíces *waxy* y con almidón convencional que forman parte de estos estudios resultaron similares y a los hallados por Brink y Abegg (1925), Earley (1951), Curá *et al.* (1993), Kereliuk *et al.* (1995) y Shannon *et al.* (2009).

Ninguno de los materiales analizados contiene fitoglucógeno, ya que como indicaron Curá *et al.* (1993), al tratar el sobrenadante soluble en agua con etanol 96° no se observó precipitación de polisacáridos. Este resultado concuerda con los estudios de Black *et al.* (1965) quienes tampoco detectaron presencia de este polisacárido en maíces *waxy* ni convencionales.

El fraccionamiento molecular del almidón a través del método de solubilidad diferencial en butanol:agua permitió calcular la cantidad (%) de amilosa y amilopectina presente en el endosperma del grano de cada uno de los genotipos bajo estudio.

La información incluida en las Tablas 4.30 y 4.31 revela que el almidón aislado a partir de granos de las líneas mutantes simples (CIG1, CIG3, CIG6, CIG11), dobles mutantes (CIG27, CIG29, CIG30), líneas *waxy* legadas por Illinois State University de USA que fueron utilizadas como testigos (CIG14= 83-2205-2, CIG15= 94-1590-1) y de las cruza simple (HC3, HC4, HC7, HC8, HC10, HC11) está enteramente constituido por

amilopectina (Figuras 4.44 y 4.45). Los granos de maíz homocigóticos para el gen *waxy* carecen o son deficientes en la sintasa del almidón que sintetiza amilosa ligada a los gránulos (GBSSI) (Whistler & Daniel, 1984; Nelson & Pan, 1995; Van Hung, 2008). Por el contrario, las líneas CIG e híbridos HC de alta calidad proteica (CP) o normales poseen 23,5% a 29,7% de amilosa, lo cual permite deducir que codifican una proteína funcional GBSS1.

El contenido de las dos fracciones moleculares del almidón varió fuertemente entre las líneas endocriadas (ANOVA, F_{32-31} : 2648,3; $p \leq 0,0001$ para amilosa y F_{32-31} : 1514,9; $p \leq 0,0001$ para amilopectina) así como entre los híbridos simples HC (ANOVA, F_{12-11} : 1161,1; $p \leq 0,0001$ para amilosa y F_{12-11} : 1161,8; $p \leq 0,0001$ para amilopectina). Mediante la prueba de mínimas diferencias significativas (MDS Fisher_{0.01}) se determinaron ocho y nueve grupos de homogeneidad en las líneas CIG para amilopectina y amilosa respectivamente (Tabla 4.30) y en híbridos HC se detectaron únicamente tres grupos homogéneos para ambos polímeros (Tabla 4.31).

En la Tabla 4.32 se presentan los valores medios de amilosa y amilopectina de cada uno de los grupos de líneas endogámicas e híbridos simples. No existen diferencias estadísticas ($t_{Student}$) vinculadas al contenido relativo de ambas fracciones hallado en los materiales normales y CP, que son portadores de al menos una dosis del alelo *Wx* (Tablas 4.33 y 4.34).

Las variaciones de la curva de absorbancia (λ_{max}) y de su punto de inflexión (*shoulder*) constituyen características propias de cada almidón aislado atribuibles a modificaciones del peso molecular de sus componentes (Knutson, 2000). Por lo tanto, los cambios observados en los espectros de absorción de las amilosas y amilopectinas aisladas de los genotipos CIG y HC permiten identificar, caracterizar y determinar la calidad final del almidón. Por lo general, y de acuerdo a su constitución molecular, el almidón entero muestra valores de absorbancia (λ_{max}) comprendidos entre 380 a 700 nm. A su vez, la amilosa se caracteriza por un $\lambda_{max} = 560-640$ nm, mientras que valores de 490–560 nm revelan presencia de amilopectina.

Las líneas endogámicas y los híbridos simples mostraron un patrón típico para la amilosa ($\lambda_{m\acute{a}x} = 520$ a 635 nm) y otro para la amilopectina ($\lambda_{m\acute{a}x} = 484$ a 526 nm). Todos los espectros de absorción obtenidos mostraron de modo persistente la presencia de un

punto de inflexión (*shoulder*) en 398 nm para la amilopectina y 410 nm para la amilosa (Figuras 4.46 y 4.47 respectivamente).

Al calcular el parámetro "A", definido por Tolmasky y Krisman (1987) como absorbancia en λ_{max} /absorbancia del punto de inflexión se encontró que en todos los materiales este parámetro fluctuó entre un valor de 1,5 a 1,6 para la amilopectina y desde 2,1 a 4,0 para la amilosa. Estos resultados son muy similares a los reportados para maíz por Tolmasky y Krisman (1987) y para trigo por Corcuera *et al.* (2007a). Los mayores valores de "A" están asociados a glucopolisacáridos con largas cadenas externas (*amilosa*) mientras que los valores menores son típicos de las cadenas cortas y ramificadas de la *amilopectina*. El parámetro "A" constituye una forma rápida y útil de obtener una aproximación de las estructuras de las fracciones del almidón debido a que los espectros de absorción se obtuvieron con una cantidad reducida de polisacáridos (Tolmasky y Krisman, 1987).

La amilopectina presenta un alto grado de ramificación, pero sus cadenas externas tienen bajo grado de polimerización ($DP \leq 20$) y reaccionan débilmente con el yodo. Por el contrario, la amilosa es lineal o escasamente ramificada pero sus cadenas externas tienen un alto grado de polimerización ($DP \geq 200$) (Wang *et al.*, 1998) y reaccionan fuertemente con el yodo. Weatherwax (1923), Bates *et al.* (1943), Bailey y Whelan (1961), entre otros, utilizando el reactivo de I-KI demostraron que casi todo el almidón acumulado en el endosperma homocigótico recesivo *wxwxwx* está formado por amilopectina y se tiñe de rojizo o marrón-rojizo. En cambio, el maíz convencional con 1 a 3 dosis del alelo *Wx* posee un almidón con 22 - 25 o 28% de amilosa, respectivamente, que se tiñe de azul oscuro (Mc Clintock, 1951). El locus *wx^a* descubierto en 1941 por Andrés y Bascialli en el Instituto Fitotécnico de Santa Catalina (Universidad Nacional de La Plata) produce almidón con cantidades variables de amilosa según dosis génica y reacciona con la solución de I:IK dando un color orquídea o violeta pálido (*wx^awxwx* tiene 0,65% amilosa; *wx^awx^awx* tiene 1,2-1,3% amilosa y *wx^awx^awx^a* produce hasta 2,5% amilosa) (Andrés y Bascialli, 1941; Andrés, 1944; Mc Clintock, 1948; Sager, 1951).

El almidón entero de algunas líneas mutantes simples (*CIG2*, *CIG4*, *CIG5*, *CIG7*, *CIG8*, *CIG9*, *CIG10* y *CIG13*), doble mutante *CIG28* y de las cruza simples *HC1*, *HC2*, *HC7* y *HC12* produjo una coloración violeta claro u orquídea al ser tratado con el reactivo de Krisman (I:IK en $CaCl_2$), lo cual asociado a un nivel de amilopectina de 97,5% a 99,0% sugiere la presencia de hasta tres dosis del alelo *wx^a* en estos materiales cuyo fondo genético incluye germoplasma de las sintéticas V1 y V2 originarias de Argentina.

Las supuestas amilosas aisladas de los genotipos CIG y HC portadores de alelos wx^a tienen altos valores de "A", propios de este polímero, pero un reducido valor de absorbancia (λ_{max} = 520 – 530 nm) que junto al color azul claro que produjeron con el reactivo de Krisman sugiere que se está en presencia de un polisacárido ramificado y con cadenas externas de gran longitud (Boyer *et al.*, 1976; Yamada *et al.*, 1976, 1978; Curá *et al.*, 1995; Wang *et al.*, 1998) (Figura 4.47 A-E y F). A nivel molecular, la interacción entre los polímeros y el yodo es extremadamente compleja pero refleja las diferencias relativas en la frecuencia de ramificación entre la amilosa y amilopectina (Yu *et al.*, 1996). Se sabe que existen amilopectinas con cadenas externas de alto grado de polimerización (DP= 85-180) que se tiñen de tonos azulados al interactuar con el yodo (Takeda *et al.*, 1986; Wang *et al.*, 1998) y por ende pueden confundirse con formas "atípicas" de amilosa y cometer errores en la determinación de la relación amilosa/amilopectina basada únicamente en la afinidad con el yodo (Yu *et al.*, 1996; Wang *et al.*, 1998).

En consecuencia, postulamos que el alelo wx^a no parece favorecer la producción de una cantidad reducida de auténtica amilosa, sino más bien una fracción intermedia que podría denominarse "amilopectina modificada", o simplemente "estructura intermedia" (Takeda *et al.*, 1986; Wang *et al.*, 1993; Curá *et al.*, 1995; Mua y Jackson, 1995; Klucinec y Thompson, 1998; Tziotis *et al.*, 2004). Por este motivo se estima prudente realizar estudios más profundos con enzimas que supriman la ramificación seguidos de análisis de cromatografía de exclusión por tamaño (Wang *et al.*, 1998), o bien determinar el índice de afinidad de yodo (Knutson y Grove, 1994) para revelar la verdadera naturaleza de esta fracción intermedia.

Tabla 4.30 Resultados del fraccionamiento molecular del almidón de las líneas endogámicas CIG.

LÍNEA	TIPO	%ALMIDON	% AMILOSA	% AMILOP.	R ¹	AR ²
CIG1	Waxy	60,0	0,0	100,0	0,0:4,0	0,23
CIG2	Waxy	62,3	2,5	97,5	0,1:3,9	0,31
CIG3	Waxy	60,7	0,0	100,0	0,0:4,0	0,45
CIG4	Waxy	63,1	2,1	97,9	0,1:3,9	0,28
CIG5	Waxy	61,5	2,3	97,7	0,1:3,9	0,30
CIG6	Waxy	63,8	0,0	100,0	0,0:4,0	0,25
CIG7	Waxy	62,1	2,2	97,8	0,1:3,9	0,29
CIG8	Waxy	65,1	2,4	97,6	0,1:3,9	0,35
CIG9	Waxy	62,6	2,2	97,8	0,1:3,9	0,34
CIG10	Waxy	64,2	2,3	97,7	0,1:3,9	0,32
CIG11	Waxy	65,4	0,0	100,0	0,0:4,0	0,27
CIG12	Waxy	63,5	0,2	99,8	0,0:4,0	0,42
CIG13	Waxy	63,2	2,2	97,8	0,1:3,9	0,32
CIG14*	Waxy	63,6	0,0	100,0	0,0:4,0	2,19
CIG15*	Waxy	59,0	0,0	100,0	0,0:4,0	2,36
CIG16	CP	62,5	24,0	76,0	0,9:3,1	0,19
CIG17	CP	62,6	26,8	73,2	1,1:2,9	0,23
CIG18	CP	61,4	27,2	72,8	1,1:2,9	0,24
CIG19	CP	63,7	24,7	75,3	1,0:3,0	0,31
CIG20	CP	60,8	23,5	76,5	0,9:3,1	0,23
CIG21	CP	61,2	24,0	76,0	0,9:3,1	0,25
CIG22*	CP	62,7	25,4	74,6	1,0:3,0	0,32
CIG23	CP	62,9	24,0	76,0	0,9:3,1	0,25
CIG24	CP	63,2	25,2	74,8	1,0:3,0	0,20
CIG25*	CP	64,1	29,7	70,3	0,2:2,8	0,19
CIG26	CP	64,4	23,8	76,2	0,9:3,1	0,29
CIG27	DR	59,4	0,0	100,0	0,0:4,0	0,37
CIG28	DR	60,1	0,4	99,6	0,0:4,0	0,35
CIG29	DR	61,0	0,0	100,0	0,0:4,0	0,39
CIG30	DR	61,9	0,0	100,0	0,0:4,0	0,38
CIG31	DR	62,3	0,5	99,5	0,0:4,0	0,36
CIG32*	Normal	60,2	30,4	69,6	1,2:2,8	0,26
CIG33	Normal	60,1	24,4	73,6	1,1:2,9	0,21

Ref. = * = materiales empleados como testigos del ensayo

¹ = relación amilosa/amilopectina; ² = % azúcares reductores sobre base seca

MDS Fisher_{0,01} = 1,14 (amilosa) y (amilopectina); p ≤ 0.01

Tabla 4.31 Resultados del fraccionamiento molecular del almidón de los híbridos HC.

Genotipo	TIPO	Cruza	% Almidón			F1-Contenido %			R ⁴	AR ⁵
			P1	P2	MP	1	2	3		
HC1	Waxy	CIG7 x CIG4	62,1	63,1	62,6	62,8	2,3	97,7	0,1:3,9	0,35
HC2	DR	CIG30 x CIG28	61,9	60,1	61,0	63,5	1,0	99,0	0,8:3,2	0,43
HC3	DR	CIG28 x CIG31	60,1	62,3	61,2	62,0	0,0	100,0	0,7:3,3	0,44
HC4	DR	CIG29 x CIG27	61,0	59,4	60,2	61,8	0,3	99,7	0,7:3,3	0,51
HC5	CP	CIG16 x CIG17	62,5	62,6	62,5	62,8	26,0	74,0	1,0:3,0	0,31
HC6	CP	CIG17 x CIG18	62,6	61,4	62,0	61,8	28,0	72,0	1,1:2,9	0,29
HC7	DR	CIG31 x CIG28	62,3	60,1	61,2	63,1	0,8	99,2	0,7:3,3	0,41
HC8	DR	CIG19 x CIG6	63,7	63,8	63,7	62,9	0,0	100,0	0,9:3,9	0,38
HC9	CP	CIG17 x CIG16	62,6	62,5	62,6	63,0	24,0	76,0	1,0:3,0	0,35
HC10	DR	CIG27 x CIG6	59,4	63,8	61,6	62,0	0,4	99,6	0,8:3,2	0,44
HC11	DR	CIG6 x CIG27	63,8	59,4	61,6	62,3	0,7	99,3	0,7:3,3	0,50
HC12	Waxy	CIG7 x CIG10	62,1	64,2	63,1	62,8	2,5	97,5	0,1:3,9	0,36
ACA 2000	Normal	Testigo				62,3	26,2	73,8	1,1:2,9	0,48

Ref.= ¹ Almidón; ² Amilosa; ³ Amilopectina; ⁴ relación amilosa: amilopectina; ⁵ % azúcares reductores; $MDS_{Fisher0.01} = 1,63$ para amilosa y amilopectina; $p \leq 0,01$

Tabla 4.32 Medias y desvíos estándar correspondientes a las dos fracciones moleculares del almidón de los materiales analizados.

Líneas endogámicas CIG			Híbridos simples HC		
Grupo	% amilosa	% amilopec.	Grupo	% amilosa	% amilopec.
waxy	1,2 ± 1,2	98,8 ± 1,2	waxy	2,4 ± 0,1	97,6 ± 0,1
CP	25,3 ± 1,9	74,7 ± 1,9	CP	26,0 ± 2,0	74,0 ± 2,0
DR	0,3 ± 0,4	99,7 ± 0,4	DR	0,5 ± 0,4	99,5 ± 0,4
normal	27,4 ± 4,2	71,6 ± 2,8	normal	26,2 ± 0,0	73,8 ± 0,0

Tabla 4.33 Diferencias estadísticas ($t_{Student}$) halladas entre los grupos de híbridos simples para nivel de amilosa y amilopectina.

	waxy	CP	DR	normal
waxy		37,5**	2,9**	8,7**
CP	37,5**		41,0**	0,7 ns
DR	31,0**	8,2**		9,0**
normal	13,4**	1,5 ns	5,5**	

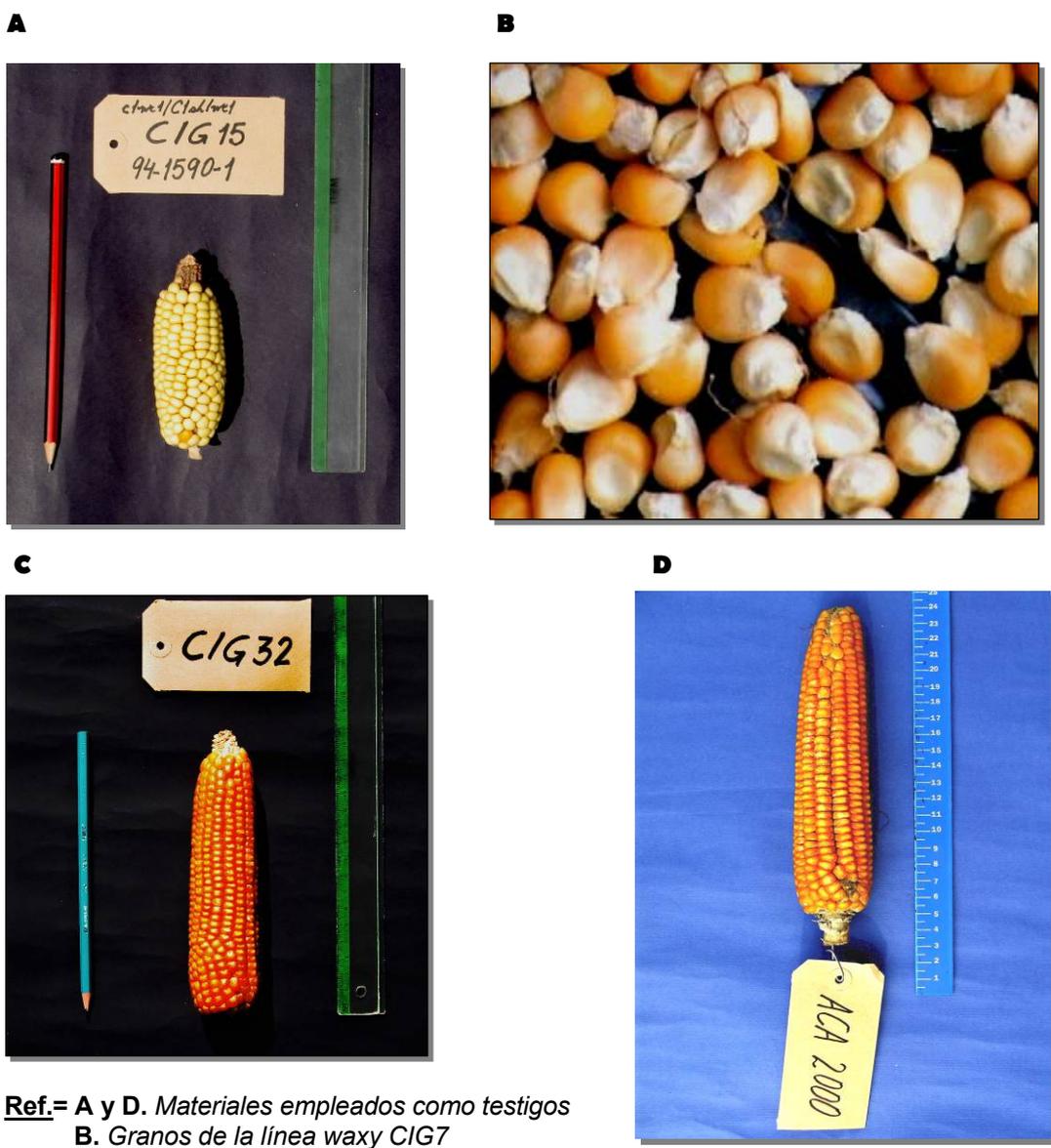
Ref.= amilosa (en amarillo); amilopectina (en canela)
 **= 1% de probabilidad; ns= no significativo

Tabla 4.34 Diferencias estadísticas (*t* Student) halladas entre los grupos de líneas endogámicas para nivel de amilosa y amilopectina.

	waxy	CP	DR	normal
waxy		22,2**	1,9 ns	371,4**
CP	22,3**		21,8**	0,2 ns
DR	2,5*	21,8**		11,9**
normal	372,8**	0,2 ns	11,9**	

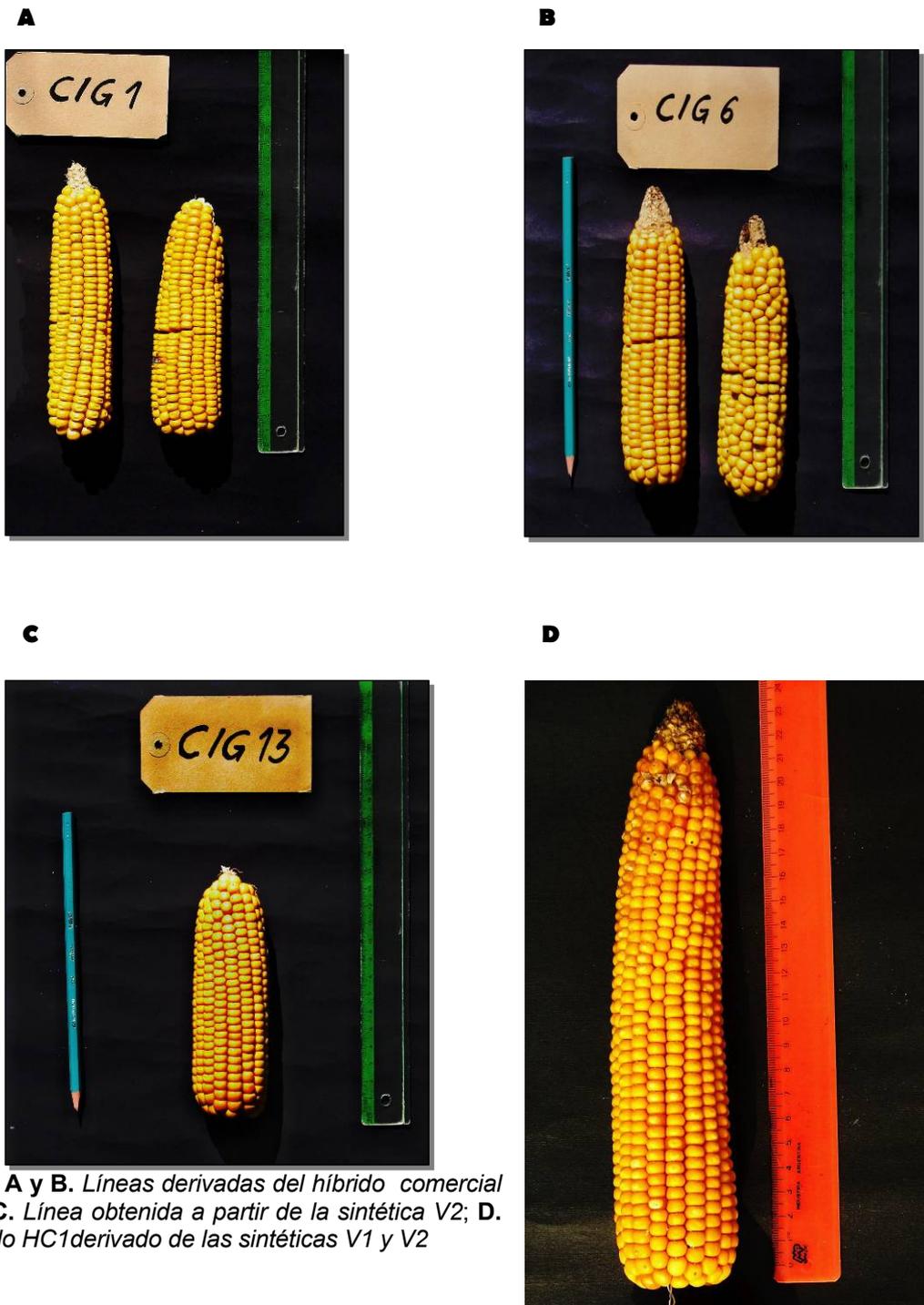
Ref. = amilosa (en amarillo); amilopectina (en canela)
 **= 1% de probabilidad; *= 5% de probabilidad; ns= no significativo

Figura 4.44: Espigas y granos de materiales cerosos (waxy) y normales o vítreos.



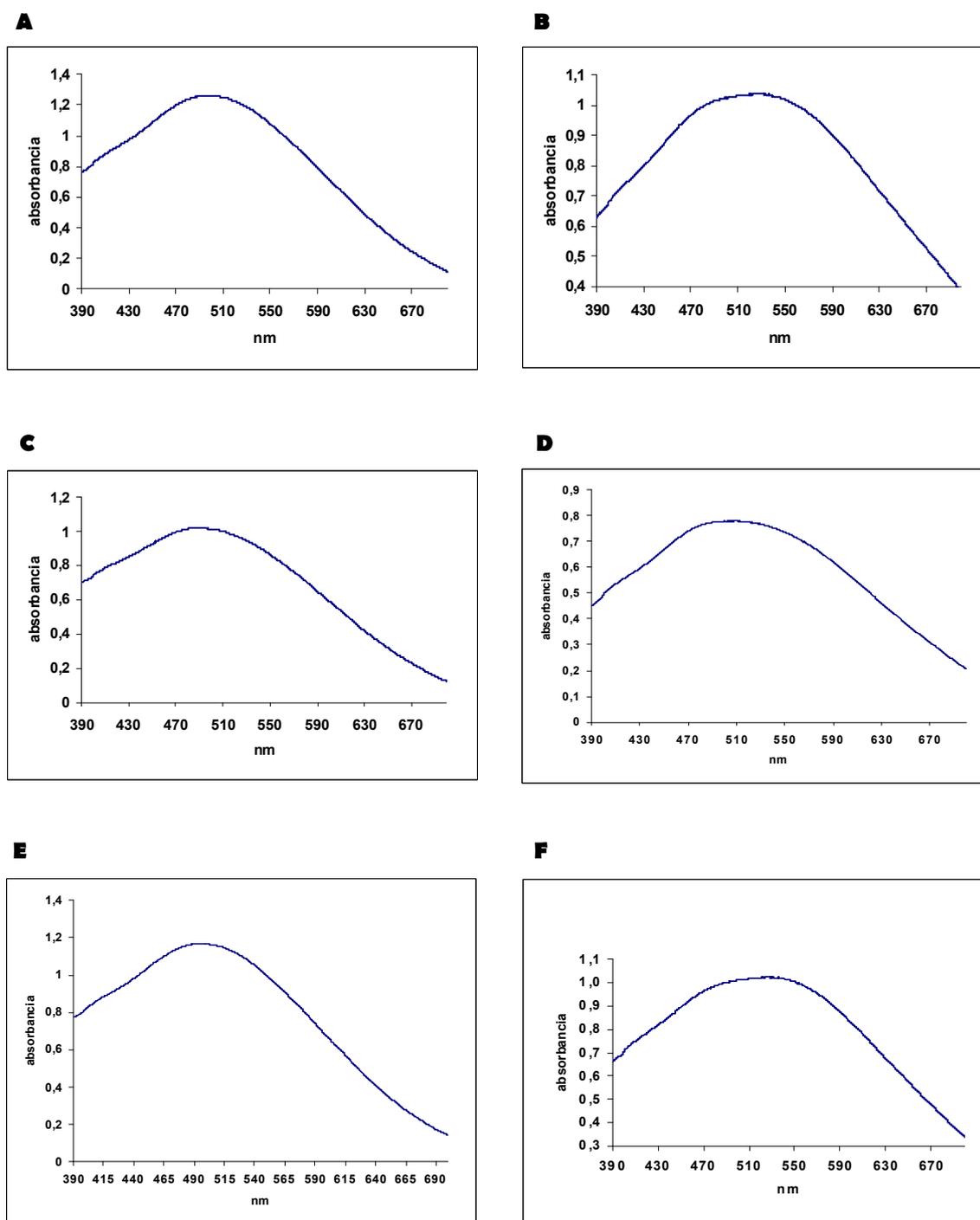
Ref. = A y D. Materiales empleados como testigos
 B. Granos de la línea waxy CIG7
 C. Nueva línea normal o vítrea

Figura 4.45: Espigas de líneas endogámicas e híbridos simples cerosos.



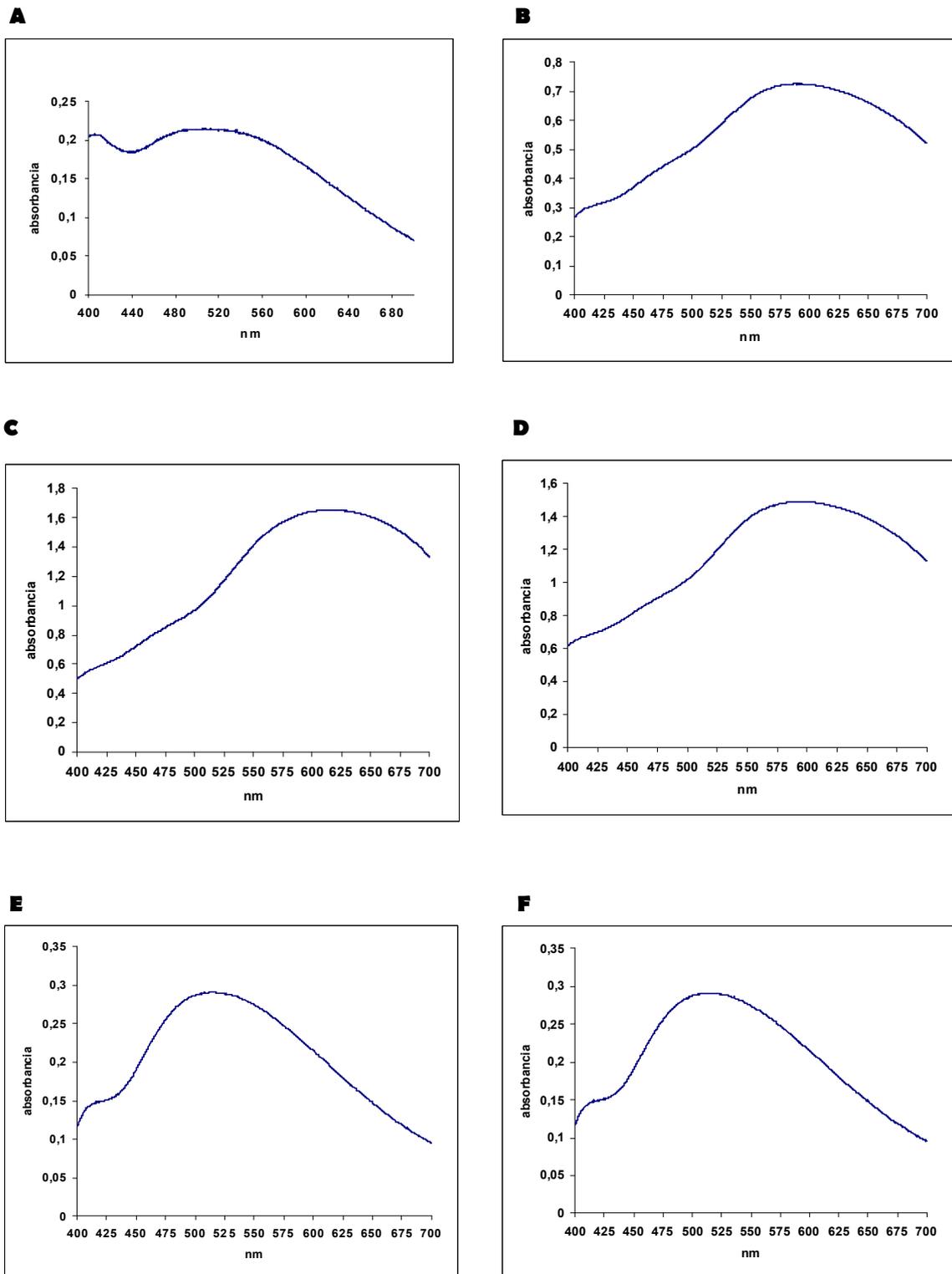
Ref.= A y B. Líneas derivadas del híbrido comercial FW; C. Línea obtenida a partir de la sintética V2; D. Híbrido HC1 derivado de las sintéticas V1 y V2

Figura 4.46 Espectros de absorción de amilopectina de líneas endogámicas CIG e híbridos simples HC.



Ref.= A. Línea waxy CIG2; B. Línea de alta calidad proteica CIG25; C. Línea doble mutante CIG28; D. Línea normal o vítrea CIG32; E. Híbrido simple waxy HC1; F. Híbrido simple waxy HC12.

Figura 4.47 Espectros de absorción de amilosa de líneas endogámicas CIG e híbridos simples HC.



Ref.= A. Línea waxy CIG2; B. Línea de alta calidad proteica CIG25; C. Línea doble mutante CIG28; D. Línea normal o vítrea CIG32; E. Híbrido simple waxy HC1; F. Híbrido simple waxy HC12.

4.8 ASPECTOS DE INTERÉS APLICADO

- Las líneas endogámicas CIG e híbridos simples HC tienen en promedio 5,4% y 5,6% de aceite, respectivamente. Se destacan particularmente las líneas CIG5, CIG15 (testigo), CIG18, CIG20, CIG26 y los híbridos HC6, HC9, HC10, HC11 y HC12 por superar el nivel del 6% señalado por el *US Grain Council* (1999) como base para considerar a un maíz como de alto contenido de aceite (HOC).
- Las líneas endocriadas CIG (excepto CIG4, CIG10, CIG12 y CIG13) poseen más de 11% de proteína indicado por FAO como el valor máximo observado en las variedades comunes de maíz. Se destacan particularmente las líneas CIG8 (12,9%) y CIG21 (13,3%). Los híbridos simples HC muestran un valor medio de proteína de 11,5% y superaron significativamente al testigo ACA 2000 (10,7%). El nivel proteico medio de los nuevos híbridos HC superó aproximadamente en un 21% al valor medio de proteína estimado por la Universidad Nacional de Luján e ILSI Argentina en maíces cultivados en nuestro país.
- El análisis de infrarrojo cercano detectó, en promedio, un 70,4% de almidón en las líneas CIG e híbridos simples HC. Las líneas CIG4, CIG8 y CIG12 poseen 71,8 a 72,9% de este componente. Solamente los híbridos HC1 y HC2 produjeron 71,0 a 71,5% de almidón.
- Los genotipos evaluados se diferencian significativamente entre sí por contenido de aceite, proteína y almidón. Asimismo, se detectó una significativa interacción genotipo x ambiente para estos componentes químicos. El ambiente condiciona la composición química del grano, resultando particularmente sensible al mismo el nivel de proteína. Por el contrario, el contenido de aceite fue el carácter químico más constante a través de las evaluaciones lo que sugiere una alta heredabilidad y escasa o nula influencia ambiental.
- Las líneas endogámicas fueron menos estables que los híbridos simples en cuanto a su composición química, lo cual podría deberse a un efecto de la endocría sobre plantas de una especie naturalmente alógama.
- En las líneas CIG e híbridos simples HC se halló correlación negativa entre el contenido de aceite y almidón. No se detectaron asociaciones estadísticas entre nivel de aceite y proteína, ni tampoco entre almidón y proteína.
- El híbrido HC8 tiene el mayor contenido de proteína y un elevado nivel de aceite. Asimismo, como en los híbridos HC6, HC9 y HC12 se hallaron niveles de aceite y proteína por encima de los promedios nacionales, es previsible que los mismos puedan

tener una aplicación importante en alimentación animal y/o la industria de transformación del maíz.

- El análisis de la varianza permitió detectar diferencias significativas entre genotipos para perfil de ácidos grasos. Las líneas CIG e híbridos HC presentaron una relación de aceites $\Omega 6/\Omega 3$ muy desequilibrada (58,1 y 63,6 respectivamente). En cambio, la relación entre ácidos grasos saturados e insaturados resultó equilibrada y coincidente con el valor reportado por otros autores para esta especie.
- Se desarrollaron y seleccionaron líneas endogámicas de alta calidad proteica con grano totalmente opaco (CIG16, CIG19, CIG23, CIG24, CIG26) y con 50 a 75% de endosperma vítreo catalogadas como fenotipo *opaco-2 modificado* (CIG17, CIG18, CIG20 y CIG21). Asimismo, fue posible obtener líneas puras doble mutantes *wxo2* con granos opacos de textura blanda (CIG27, CIG28, CIG29, CIG30 y CIG31).
- Las líneas endocriadas e híbridos simples de alta calidad proteica presentan niveles de lisina que varían desde 3,5 a 4,7 mg aa/100 mg proteínas y un contenido de triptófano dentro de un rango de 0,7 a 1,3 mg aa/100 mg proteína. Las diferencias estadísticas halladas para contenido de triptófano entre materiales simples (*o2*) y dobles mutantes (*wxo2*) sugieren un tipo de acción sinérgica entre los dos genes recesivos simples sobre la calidad de las proteínas del endosperma aunque la misma puede manifestarse, o no, y tener una intensidad variable, dependiendo del fondo genético al cual se incorporan los genes de interés económico.
- Los genotipos homocigóticos recesivos para el gen *waxy* presentan 100,0% de amilopectina y su almidón se tiñó de marrón rojizo con el reactivo de Krisman. En cambio, el almidón de los materiales cerosos derivados de las sintéticas V1 y V2 dio un color orquídea al interactuar con el yodo y ello sugiere presencia del alelo *wx^a*. Sin embargo, la fracción de "supuesta amilosa" de estos materiales si bien tiene un valor del parámetro "A" superior a 2,0 tiene un $\lambda_{\max} = 520-530$ nm y se tiñe de azul claro con el reactivo de Krisman. Por ello, es posible que se trate de un compuesto "intermedio" o de una amilopectina con cadenas más largas y menor número de ramificaciones que lo normal.

Capítulo 5

RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE LA EVALUACIÓN AGRONÓMICA POR CARACTERES MORFOLÓGICOS



5.1. Caracterización morfológica de las líneas puras CIG

La inscripción de una nueva línea endogámica en el Registro Nacional de Propiedad de Cultivares (RPNC) de la República Argentina exige la descripción morfoagronómica cualitativa y cuantitativa de las creaciones fitogenéticas para poder diferenciar a la nueva variedad. El estudio de diferenciación, homogeneidad y estabilidad (DHE) se realiza según los lineamientos establecidos en el Capítulo III; arts. 5, 6, 7, 8, 9 y 12 del convenio UPOV (*Union de Protection Obtention Vegetale*) firmado en Ginebra en 1961 (revisado en 1972, 1978 y 1991) y que también es aplicado en EE.UU., países miembros de la CEE, México y Uruguay, entre otros países. Los datos morfológicos están afectados por su interacción con el ambiente y por ello deben ser medidos a través de una suficiente cantidad de repeticiones y únicamente son válidas las comparaciones de datos tomados en el mismo ambiente (Smith y Smith, 1989a). Actualmente, este tipo de datos son los únicos aceptados universalmente en la protección de las variedades vegetales por su capacidad para demostrar identidad y diferenciación respecto de otras ya existentes (Smith y Smith, 1989a, 1989b).

Se procedió a la evaluación morfológica de las nuevas líneas endocriadas CIG y testigos a través de un MET (Llavallol 2002/03 a 2004/05, ambientes L3 a L5). En la Tabla 5.35 se presentan las medias genotípicas y desviaciones estándar correspondientes. Los nuevos materiales mostraron alturas de planta (AP) variables, entre 122,2 cm (CIG24) a 189,4 cm (CIG13). La espiga superior se insertó a una altura equivalente al 30 % de la altura total del tallo, fluctuando desde el 20,0% al 41,0%, valores muy similares a los hallados por Ruíz de Galarreta Gómez (1993) en poblaciones de maíz de la provincia de Guipúzcoa

(España). El número total de hojas (NH) varió desde 10,7 (CIG6) a 15,1 (CIG16), de las cuales 4,3 (CIG6) a 6,6 (CIG26) están situadas encima de la espiga superior (NHEE). La prolificidad, medida a través del número de espigas por planta (EP), varió desde 1,0 (CIG23) a 2,4 espigas fértiles por planta (CIG10 y CIG29). La línea CIG33 superó a los testigos en todos los descriptores, excepto en altura de inserción de la espiga superior (AIE). Existe una correlación altamente significativa (*r* de Pearson; $p \leq 0,01$) entre los siguientes pares de caracteres: AP-AIE ($r=0,65$), AP-EP ($r=0,48$), NH-NHEE ($r=0,77$) y NH-EP ($r=0,42$). Se compararon las medias a través de las mínimas diferencias significativas (*MDS de Fisher*; $p \leq 0,01$) (Tabla 5.35). Los grupos de homogeneidad resultantes están representados en las Figuras 5.48 a 5.52 que permiten observar la variabilidad existente entre los nuevos genotipos.

Las plantas de una misma línea endocriada son extremadamente semejantes en sus caracteres cualitativos, pero ligeras modificaciones ambientales inducen cambios en los valores fenotípicos de sus caracteres métricos provocando un aumento de la variabilidad observada. La variación dentro de una línea pura se debe entonces a la plasticidad propia de los caracteres cuantitativos y como indicó Hiorth (1985) su manifestación se mide a través del coeficiente de variación (CV%). Francis y Kannenberg (1978) estimaron la estabilidad a partir de las desviaciones desde la media genotípica utilizando el CV% como parámetro apropiado. Estos autores consideraron que el comportamiento de un genotipo resulta estable si su varianza entre ambientes es reducida, lo cual sucede cuando casi no se registran cambios provocados por variaciones ambientales. Esta percepción de la estabilidad es análoga a la homeostasis y se la conoce como estabilidad tipo I (Lin *et al.*, 1986) o estabilidad biológica (Becker y León, 1988).

Los CV% calculados en las líneas CIG fluctuaron desde 1,6% (NH, CIG18) hasta 15,2% (AIE, CIG25-TESTIGO), siendo estos reducidos valores producto de su alto nivel de endocría aunque también sugieren condiciones ambientales favorables que redujeron la variabilidad fenotípica. Las líneas que para un determinado carácter tienen un CV% menor al promedio calculado para el conjunto de materiales estudiados son de comportamiento homeostático (Francis y Kannenberg, 1978). Los CV% medios correspondientes a los descriptores estudiados son: 7,1% (AP), 8,5% (AIE), 4,2% (NH), 3,9% (NHEE) y 7,4% (EP). De acuerdo a esto, 13 de las 28 líneas se comportaron de manera estable para AP, 14/28 para AIE, 14/28 para NH, 17/28 para NHEE y 15/28 para EP, sin considerar los materiales utilizados como testigos del ensayo. La mayoría de los testigos (4/5) resultó estable para NH mientras que apenas 1/5 lo fue para AIE.

Tabla 5.35: Medias, desviaciones estándar, MDS_{Fisher} , y partición de la suma de cuadrados de los caracteres morfológicos de líneas puras evaluadas en tres ambientes.

LÍNEA	TIPO	AP	AIE	NH	NHEE	EP
CIG1	Waxy	176,2 ± 20,9	64,7 ± 5,3	13,5 ± 0,3	5,0 ± 0,3	2,0 ± 0,1
CIG2	Waxy	150,8 ± 14,5	47,5 ± 4,0	14,1 ± 1,0	5,8 ± 0,2	2,1 ± 0,1
CIG3	Waxy	149,7 ± 10,9	44,2 ± 4,1	12,8 ± 1,2	4,3 ± 0,3	1,7 ± 0,1
CIG4	Waxy	173,2 ± 13,7	55,8 ± 4,2	12,3 ± 0,2	4,8 ± 0,2	1,8 ± 0,1
CIG5	Waxy	124,0 ± 10,5	30,5 ± 2,4	14,9 ± 0,6	5,7 ± 0,2	1,7 ± 0,1
CIG6	Waxy	145,0 ± 4,0	47,2 ± 4,0	10,7 ± 0,5	4,3 ± 0,2	1,4 ± 0,1
CIG7	Waxy	139,3 ± 13,3	47,0 ± 5,4	11,3 ± 0,5	4,6 ± 0,2	2,0 ± 0,1
CIG8	Waxy	144,0 ± 4,6	43,8 ± 1,8	12,0 ± 0,6	4,7 ± 0,3	1,6 ± 0,2
CIG9	Waxy	147,5 ± 11,3	38,4 ± 2,0	13,6 ± 0,8	5,1 ± 0,3	2,1 ± 0,2
CIG10	Waxy	180,1 ± 14,8	51,3 ± 5,5	14,1 ± 0,7	5,4 ± 0,2	2,4 ± 0,2
CIG11	Waxy	182,7 ± 4,6	47,6 ± 2,5	13,2 ± 0,7	5,2 ± 0,4	2,0 ± 0,2
CIG12	Waxy	148,4 ± 6,6	58,3 ± 2,9	12,3 ± 0,4	5,0 ± 0,2	1,2 ± 0,2
CIG13	Waxy	189,4 ± 11,1	57,0 ± 5,1	13,6 ± 0,7	5,2 ± 0,2	2,0 ± 0,1
CIG14*	Waxy	142,6 ± 7,6	35,6 ± 3,1	13,3 ± 0,3	5,5 ± 0,3	1,9 ± 0,2
CIG15*	Waxy	124,8 ± 10,1	34,1 ± 2,3	12,5 ± 0,4	4,9 ± 0,1	1,2 ± 0,1
CIG16	CP	166,1 ± 8,4	33,0 ± 4,5	15,1 ± 0,6	6,5 ± 0,2	1,9 ± 0,2
CIG17	CP	163,4 ± 15,2	50,0 ± 5,5	13,8 ± 0,3	5,6 ± 0,2	2,0 ± 0,1
CIG18	CP	154,6 ± 11,8	43,7 ± 3,7	13,3 ± 0,2	5,6 ± 0,2	1,8 ± 0,2
CIG19	CP	171,8 ± 7,4	45,7 ± 4,4	13,2 ± 0,7	5,5 ± 0,3	1,1 ± 0,1
CIG20	CP	180,7 ± 16,1	49,7 ± 3,9	13,7 ± 0,4	5,9 ± 0,1	2,3 ± 0,1
CIG21	CP	156,3 ± 11,2	45,5 ± 5,0	14,3 ± 0,9	6,1 ± 0,2	1,9 ± 0,1
CIG22*	CP	139,5 ± 9,5	31,3 ± 3,8	14,1 ± 0,4	5,6 ± 0,2	1,8 ± 0,3
CIG23	CP	125,6 ± 9,9	47,6 ± 1,8	11,4 ± 0,5	4,6 ± 0,2	1,0 ± 0,1
CIG24	CP	122,2 ± 8,8	31,6 ± 2,5	13,5 ± 0,4	5,8 ± 0,1	1,3 ± 0,1
CIG25*	CP	154,0 ± 9,9	30,0 ± 4,6	12,2 ± 0,6	4,7 ± 0,2	2,0 ± 0,2
CIG26	CP	189,2 ± 6,7	65,5 ± 3,2	13,8 ± 0,3	6,6 ± 0,3	1,6 ± 0,1
CIG27	DR	167,4 ± 5,5	53,4 ± 1,7	12,5 ± 0,6	5,8 ± 0,2	2,1 ± 0,2
CIG28	DR	181,6 ± 17,5	61,7 ± 6,0	13,5 ± 1,1	5,5 ± 0,1	2,2 ± 0,1
CIG29	DR	156,1 ± 9,8	50,2 ± 3,7	13,0 ± 0,4	5,8 ± 0,2	2,4 ± 0,1
CIG30	DR	148,3 ± 16,7	38,2 ± 4,6	12,3 ± 0,3	4,5 ± 0,1	1,3 ± 0,1
CIG31	DR	174,8 ± 22,2	63,0 ± 4,6	13,5 ± 0,9	5,5 ± 0,1	2,0 ± 0,1
CIG32*	Normal	172,0 ± 12,6	70,9 ± 7,4	12,2 ± 0,5	4,9 ± 0,2	1,4 ± 0,1
CIG33	Normal	173,8 ± 10,5	37,8 ± 3,5	14,8 ± 0,5	6,3 ± 0,1	2,2 ± 0,2
Media gral.		158,0 ± 19,5	47,0 ± 11,0	13,2 ± 1,0	5,3 ± 0,6	1,8 ± 0,4
$MDS_{0.01}$		5,5	3,5	0,4	0,2	0,1
% genot.(g)		75,5	89,2	77,2	90,7	89,1
% año (a)		15,9	3,5	6,8	1,3	0,7
% g x a		7,3	5,3	13,3	5,0	8,2

*= líneas empleadas como testigos.

Los valores medios de NH presentados en la Tabla 5.36 muestran una variación significativa a través de los años de evaluación. Las fechas de siembra tardías como las empleadas exponen las plantas a fotoperíodos largos y favorecen el desarrollo de un mayor número de hojas en los genotipos sensibles a pesar del acortamiento en días de la etapa comprendida entre la emergencia del cultivo y la iniciación floral como consecuencia directa de mayores temperaturas. Durante los tres años de evaluación en Llavallol (34°46'60''S) se sembró en la misma época provocando que la fase inductiva ocurriera siempre hacia fines de Noviembre con igual fotoperíodo (13,9 hs). Por lo tanto puede deducirse que la variación registrada para el carácter depende del régimen térmico prevaleciente durante la etapa inductiva, tal y como indicaron Andrade *et al.* (1996). En efecto, durante el ciclo agrícola 2002/03 la ocurrencia de mayores temperaturas desde emergencia hasta diferenciación floral (V_4 - V_6) provocó una reducción significativa del subperíodo con relación a los dos años subsiguientes con la consecuente reducción del número de hojas.

Se halló una correlación positiva y significativa entre NH y los grados de crecimiento-día (GDD) hasta la fase R_1 ($r=0,54$; $p\leq 0,01$). El meristema apical diferencia primordios foliares hasta el estadio V_4 o V_6 (escala de Ritchie y Hanway, 1993) según un plastocrono que fluctúa entre 19 a 21°C-día (Andrade *et al.*, 1996; Satorre *et al.*, 2006). Como la aparición de hojas en el cogollo se produce según un filocrono medio de 40°C-día son necesarios 160 a 240°C-día para alcanzar V_4 - V_6 , lo cual permite diferenciar 8,4 a 12,6 primordios foliares hasta el momento de cambio de estado de ápice. Los valores de NH presentados en la Tabla 5.35 se ubican dentro de ese rango si además se consideran las cuatro o cinco hojas preformadas en el embrión.

Los resultados de la Tabla 5.36 también señalan que la alteración de la fecha de siembra no provocó cambios significativos asociados al número de hojas encima de la espiga superior (NHEE). La altura de planta es un carácter sensible a las modificaciones ambientales y ello se puso de manifiesto a través de la significativa variación interanual observada para este carácter. Según Duncan *et al.* (1973), Miedema (1982) y Andrade *et al.* (1996), en un ambiente de clima templado las siembras tardías realizadas entre fines de Octubre hasta fines de Noviembre se traducen en mayor altura de planta (AP) respecto de siembras tempranas. Andrade *et al.* (1996) señalaron que temperaturas más elevadas promueven una mayor tasa de crecimiento de las plantas (TCP) debido a una superior elongación de los entrenudos del tallo. Durante el año 2003/04, la temperatura mínima absoluta y la temperatura media correspondientes al subperíodo V_6 - R_1 (*diferenciación floral-emergencia de estigmas*) se redujeron 6°C y 3°C, respectivamente, con relación a

los años 2002/03 y 2004/05 provocando una reducción notoria de AP (Tabla 5.36). No se registraron variaciones interanuales significativas para AIE.

La *prolificidad* (habilidad de la planta de maíz para producir más de una espiga) está controlada por un solo gen mayor pero también está fuertemente condicionada por técnicas de manejo del cultivo, por ejemplo densidad de siembra o espaciamiento que modifica los recursos disponibles para cada planta. Las nuevas líneas CIG y los testigos expresaron alta *prolificidad* (ver Tablas 5.35, 5.36 y 5.37). Por lo general, las líneas de endocría prolongada generan mayor número de espigas productivas que los híbridos comerciales porque el escaso o mediano desarrollo de la espiga superior determina un menor grado de dominancia apical de la misma, lo que permite la generación de otras espigas productivas (Hiorth, 1985; Corcuera *et al.*, 2003). No se observaron diferencias interanuales significativas para el carácter EP (Tabla 5.36).

Al realizar el agrupamiento de las líneas puras según su tipo de grano y comparar las medias grupales correspondientes a caracteres morfológicos (Tabla 5.37) sólo se registraron diferencias significativas para altura de planta (AP) y número de hojas encima de la espiga superior (NHEE) resultando que las líneas puras con granos dobles mutantes *wxo2* (DR) y las de grano normal tienen mayor altura y número de hojas entre la espiga superior y la panoja.

Aunque el proceso de creación de líneas puras a partir del mismo material fundacional provoca aumento de la uniformidad dentro de cada una de ellas también puede generar una marcada divergencia entre las mismas por efecto de la fijación de diferentes combinaciones alélicas en las líneas resultantes aún sin aplicar selección. Hiorth (1985) señaló que las divergencias entre líneas hermanas debidas a caracteres cualitativos y cuantitativos puede llegar a ser extrema, particularmente en ambientes desfavorables que aumentan la variabilidad de los caracteres plásticos. Los datos obtenidos (Tabla 5.35), revelan divergencias entre las líneas hermanas CIG6 y CIG11 desarrolladas a partir de FW en todos los caracteres excepto AIE. Las líneas CIG5 y CIG8, derivadas de la población V2, únicamente no difieren en EP. También se observa que las líneas CIG8 y CIG13 obtenidas a partir de la población V2 discrepan en todos los caracteres salvo NHEE. Asimismo, se detectaron discrepancias para todos los caracteres morfológicos entre CIG28 y CIG30 originadas en la cruce [CT x FW] x Lo1001o2. Finalmente, excepto para AIE, las líneas CIG7 y CIG10 seleccionadas desde la retrocruza [V1 x A255] x V1, presentaron diferencias morfológicas marcadas entre sí.

Tabla 5.36: Medias ambientales correspondientes a los caracteres morfológicos de las líneas puras ensayadas en Llavallol – Argentina (2002/03 a 2004/05).

Media ambiental			
	2002/03 (L3)	2003/04 (L4)	2004/05 (L5)
AP	165,9 a*	145,7 b	162,5 a
AIE	49,5 a	44,2 a	47,6 a
NH	12,7 b	13,5 a	13,3 ab
NHEE	5,3 a	5,4 a	5,2 a
EP	1,8 a	1,8 a	1,8 a
Fecha Nac.	6-9/11/2002	4-7/11/2003	5-7/11/2004

*= Letras distintas dentro de la fila indican diferencias significativas al nivel de $p \leq 0,05$ ($t_{Student}$)

Tabla 5.37: Medias grupales de los caracteres morfológicos de las líneas puras evaluadas en Llavallol – Argentina (2002/03 a 2004/05).

	AP	AIE	NH	NHEE	EP
WAXY	154,5 a*	46,9 a	12,9 a	5,1 a	1,8 a
CP	156,7 a	43,1 a	13,5 a	5,8 b	1,7 a
DR	165,6 ab	53,3 a	13,0 a	5,5 ab	2,0 a
NORMAL	172,9 b	54,3 a	13,5 a	5,6 ab	1,9 a

*= Letras distintas dentro de la columna indican diferencias significativas al nivel de $p \leq 0,05$

Figura 5.48: Valor medio y desviación estándar para el carácter altura de planta (AP) de las líneas CIG. Letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (MDS Fisher_{0,01}).

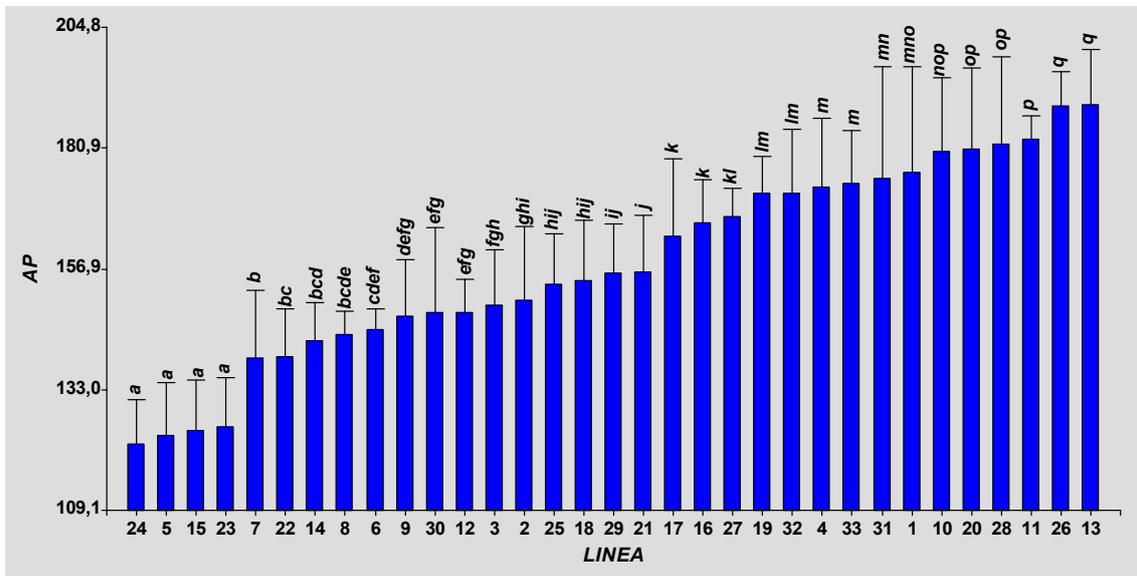


Figura 5.49: Valor medio y desviación estándar para el carácter altura de inserción de la espiga superior (AIE) de las líneas CIG. Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas (MDS Fisher_{0,01}).

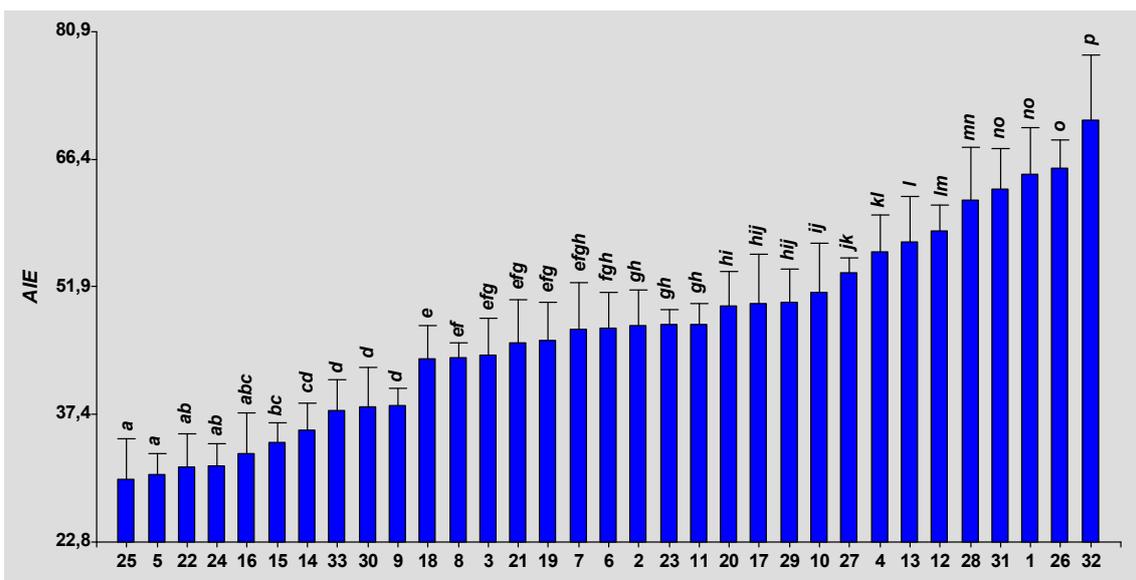


Figura 5.50: Valor medio y desviación estándar para el carácter número de hojas (NH) de las líneas CIG. Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas (MDS Fisher_{0,01}).

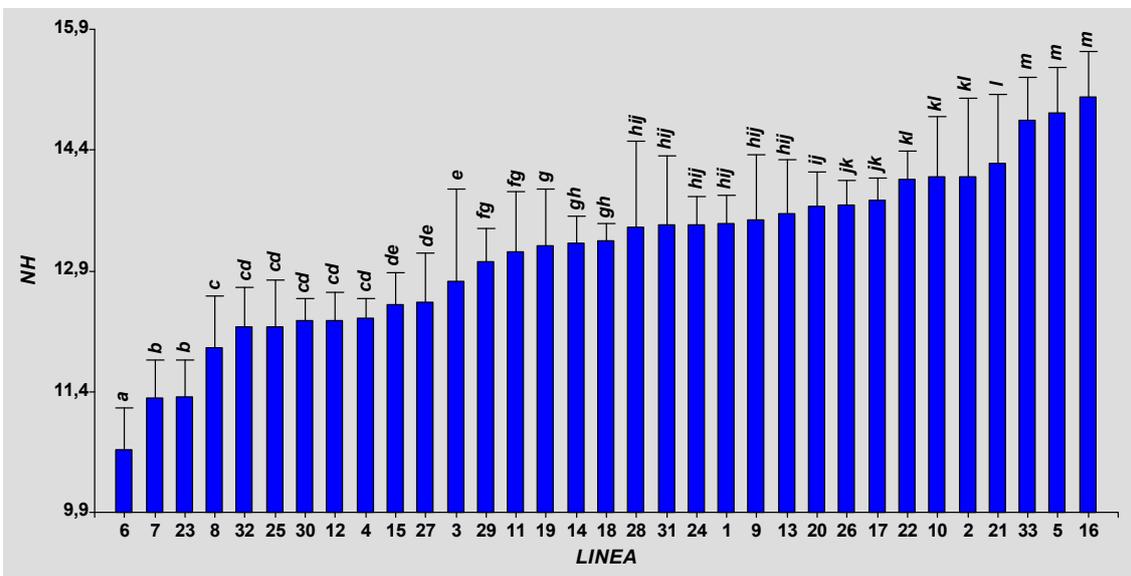


Figura 5.51: Valor medio y desviación estándar para el carácter número de hojas encima de la espiga superior (NHEE) de las líneas CIG. Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas (MDS Fisher_{0,01}).

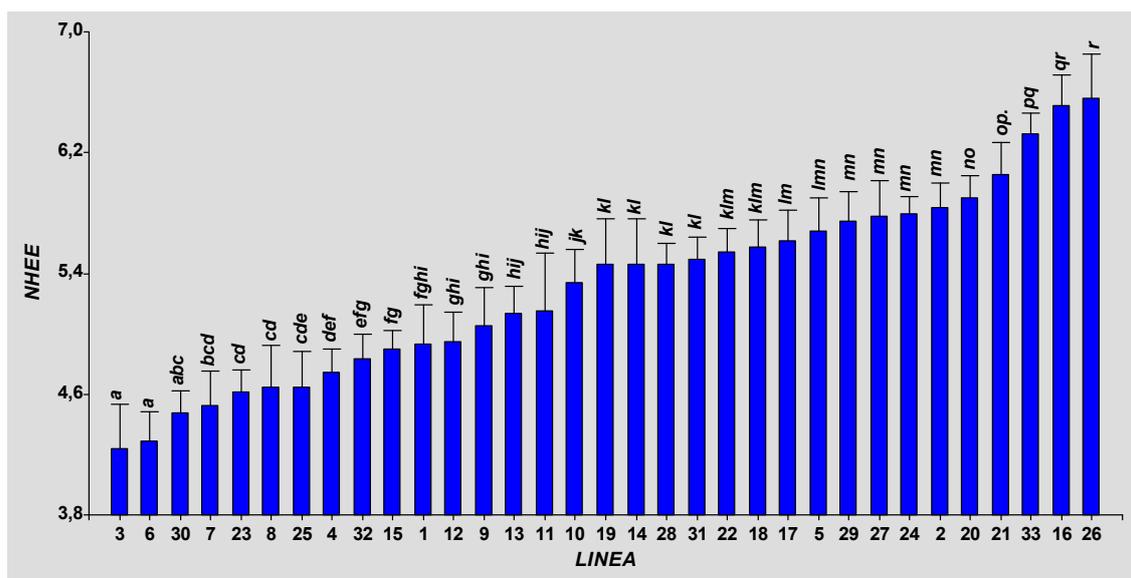
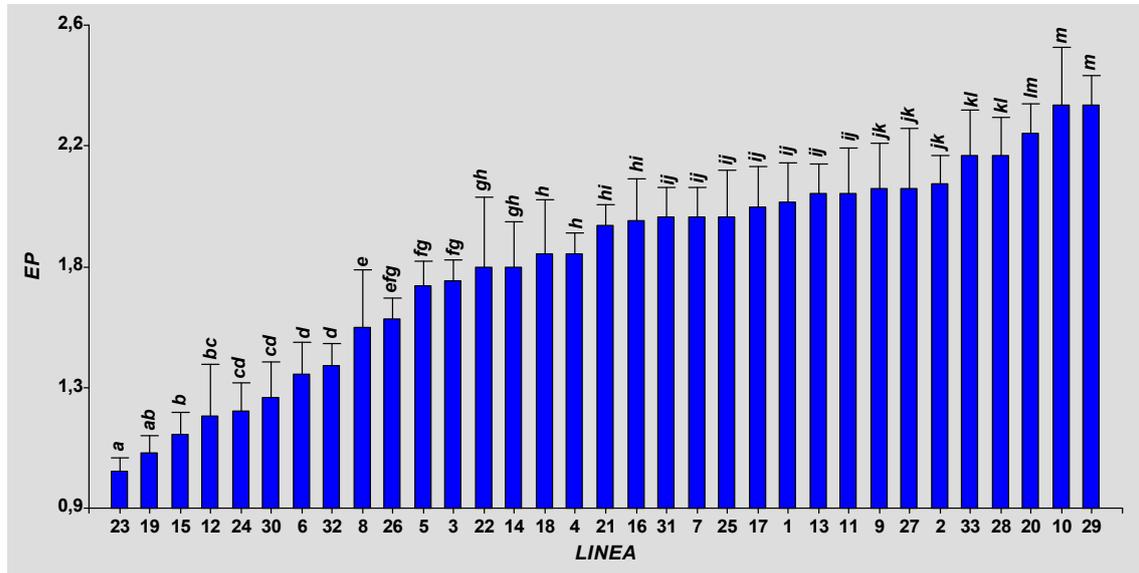


Figura 5.52: Valor medio y desviación estándar para el carácter número de espigas por planta (EP) de las líneas CIG. Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas (MDS Fisher_{0,01}).



5.1.1. Análisis de la varianza de los caracteres morfológicos

Los resultados del ANAVA combinado a través de años en la localidad de Llavallol se presentan en la Tabla 5.38. Según el carácter morfológico considerado la partición de la suma de cuadrados de los componentes señala que del 75,5% a 90,7% de la variación total correspondió a los genotipos mientras que el ambiente y la interacción línea x ambiente (IGA) tuvieron menor participación (0,7%-15,9% y 5,0%-13,3%, respectivamente). Asimismo, los efectos principales debidos a líneas, ambientes (*años*) y la interacción línea x ambiente (IGA) resultaron altamente significativos ($p \leq 0,01$) para todos los descriptores considerados. Las variaciones morfológicas observadas en cada línea, reveladas a través de una significativa IGA y también las estimaciones del índice ambiental (IA) para cada carácter (Tabla 5.39) dan cuenta de la existencia de una notoria influencia ambiental sobre este tipo de caracteres tal como afirmaron anteriormente Smith y Smith (1989a). Por ejemplo, AP y AIE alcanzaron su máxima expresión en el ambiente L1 mientras que las condiciones del ambiente L2 restringieron su expresión.

La estimación de los componentes individuales de la varianza a partir del cálculo de la esperanza de los cuadrados medios identificó a σ_g^2 como el principal responsable de la variación total ($\sigma_g^2 + \sigma_{r(a)}^2 + \sigma_a^2 + \sigma_{ga}^2 + \sigma^2$) con una participación del 67,2% a 87,5% según el carácter considerado (Tabla 5.40). La magnitud de los valores estimados para

σ^2_g identifica la gran variabilidad existente entre estas líneas por la fijación de diferentes combinaciones alélicas a través del proceso de endocría y selección, aún en aquellos obtenidos a partir de la misma población base como fue expresado en el apartado 2.3.2. En cambio, de la información contenida en la misma Tabla surge que los componentes σ^2_a y σ^2_{ga} representaron solamente el 0,5%-21,3% y 3,6%-16,9% de la variación total, respectivamente. Todos los componentes fueron altamente significativos ($p \leq 0.01$). La interacción genotipo x ambiente (σ^2_{ga}) se debe a la disimilitud de las condiciones climáticas entre años que tuvo dos efectos: a). *provocaron reacciones sensibles y diferenciales de los materiales altamente endocriados* (Hiorth, 1985), como se explicó en el apartado 5.1.1 particularmente para los caracteres AP y NH y b). *la medida de los caracteres utilizados para clasificar y describir a los materiales es influenciada por el ambiente de evaluación* (Crossa et al., 1990; Ruiz de Galarreta Gómez, 1993). Sin embargo, la reducida magnitud de la IGA refleja las favorables condiciones en que se realizó el ensayo ya que condiciones contrarias hubieran provocado reacciones mucho más sensibles que las observadas y estadísticamente se hubieran traducido en una mayor varianza ambiental que la registrada.

Debido a la restringida participación de la IGA en la variación total y a pesar de su nivel de significancia, se postula que las medias genotípicas observadas pueden utilizarse como indicadores adecuados del comportamiento de las nuevas líneas CIG en los ambientes de evaluación según lo recomendado por Voltas (2002).

Tabla 5.38: Cuadrados medios y significancia de los caracteres morfológicos evaluados en líneas CIG (Llavallol, Argentina; 2002/03 a 2004/05).

F.V.	g.l.	AP	AIE	NH	NHEE	EP
LÍNEA (L)	32	2274,8 **	730,2 **	6,4 **	2,2 **	0,8 **
REP (AÑO)(R)	1	2,39 ns	9,0 ns	0,2 ns	1,0 ⁻² ns	4,8 ⁻³ ns
AÑO(A)	2	7683,0 **	453,8 **	9,1 **	0,5 **	0,1 **
L x A	64	110,0 **	21,6 **	0,6 **	6,0 ⁻² **	4,0 ⁻² **
ERROR	96	13,2	5,3	7,0 ⁻²	3,0 ⁻²	1,0 ⁻²

**= diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$); ns= diferencias no significativas

Tabla 5.39: Valor del índice ambiental para diferentes caracteres morfológicos evaluados durante tres años en Llavallol (Prov. Bs As, Argentina).

ÍNDICES AMBIENTALES (IA)					
AMBIENTE	AP	AIE	NH	NHEE	EP
L1	7,9	2,4	-0,5	-0,1	0,0
L2	-12,3	-2,9	0,3	-0,2	0,0
L3	4,5	0,5	0,1	0,0	0,1

Tabla 5.40: Estimación de los componentes de la varianza de los caracteres morfoagronómicos evaluados en las líneas endogámicas CIG.

Componente	AP		AIE		NH		NHEE		EP	
	<i>abs.</i>	<i>%</i>								
L (σ_g^2)	360,800	67,200	118,100	85,500	0,980	68,900	0,360	87,500	0,130	83,400
R ($\sigma_{r(a)}^2$)	0,300	0,050	0,100	0,080	0,005	0,300	0,001	0,100	0,000	0,000
A (σ_a^2)	114,600	21,300	6,500	4,700	0,130	8,900	0,006	1,500	0,001	0,500
L X A (σ_{ga}^2)	48,400	9,000	8,200	5,900	0,240	16,900	0,020	3,600	0,015	9,600
Error (σ^2)	13,200	2,500	5,300	3,800	0,070	4,900	0,030	7,300	0,010	6,400

Al estimar la constancia (C) para aquellos caracteres morfológicos que son significativamente diferentes entre genotipos, se observa que los mayores valores corresponden a AIE, NHEE y EP (Tabla 5.41), para los cuales la prueba de significancia de $t_{Student}$ tampoco detectó discrepancias significativas en sus valores medios a través de los años (Tabla 5.36). La menor interacción de estos descriptores con el ambiente y la nula correlación entre ellos determinan su utilidad para la realización de análisis de agrupamiento.

Tabla 5.41: Valores de constancia para caracteres morfológicos de las líneas endogámicas CIG.

Parámetro	AP	AIE	NH	NHEE	EP
C	2,05	5,90	2,23	6,00	4,30

5.2 Caracterización morfológica de los híbridos simples HC

En la Tabla 5.42 se resume el resultado de la evaluación de los híbridos simples HC mediante las medidas más usuales de dispersión correspondientes a distintos descriptores morfoagronómicos. Los valores promedio presentados reflejan el comportamiento relativo de los materiales a través de los nueve ambientes de evaluación incluidos en el MET. Los híbridos alcanzaron alturas de planta (AP) de 182,0 cm (HC4) a 230,0 cm (HC9). La ubicación de las espigas productivas en el tallo tiene particular importancia porque una menor altura de inserción de las mismas (AIE) contribuye a disminuir la tendencia al vuelco y en la práctica resulta favorable que las espigas se ubiquen dentro del tercio medio de la altura de planta (AP) (Hiorth, 1985). En los híbridos HC, la relación AIE/AP tiene un valor medio de 0,46 ($\alpha = 0,41-0,50$), por lo que puede decirse que en los nuevos materiales las espigas productivas están ubicadas de tal manera que por sí mismas no favorecen el vuelco o acame. El diámetro del tallo (DT) varió desde 1,9 cm (HC4) a 2,2 cm (HC4 y HC5) indicando la magnitud de este parámetro una buena fortaleza del tallo. El número total de hojas (NH), que se define durante la floración, se ubica en el rango de 12,4 (HC10) a 15,4 (HC9), de las cuales 4,8 (HC1) a 6,4 (HC9) son hojas situadas encima de la espiga superior (NHEE). Estos resultados permiten inferir que los híbridos HC tienen una arquitectura moderna de planta (Corcuera *et al.*, 2009), que según Sangoi *et al.* (2002) se manifiesta en una menor altura (AP), menor altura de inserción de la espiga (AIE), menor número de hojas (NH) y hojas más erectas. Estas características posibilitan una menor interferencia entre plantas vecinas, mejor distribución de la luz en el dosel y por lo tanto una mayor tolerancia a densidades altas de cultivo.

En el maíz, el número de espigas productivas por planta o *prolificidad* (EP) es un carácter trascendente en la definición del rendimiento porque generalmente sólo una o dos espigas por planta aportan grano por lo cual se considera que la producción individual por planta es poco elástica (Pedrol *et al.*, 2004). El número de espigas por planta está controlado por un sólo gen mayor y por selección pueden obtenerse materiales comerciales con diferentes niveles de *prolificidad* (Motto *et al.*, 1983). Sin embargo, existe un umbral de crecimiento por planta durante prefloración y floración que depende de las condiciones ambientales y de las técnicas de manejo aplicadas, que también establece la cantidad de espigas productivas (Andrade *et al.*, 1996). Biasutti *et al.* (2004) resaltó que los ambientes no restrictivos, en especial suelos bien provistos de nitrógeno, favorecen el desarrollo de un número mayor de espigas productivas.

En las explotaciones comerciales de Argentina cuando el maíz es cultivado a una densidad de 7 a 10 plantas/m² la planta sólo produce una espiga apical (Andrade *et al.*, 1999). Sin embargo, cuando por algún motivo es necesario emplear densidades menores o subóptimas, las plantas resultan prolíficas y aproximadamente el 50% del rendimiento total proviene de espigas secundarias ubicadas en el tallo principal y de otras sostenidas por macollas (Andrade *et al.*, 1999; Du Toit y Prinsloo, 2000; Ritchie y Alagarswamy, 2003). La densidad de cultivo influye sobre la tasa de crecimiento de la planta (TCP) así como sobre la tasa de esterilidad, de forma tal que con densidades superiores a 10 plantas/m² la TCP se reduce y las plantas son estériles mientras que a bajas densidades bajas aumenta la TCP y la *prolificidad* (Ritchie y Alagarswamy, 2003). La densidad de cultivo (57.200-76.800 plantas/ha) de los ensayos incluidos en el MET de evaluación de los híbridos simples HC fue menor a la densidad óptima de 9 plantas/m² que según Maddonni (2001) puede alcanzarse bajo excelentes condiciones ambientales en la mejor región maicera de la Argentina (norte de la provincia de Buenos Aires) y que incluye a la localidad de Pergamino. Evidentemente, ello favoreció una expresión elevada de la *prolificidad* en la mitad de los híbridos HC que llegaron a desarrollar 1,3 (HC3, HC5, HC7, HC10) a 1,4 (HC1, HC4) espigas productivas por planta. El número de espigas productivas de estos materiales se ubica dentro de la zona superior del rango observado (1,0–1,5 espigas/planta) en los híbridos disponibles comercialmente en Argentina según información publicada por la Chacra Experimental Integrada de Barrow (Provincia de Bs. As) a partir de 2005/06 y también por autores como Papucci *et al.* (2004) y Ferraris *et al.* (2004, 2005). La cantidad de espigas fértiles de los nuevos híbridos HC revelan su excelente comportamiento bajo las condiciones de ensayo.

En la Tabla 5.42 también se incorporaron los resultados de la comparación múltiple de medias a través de la prueba de mínimas diferencias significativas (*MDS de Fisher*; $p \leq 0.01$). La magnitud de las divergencias morfológicas entre híbridos y los grupos de homogeneidad resultantes de la prueba *MDS* se puede visualizar en las Figuras 5.53 a 5.58.

Únicamente se halló asociación o correlación (r) altamente significativa ($p \leq 0,01$) entre los siguientes pares de descriptores morfológicos= AP-AIE ($r=0,88$), AIE-NH ($r=0,61$) y NH-NHEE ($r= 0,90$), lo cual coincide con los resultados publicados por Hallauer y Miranda (1988), Ruíz de Galarreta Gómez (1993) y más recientemente por Corcuera *et al.* (2007).

Se agruparon los híbridos HC según tipo de grano y luego, al comparar las medias grupales de los distintos caracteres morfológicos mediante la prueba de t (*Student*), no fue

posible detectar diferencias estadísticas entre los mismos para AP, AIE ni EP (Tabla 5.43). Sin embargo, existen diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre híbridos *waxy*, CP y DR debidas al número total de hojas (NH) y número de hojas encima de la espiga superior (NHEE).

Los ensayos fueron sembrados en diferentes épocas, fines de Octubre (Llavallol, Castelar), principios de Noviembre (Pergamino) en la Provincia de Buenos Aires (ambientes L1, C1, L2, L3, C3, P2 y P3) o fines de Noviembre en la Provincia de Santa Fe (ambientes E2 y E3). De esta manera, como señala Satorre (2006) las plantas quedaron expuestas a diferentes regímenes fototérmicos e hídricos durante la fase de crecimiento y desarrollo vegetativo que provocaron disminución de la AP, AIE, incremento del NH y NHEE así como un menor número de espigas fértiles, todo lo cual se refleja en las medias ambientales incluidas en la Tabla 5.44. Aunque estas modificaciones no siempre resultaron significativas según surge de la prueba de comparaciones múltiples de medias (*MDS de Fisher*, $p \leq 0.01$), la tendencia es coincidente con observaciones realizadas por Andrade *et al.* (1996, 1999) en el mismo sentido.

Tabla 5.42: Medias, desvío standard, y MDS_{Fisher} , para los caracteres morfológicos de los híbridos simples evaluados en nueve ambientes.

HIBRIDO	TIPO	CARACTERES MORFOLÓGICOS					
		AP	AIE	DT	NH	NHEE	EP
HC1	Waxy	191,3 ± 20,6	85,0 ± 11,7	2,04 ± 0,17	12,6 ± 0,8	4,8 ± 0,4	1,4 ± 0,19
HC2	DR	224,0 ± 30,8	109,3 ± 15,4	2,00 ± 0,16	13,6 ± 1,0	5,3 ± 0,6	1,1 ± 0,15
HC3	DR	219,2 ± 27,7	109,3 ± 15,4	2,02 ± 0,16	14,6 ± 1,1	5,7 ± 0,5	1,3 ± 0,31
HC4	DR	182,0 ± 13,8	78,3 ± 8,3	2,16 ± 0,12	13,2 ± 0,7	5,1 ± 0,2	1,4 ± 0,11
HC5	CP	211,0 ± 26,3	92,9 ± 11,9	2,16 ± 0,21	14,0 ± 1,5	6,0 ± 0,6	1,3 ± 0,22
HC6	CP	199,8 ± 20,2	90,4 ± 10,3	1,99 ± 0,22	14,0 ± 1,1	5,9 ± 0,6	1,1 ± 0,13
HC7	DR	218,4 ± 28,4	107,8 ± 13,2	2,22 ± 0,19	14,8 ± 1,2	6,3 ± 0,6	1,3 ± 0,23
HC8	DR	220,9 ± 27,4	98,8 ± 12,4	2,10 ± 0,16	12,8 ± 1,1	5,2 ± 0,4	1,0 ± 0,05
HC9	CP	230,0 ± 9,1	106,8 ± 8,6	2,04 ± 0,19	15,4 ± 0,8	6,4 ± 0,4	1,2 ± 0,29
HC10	DR	214,6 ± 17,7	87,9 ± 14,5	2,04 ± 0,24	12,4 ± 1,1	5,0 ± 0,4	1,3 ± 0,23
HC11	DR	221,1 ± 35,7	103,0 ± 8,1	2,04 ± 0,17	13,6 ± 0,6	5,0 ± 0,3	1,1 ± 0,07
HC12	Waxy	214,3 ± 25,3	100,4 ± 11,5	1,94 ± 0,16	12,9 ± 1,1	4,9 ± 0,7	1,1 ± 0,12
Media gral.		212,2 ± 14,2	97,5 ± 10,4	2,06 ± 0,08	13,7 ± 0,9	5,5 ± 0,6	1,21 ± 0,13
$MDS_{0,01}$		6,6	1,6	0,04	0,2	0,1	0,09

Letras diferentes dentro de la fila indican diferencias significativas al nivel de $p \leq 0,05$

Tabla 5.43: Medias grupales de los caracteres morfológicos de los híbridos HC evaluados en nueve ambientes.

	AP	AIE	DT	NH	NHEE	EP
Waxy	202,8 a	92,7 a	1,99 a	12,8 a	4,9 a	1,3 a
CP	213,2 a	96,8 a	2,06 a	14,5 b	6,1 b	1,2 a
DR	214,3 a	99,2 a	2,15 a	13,6 ab	5,4 c	1,2 a

Letras diferentes dentro de la fila indican diferencias significativas al nivel de $p \leq 0,05$

Tabla 5.44: Medias y $MDS_{Fisher, 0,01}$ de los caracteres morfológicos de los híbridos simples evaluados en distintos ambientes.

	AP	AIE	DT	NH	NHEE	EP
Ambiente	212,2	97,5	2,1	13,6	5,5	1,2
Grupo Ambiental Llavallol						
L1 (2002/03)	223,8 d	99,6 cd	2,2 d	13,5 b	5,3 a	1,3 ab
L2 (2003/04)	204,4 bc	89,4 ab	2,2 d	12,6 a	5,2 a	1,2 bc
L3 (2004/05)	219,7 cd	98,0 bc	2,2 d	13,3 ab	5,3 a	1,4 a
Grupo Ambiental Castelar						
C1 (2002/03)	213,0 bcd	99,6 cd	2,1 cd	13,2 ab	5,3 a	1,1 c
C3 (2004/05)	228,7 d	107,0 de	2,1 cd	13,7 bc	5,4 a	1,1 c
Grupo Ambiental Pergamino						
P2 (2003/04)	215,7 bcd	99,9 cd	2,1 cd	13,4 b	5,3 a	1,3 ab
P3 (2004/05)	228,2 d	108,8 e	2,0 bc	13,8 bc	5,5 a	1,2 bc
Grupo Ambiental Esperanza						
E2 (2003/04)	174,2 a	81,0 a	1,8 a	14,4 cd	6,0 b	1,1 c
E3 (2004/05)	202,1 b	94,1 bc	1,9 ab	15,0 d	6,1 b	1,1 c
$MDS_{0,01}$	15,7	8,6	0,1	0,7	0,4	0,2

Letras diferentes dentro de cada columna indican diferencias significativas al nivel de $p \leq 0,01$.

Figura 5.53: Valor medio del carácter altura de planta (AP) de los híbridos HC. Letras distintas indican diferencias estadísticas altamente significativas (MDS Fisher_{0,01}).

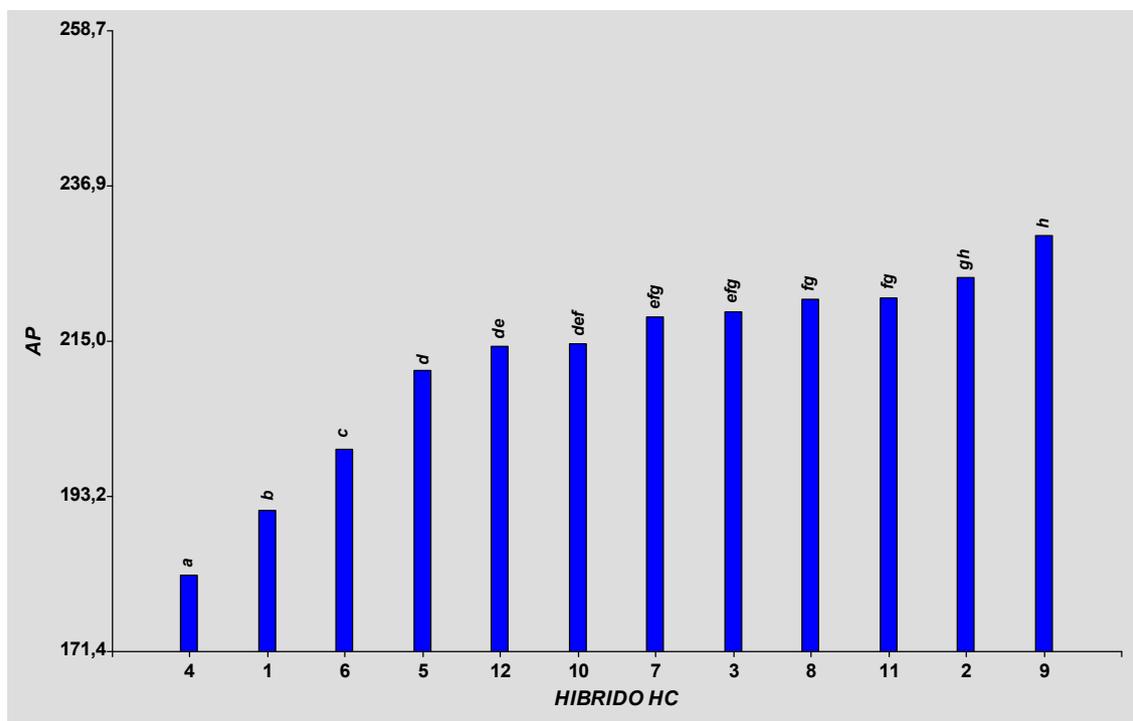


Figura 5.54: Valor medio del carácter altura de inserción de la espiga (AIE) en híbridos HC. Letras distintas indican diferencias estadísticas altamente significativas (MDS Fisher_{0,01}).

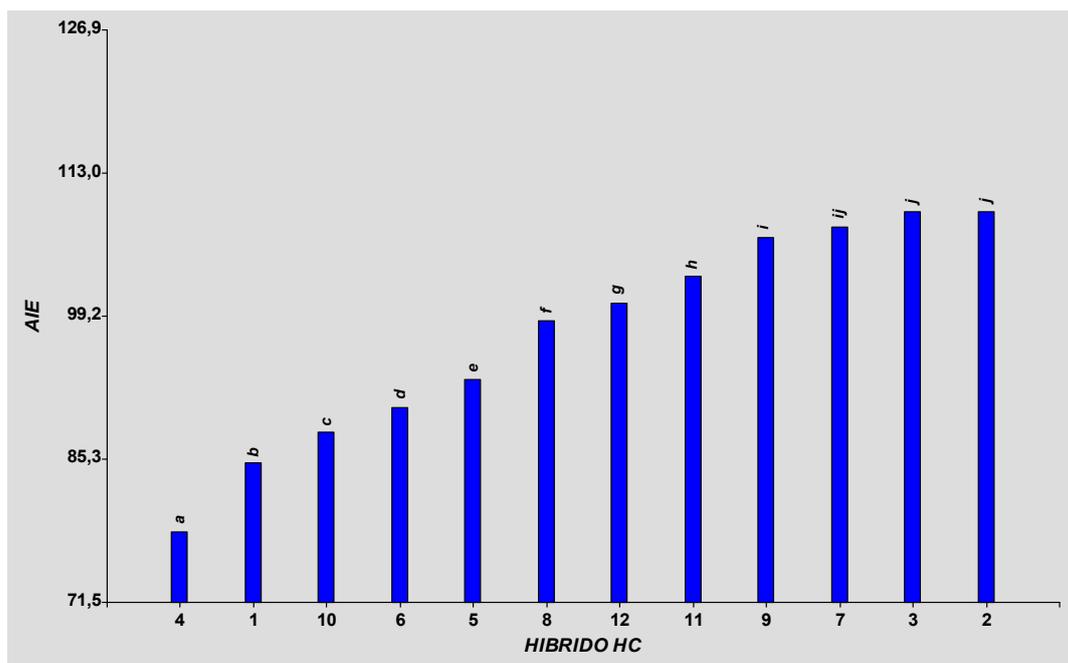


Figura 5.55: Valor medio del carácter diámetro del tallo (DT) de los híbridos HC. Letras distintas indican diferencias estadísticas altamente significativas (MDS Fisher_{0,01}).

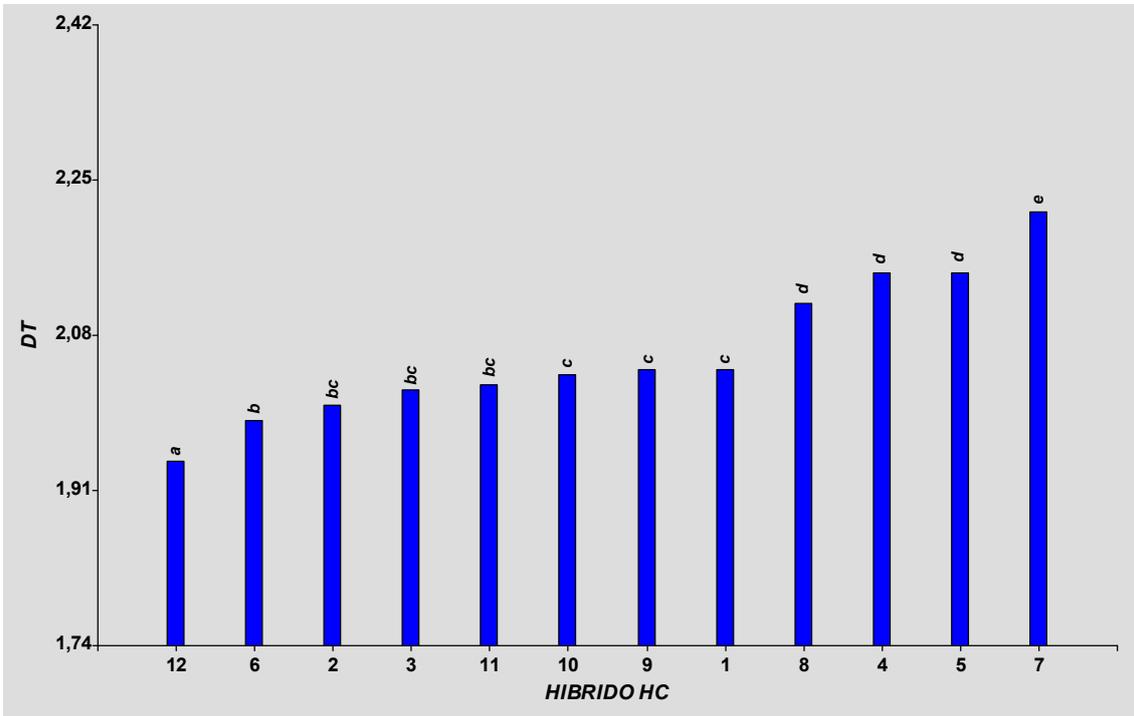


Figura 5.56: Valor medio del carácter número de hojas (NH) de los híbridos HC. Letras distintas indican diferencias estadísticas altamente significativas (MDS Fisher_{0,01}).

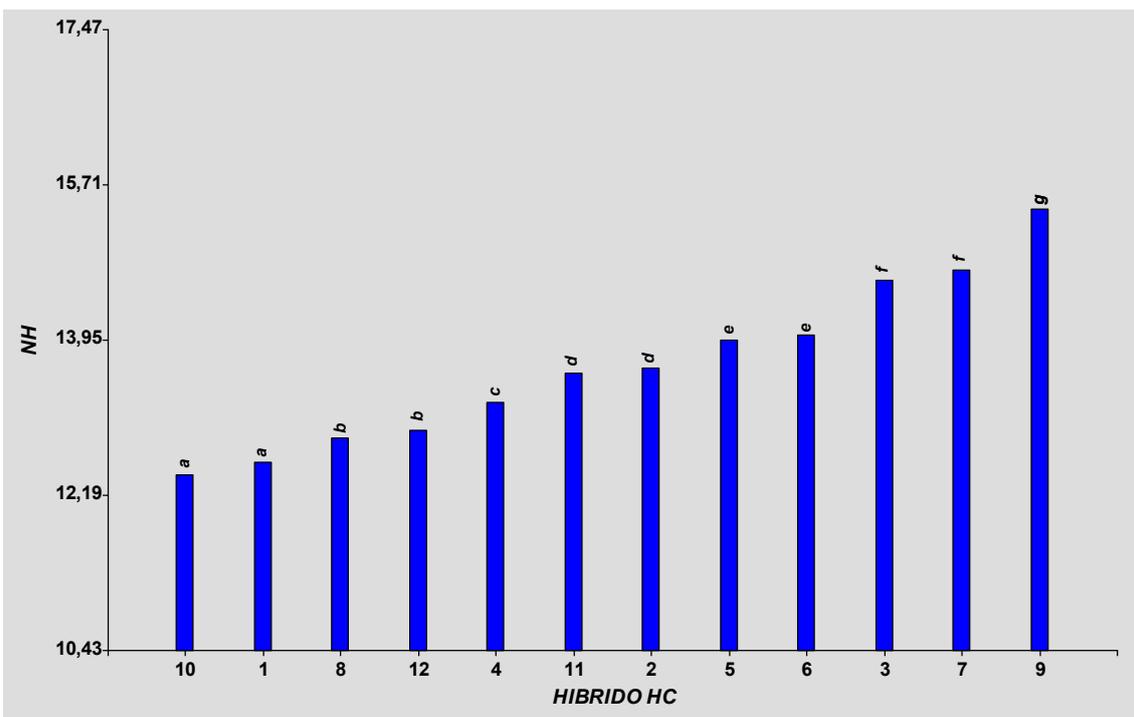


Figura 5.57: Valor medio y desvio standard para el carácter número de hojas encima de la espiga superior (NHEE) de los híbridos HC. Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas (MDS Fisher_{0,01}).

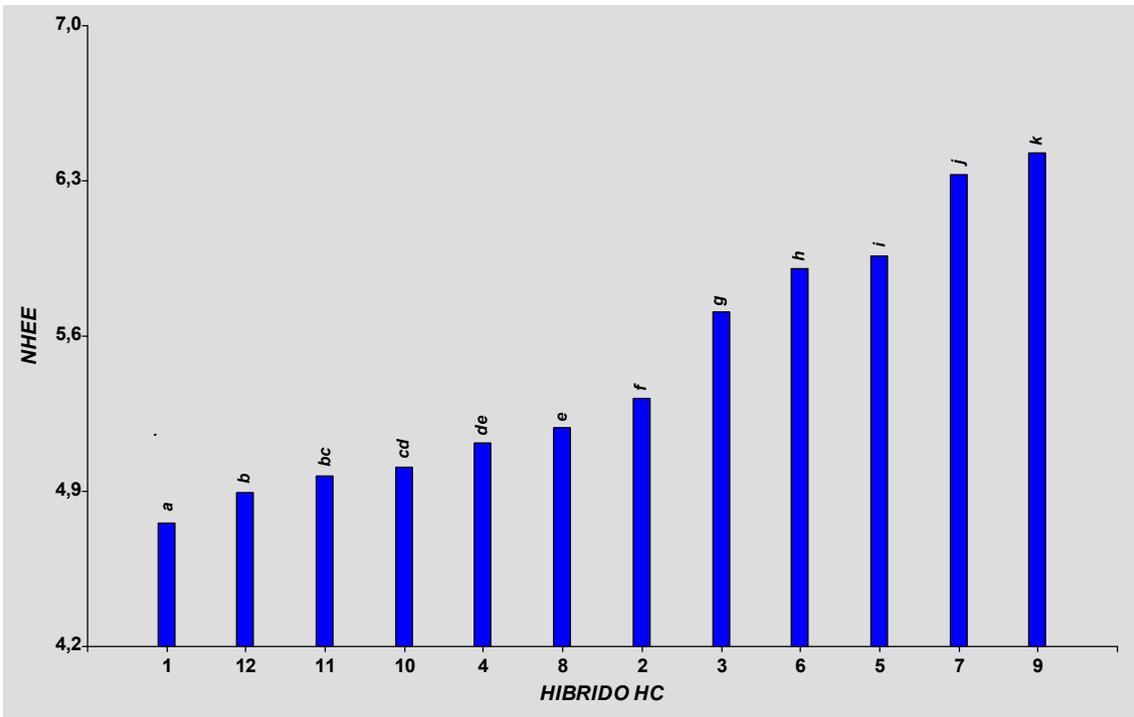
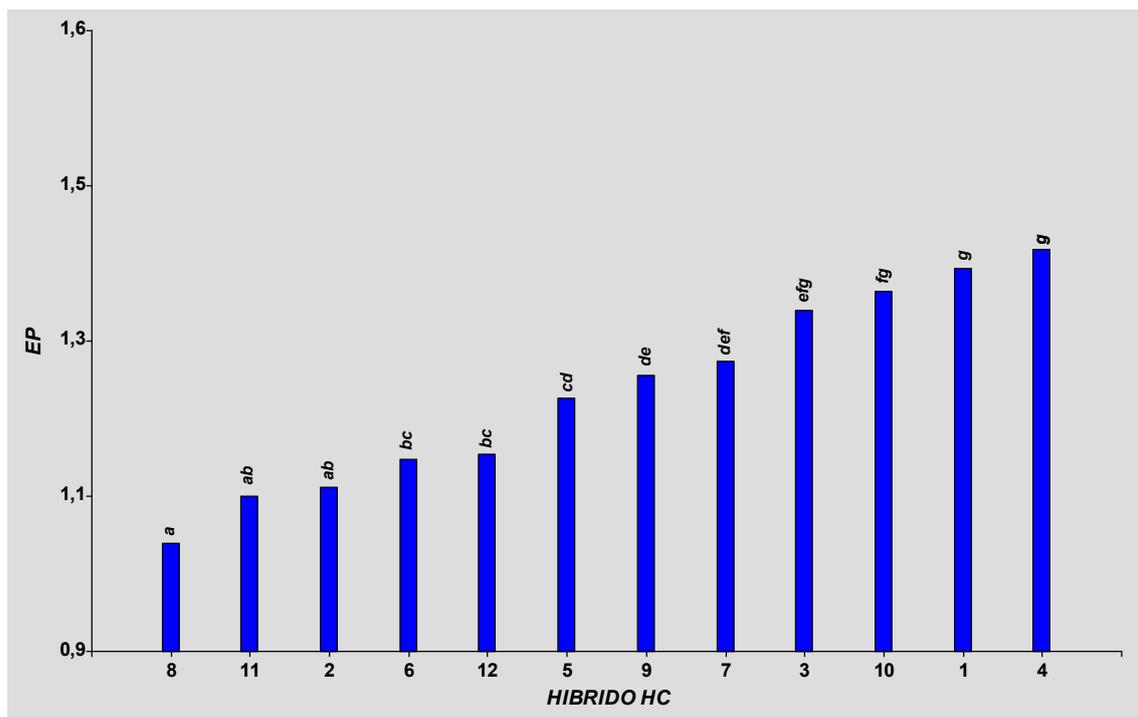


Figura 5.58: Valor medio del carácter número de espigas por planta (EP) de los híbridos HC. Letras distintas indican diferencias estadísticas altamente significativas (MDS Fisher_{0,01}).



5.2.1 *Análisis de la varianza y estimación de los parámetros genéticos para los caracteres morfológicos de los híbridos simples HC*

El análisis combinado de la varianza detectó diferencias altamente significativas entre genotipos, ambientes (*localidades x años = E*) y también para la interacción híbrido-ambiente (IGA) de todas las variables paramétricas estudiadas excepto entre años para DT y EP, localidad x año para NHEE o entre repeticiones/ambiente para todos los caracteres. La existencia de una IGA significativa indica que los materiales no presentaron igual respuesta a todos los ambientes denotando plasticidad en su comportamiento (Tabla 5.45).

La descomposición de la suma de cuadrados de los componentes de la varianza puso en evidencia que para AIE, NH y NHEE la mayor proporción de la variación total se debió al genotipo (46,0% a 58,4%). En cambio, el ambiente fue responsable de la mayor parte de la variación total observada para AP y DT (41,3% y 43,2% respectivamente). La prolificidad (EP) presentó el mayor nivel de interacción híbrido x ambiente (IGA) con una participación del 38,6 % de la variación total (Tabla 5.46). Estos resultados remarcan la importancia de la influencia ambiental sobre AP, DT y EP siendo los valores de la IGA una consecuencia directa de ello.

Al expresar las estimaciones individuales de la varianza para AIE, NH y NHEE como porcentaje de la variación total ($\sigma_g^2 + \sigma_a^2 + \sigma_l^2 + \sigma_{la}^2 + \sigma_{ga}^2 + \sigma_{gl}^2 + \sigma_{gla}^2 + \sigma_e^2$) se revela que mientras que el componente σ_g^2 representó el 37,0%; 45,8% y 46,0% de dicha variación, la magnitud de los componentes σ_{ga}^2 , σ_{gl}^2 y σ_{gla}^2 denotan limitada influencia ambiental sobre ellos y por lo tanto estos datos sugieren que estos caracteres son altamente heredables (Tabla 5.47).

En relación a los caracteres AP, DT y EP el componente σ_g^2 sólo representó el 22,1%, 10,3% y 16,7% de la variación total respectivamente mientras que el ambiente permitió explicar la mayor proporción de esa variación según indican los valores incluidos en la Tabla 5.47. A su vez, como el componente σ_{gl}^2 tuvo mayor participación que σ_{ga}^2 en la variación total puede inferirse que los híbridos son menos consistentes a través de las localidades que de los años para este grupo de caracteres. La importancia del ambiente ($\sigma_a^2 + \sigma_l^2 + \sigma_{la}^2$) y de la IGA ($\sigma_{ga}^2 + \sigma_{gl}^2 + \sigma_{gla}^2$) resultan indicativas que tanto factores climáticos como edáficos derivan en condiciones únicas para cada combinación de año x localidad a las cuales los genotipos responden diferencialmente mediante su propia norma de reacción.

Las estimaciones individuales de los componentes de la varianza permitieron calcular la constancia (C) de aquellos caracteres morfológicos para los cuales el ANAVA detectó diferencias significativas entre genotipos. Los resultados expresados en la Tabla 5.48 señalan que los descriptores más constantes fueron NH y NHEE, caracteres para los cuales no se hallaron discrepancias entre años dentro de las localidades a través de la prueba de significancia de $t_{Student}$. Los valores de constancia hallados resultaron inferiores a los publicados por Álvarez y Lasa (1990) y Ruiz de Galarreta Gómez (1993) debido a que en este trabajo las evaluaciones se tomaron en un mayor número de años y localidades y también se utilizaron fechas de siembra dispares entre las provincias de Buenos Aires y Santa Fe todo lo cual generó un mayor peso de la componente ambiental dentro de la variación total. Los resultados señalan que los mayores valores de constancia corresponden a caracteres escasamente influidos por el ambiente como se indicó más arriba al informar sobre las estimaciones individuales de la varianza y esto coincide con lo afirmado por Ruiz de Galarreta Gómez (1993) en el sentido que la constancia expresa los mayores valores en aquellos caracteres que son altamente heredables.

Tabla 5.45: Cuadrado medio y significancia de las características agronómicas de los híbridos HC evaluados.

<i>F.V.</i>	<i>AP</i>	<i>AIE</i>	<i>DT</i>	<i>NH</i>	<i>NHEE</i>	<i>EP</i>
HIBRIDO (H)	3615,7**	1960,1**	0,1**	16,7**	5,8**	0,2**
LOCALIDAD (L)	10636,0**	2935,5**	0,9**	15,3**	6,5**	0,6**
AÑO (A)	8232,0**	2263,2**	0,01ns	12,5**	0,9**	0,02ns
L x A (E)	1453,6**	220,4**	0,02**	1,8**	0,09ns	0,1**
Rep. en amb (r_{1a})	27,6ns	6,8ns	0,002ns	0,5ns	0,01ns	0,03ns
H x A	492,0**	148,5**	0,04**	0,8**	0,3**	0,06**
H x L	423,1**	133,5**	0,02**	0,8**	0,2**	0,04**
H x L x A (H x E)	288,0**	99,7**	0,02**	0,5**	0,3**	0,04**
Error	8,3	3,0	0,002	0,15	0,02	0,01

**= diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$); ns= diferencias no significativas

Tabla 5.46: *Particionamiento de la suma de cuadrados de los rasgos agronómicos evaluados en híbridos HC.*

F.V.	AP	AIE	DT	NH	NHEE	EP
HIBRIDO (H)	31,1	46,0	18,7	54,1	58,4	27,3
LOCALIDAD (L)	25,0	18,8	41,6	13,5	17,9	17,9
AÑO (A)	12,9	9,7	0,5	7,4	1,6	0,4
L x A (E)	3,4	1,4	1,1	1,6	0,3	3,9
Rep. en amb (r_{la})	0,2	0,1	0,1	1,4	0,06	3,0
H x A	8,5	7,0	13,3	5,1	5,9	13,0
H x L	10,9	9,4	9,8	7,7	6,9	13,6
H x L x A (H x E)	7,4	7,0	11,8	4,9	7,6	12,0
Error	0,6	0,6	3,2	4,3	1,5	8,8

Tabla 5.47: *Estimación de los componentes de la varianza de los caracteres morfológicos de híbridos HC.*

Componente	AP		AIE		DT	
	<i>abs.</i>	<i>%</i>	<i>abs.</i>	<i>%</i>	<i>abs.</i>	<i>%</i>
H (σ^2_g)	124,50	22,09	74,08	37,00	0,0030	10,30
L (σ^2_l)	125,00	22,18	37,09	18,52	0,0120	41,40
A (σ^2_a)	68,50	12,16	20,77	10,37	0,0003	1,00
L x A (σ^2_{la})	47,80	8,48	4,87	2,43	0,0000	0,07
Rep en amb ($\sigma^2_{r(la)}$)	1,60	0,28	0,30	0,15	0,0000	0,14
H x A (σ^2_{ga})	25,50	4,52	6,10	3,05	0,0025	8,60
H x L (σ^2_{gl})	22,50	3,99	5,63	2,82	0,0000	0,00
Hx L x A (σ^2_{gla})	139,80	24,81	48,33	24,14	0,0090	31,00
Error (σ^2)	8,30	1,47	3,00	1,52	0,0020	6,90
Componente	NH		NHEE		EP	
	<i>abs.</i>	<i>%</i>	<i>abs.</i>	<i>%</i>	<i>abs.</i>	<i>%</i>
H (σ^2_g)	0,65	45,80	0,230	46,00	0,008	16,70
L (σ^2_l)	0,18	12,70	0,090	18,00	0,006	12,50
A (σ^2_a)	0,11	7,70	0,020	4,00	0,001	2,10
L x A (σ^2_{la})	0,04	2,80	0,007	1,40	0,003	6,30
Rep en amb ($\sigma^2_{r(la)}$)	0,03	2,11	0,0008	0,20	0,002	4,20
H x A (σ^2_{ga})	0,03	2,10	0,005	1,00	0,003	6,30
H x L (σ^2_{gl})	0,05	3,50	0,004	0,80	0,000	0,00
Hx L x A (σ^2_{gla})	0,18	12,70	0,12	24,00	0,015	31,30
Error (σ^2)	0,15	10,60	0,02	4,00	0,01	20,80

Tabla 5.48: Constancia estimada para los caracteres morfológicos de los híbridos HC evaluados en el periodo 2002/03 - 2004/05 en cuatro localidades.

Parámetro	AP	AIE	NH	NHEE	DT	EP
C	0,29	0,60	1,24	0,95	0,13	0,29

5.2.2 *Análisis de la estabilidad de los caracteres morfológicos en híbridos HC aplicando el coeficiente de variabilidad de Francis y Kannenberg (CV%)*

Francis y Kannenberg (1978) utilizaron el CV% para describir el tipo I de estabilidad (estabilidad biológica u homeostasis) y dado que el coeficiente de variación se basa en la desviación a partir del efecto genotípico medio, un genotipo puede ser considerado estable cuando su CV% entre ambientes es pequeño.

El CV% constituye un acercamiento paramétrico univariado al estudio de la interacción genotipo-ambiente (IGA). Es una aproximación gráfica simple que permite valorar el comportamiento y estabilidad genotípica de modo concurrente. Mide el desempeño y variación de cada genotipo a través de todos los ambientes y el promedio del carácter analizado es graficado contra el coeficiente de variación. Resulta más útil para caracterizar a los genotipos grupalmente que individualmente. En primer lugar, los resultados obtenidos evidenciaron que la mayor estabilidad en el sentido biológico o *estabilidad tipo I* correspondió a los caracteres número total de hojas (NH) ($CV_{\text{medio}} = 6,4\%$) y número de hojas encima de la espiga superior (NHEE) ($CV_{\text{medio}} = 7,6\%$) (Figs. 5.62 y 5.63). Para todos los caracteres morfológicos considerados, los grupos de genotipos que presentan un menor coeficiente de variación son los más deseables desde cualquier perspectiva y corresponden a los situados en los cuadrantes I y IV de las Figuras 5.59 a 5.64.

El nivel de variación hallado en los híbridos simples se debe exclusivamente al grado de plasticidad expresado por sus caracteres cuantitativos y consecuentemente mide la varianza ambiental y no la genética. Adicionalmente, los valores de CV% menores al 30% resaltan el nivel de precisión del ensayo.

Figura 5.59: AP media (cms) versus CV% correspondiente a los doce híbridos simples HC evaluados a través de 9 ambientes.

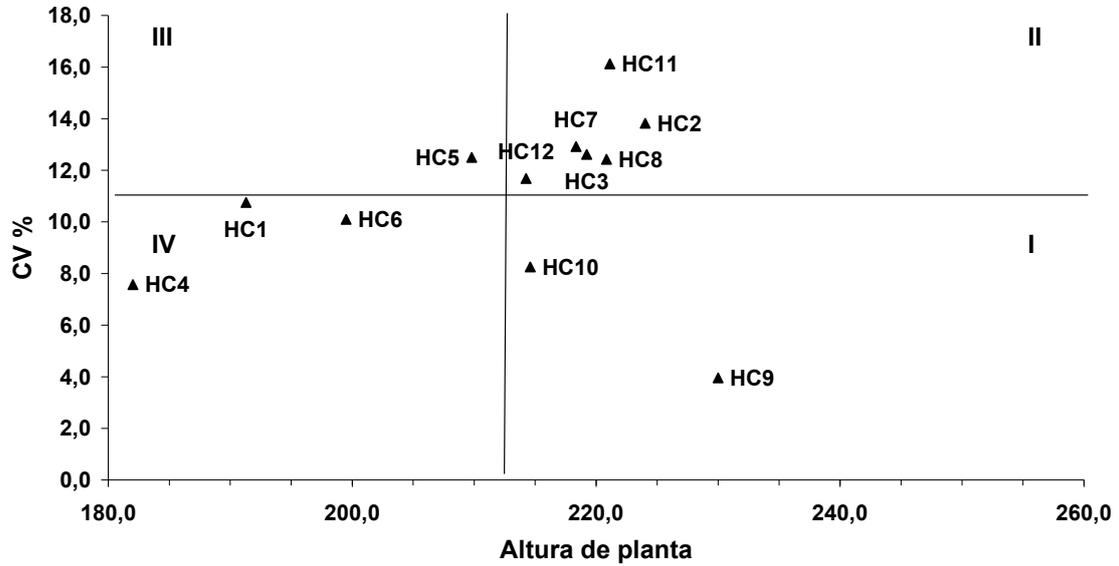


Figura 5.60: AIE media (cms) versus CV% correspondiente a los doce híbridos simples HC evaluados a través de 9 ambientes.

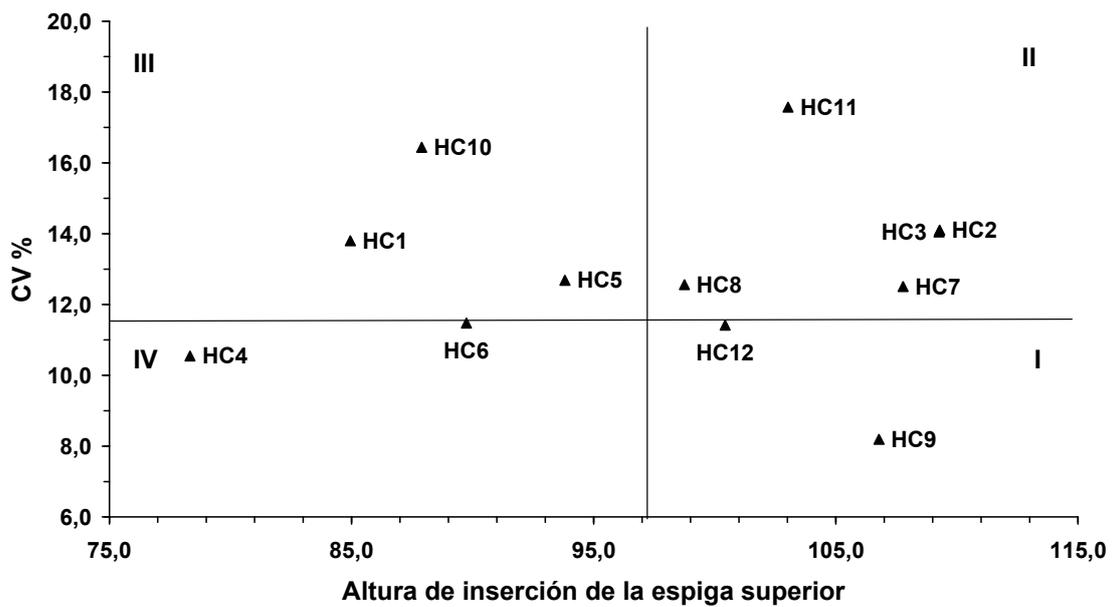


Figura 5.61: DT medio (cms) versus CV% correspondiente a los doce híbridos simples HC evaluados a través de 9 ambientes.

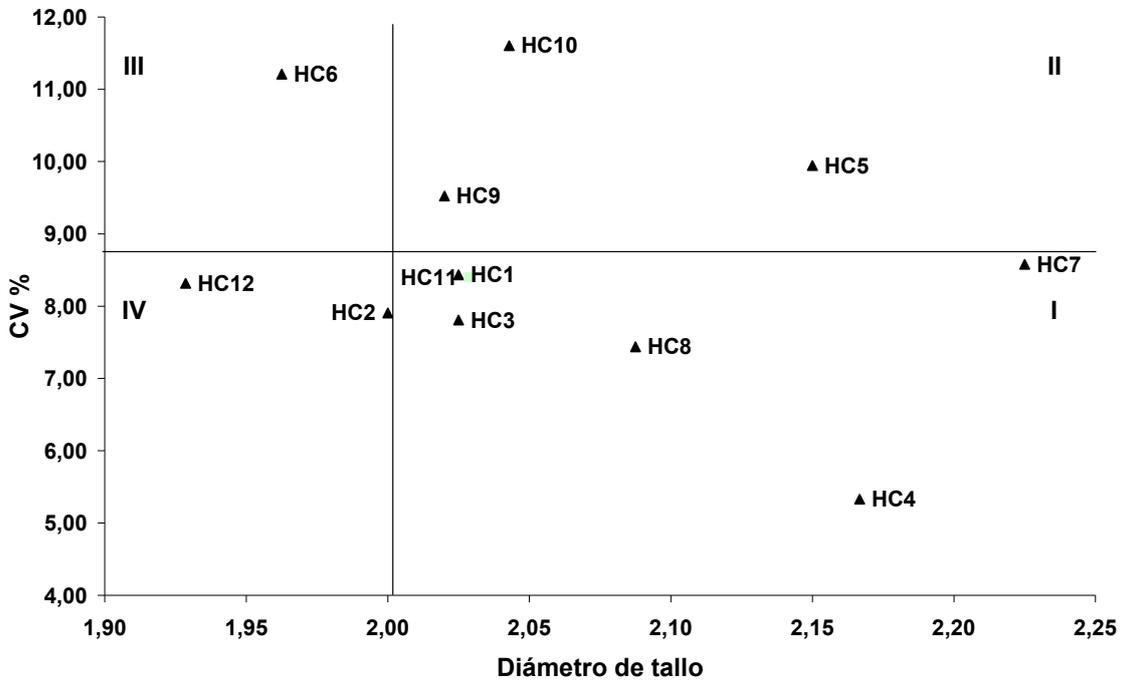


Figura 5.62: NH medio (cms) versus CV% correspondiente a los doce híbridos simples HC evaluados a través de 9 ambientes.

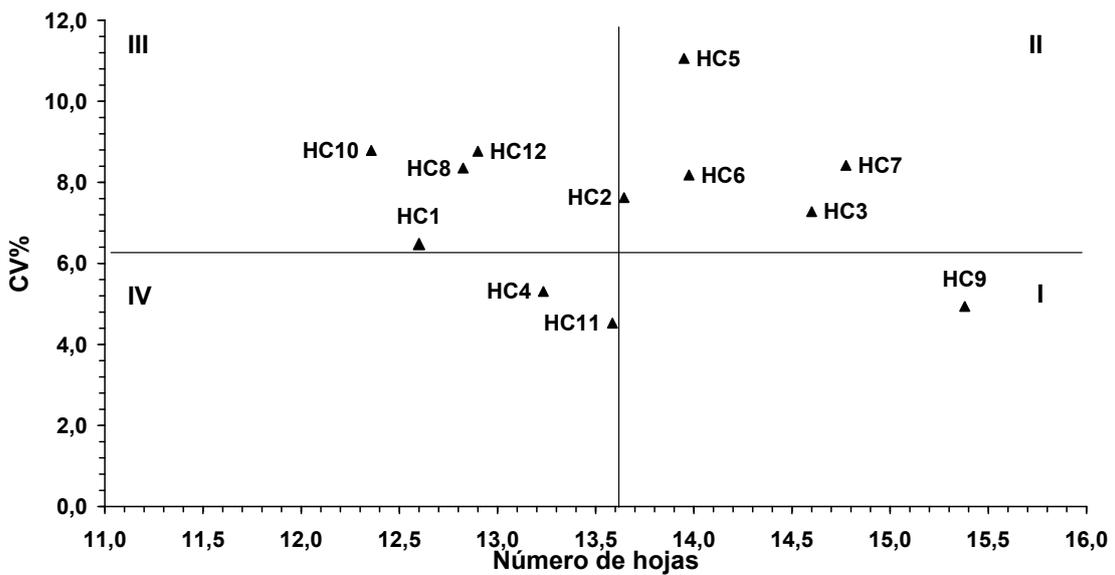


Figura 5.63: NHEE medio (cms) versus CV% correspondiente a los doce híbridos simples HC evaluados a través de 9 ambientes.

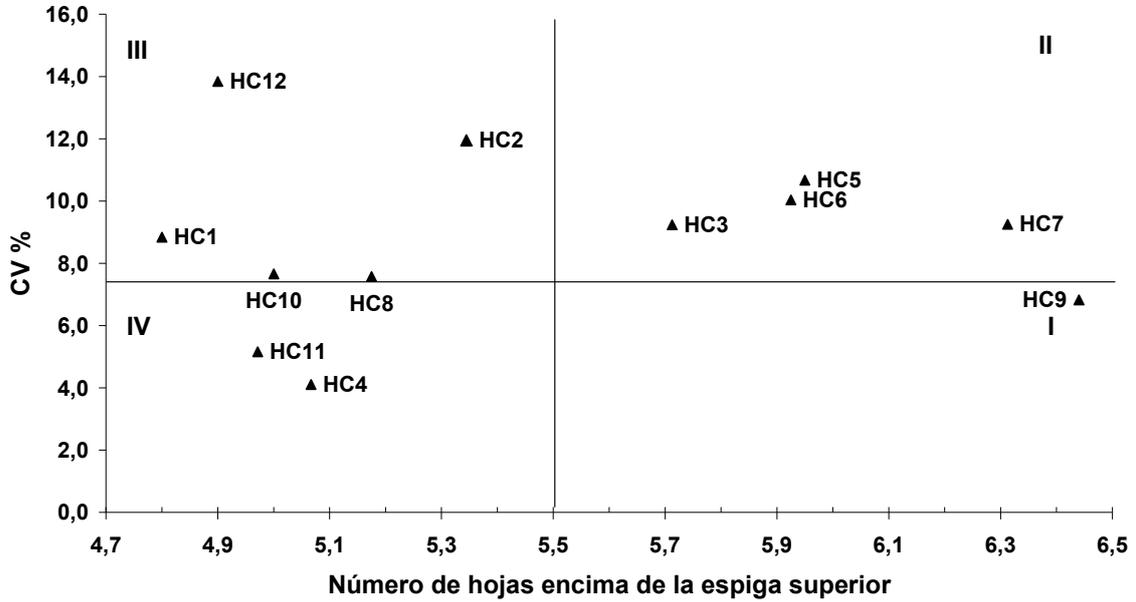
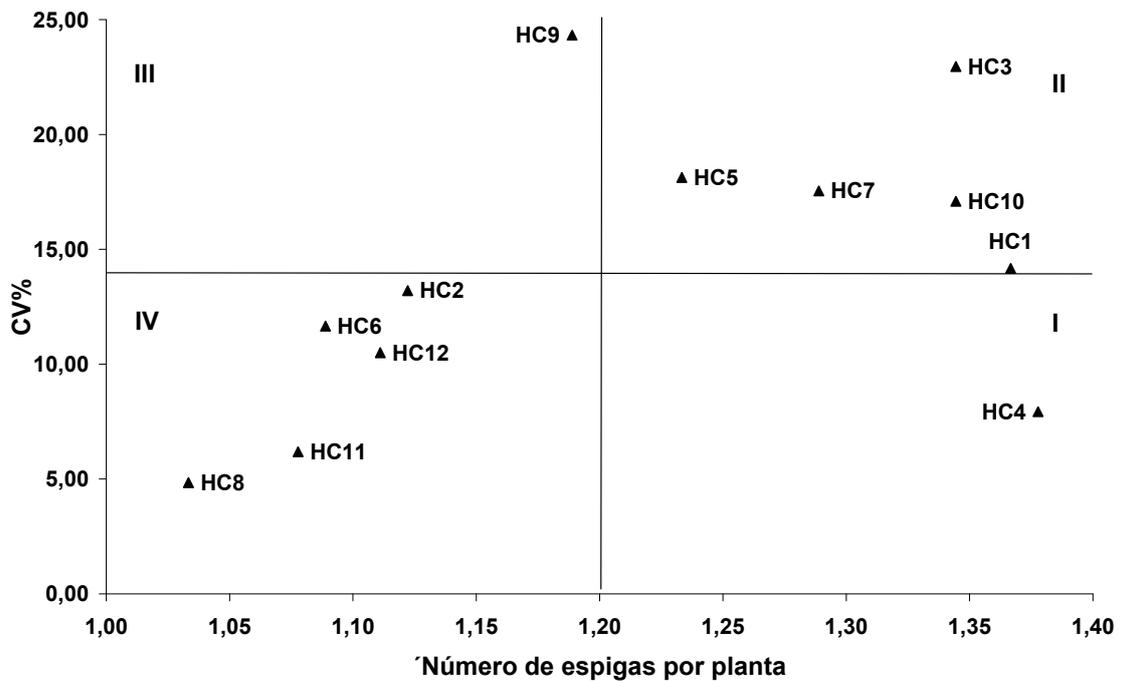


Figura 5.64: EP medio versus CV% correspondiente a los doce híbridos simples HC evaluados a través de 9 ambientes.



5.3 Aspectos de interés aplicado

- Las líneas endogámicas CIG tienen alturas de planta comprendidas entre los 122,2 cm (CIG24) hasta los 189,4 cm (CIG13). Los híbridos simples expresaron una mayor altura entre 182,0 cm (HC4) hasta 230,0 cm (HC9). En el caso de las líneas endogámicas la espiga superior se ubicó a una altura media equivalente al 30% de la longitud del tallo mientras que en los híbridos la espiga superior se sitúa aproximadamente en el tercio medio de la altura total del tallo lo que contribuye a disminuir la tendencia al vuelco y/o acame.
- Las líneas endogámicas presentaron un número medio total de hojas (NH) variable desde 10,7 (CIG6) hasta 15,1 (CIG16) habiéndose detectado que el NH entre genotipos difiere significativamente debido a variaciones en el régimen térmico prevalente durante la etapa inductiva. En los híbridos simples, el NH varió entre 12,4 (HC10) a 15,4 (HC9), valores similares a los hallados en las líneas endocriadas.
- Las diferentes temperaturas ocurridas durante el subperíodo $V_6 - R_1$ a través de los años de evaluación en la localidad Llavallol provocaron diferencias interanuales significativas en la AP de las líneas endogámicas.
- Se encontró que existe una asociación positiva y altamente significativa entre los caracteres AP y AIE así como entre NH y NHEE tanto en líneas endogámicas como en los híbridos simples.
- La *prolificidad* resultó elevada en las líneas endogámicas así como en los híbridos simples como consecuencia de las técnicas de cultivo empleadas en los MET de evaluación. Los híbridos llegaron a producir 1,4 espigas productivas por planta coincidiendo con el valor máximo de *prolificidad* registrado en los híbridos cultivados comercialmente en Argentina. Las líneas endogámicas sobrepasaron ese valor hasta alcanzar 2,4 espigas productivas por planta debido a que el menor desarrollo de la espiga superior reduce la dominancia apical y favorece la producción de más destinos productivos.
- Los caracteres NH, NHEE y EP resultaron ser los más estables en líneas endogámicas e híbridos simples a través de los ambientes de evaluación.
- Los resultados de la evaluación morfológica de los híbridos simples mediante un MET permite afirmar que los mismos poseen una moderna arquitectura de planta que favorece

su cultivo según la tendencia actual de reducir el espacio entre surcos y sin empleo de aporte de las más recientes técnicas de labranza reducida aplicadas al cultivo de maíz en Argentina.

- Los resultados del ANAVA sugieren que el efecto principal debido al genotipo constituyó la fuente de variación mayoría de los caracteres evaluados en las líneas CIG e híbridos simples HC. Asimismo, también resultaron altamente significativos los efectos debidos al ambiente y a la interacción genotipo x ambiente lo que indica que los materiales poseen un comportamiento plástico frente a las modificaciones ambientales.

Capítulo 6

RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE LA EVALUACIÓN AGRONÓMICA POR CARACTERES DE CICLO A FLORACIÓN FEMENINA



6.1 EVALUACIÓN DEL CICLO EN DÍAS Y REQUERIMIENTO TÉRMICO A FLORACIÓN FEMENINA DE LAS LÍNEAS PURAS CIG

La duración en días de las fases fenológicas de un cultivo varía entre ambientes en razón de cambios en la humedad relativa, temperatura del aire y del suelo, radiación solar y fotoperiodo (Costa, 1994). Brown y Bootsma (1993) sostienen que la mayor parte de la variación en días hasta floración y maduración del maíz puede ser explicada por las diferencias de temperaturas entre localidades y años. Debido a la pobre correlación entre el número de días y el crecimiento-desarrollo de las plantas no se obtienen resultados satisfactorios cuando los genotipos son clasificados por su ciclo en días hasta floración pero debe admitirse su utilidad como dato orientativo. Cualquier clasificación, para ser más ajustada, debe basarse en la cuantificación de los componentes del ambiente físico que sean responsables de la variación en el número de días para alcanzar una fase determinada, pues en las plantas, la marcha de muchos procesos fisiológicos depende de cómo son satisfechos sus requerimientos por el complejo particular de condiciones externas (Aspiazu, 1971).

La temperatura es el principal factor que afecta la tasa de desarrollo del maíz (Baron *et al.*, 1975; Cross y Zuber, 1972; Gilmore y Rogers, 1958; Hodges, 1991) y su influencia sobre la duración de los distintos subperiodos fue mencionada por primera vez por Lebnhauer en 1914 (Andrade *et al.*, 1996). Sin embargo, y como resultado de observaciones empíricas, ya desde 1735 vienen siendo aplicados los modelos de suma térmica. El efecto de la temperatura sobre la tasa de desarrollo puede describirse utilizando el concepto de tiempo térmico como por ejemplo los grados de crecimiento-día

(GDD) (Wang, 1960) o las unidades térmicas de cultivo (CHU) (Brown y Bootsma, 1993). Estos índices brindan una estimación fiable del requerimiento térmico necesario para alcanzar una determinada fase del desarrollo ya que para ello es necesario superar cierto valor de unidades térmicas o GDD (Daughtry *et al.*, 1984; Derieux y Bonhomme, 1990; Cutforth y Shaykewich, 1990). Los índices que estiman el tiempo térmico no sólo predicen y describen las tasas de desarrollo con mayor precisión que el tiempo estimado en días, sino que son empleados para comparar eventos fenológicos y evaluar la madurez, siendo ello relevante en diversos aspectos prácticos de la agronomía (Confalone *et al.*, 1999; Dwyer *et al.*, 1999a y 1999b). La utilización de índices térmicos permite identificar con mayor precisión las mejores épocas de siembra (Nielsen *et al.*, 2002), planear eficazmente las actividades agrícolas (Gadioli *et al.*, 2000) y también facilita la evaluación y selección de los materiales en programas de mejora genética (Warrington y Kanemasu, 1983).

Las siembras tardías aceleran el desarrollo de la planta de maíz al exponerla a mayores temperaturas durante las etapas iniciales del crecimiento. Por ejemplo, en Llavallol (Pcia. Bs. As., Argentina) al atrasar la fecha de siembra desde la segunda quincena de Octubre a la segunda quincena de Noviembre (2000/2001 y 2001/02), se observó un retardo de la nascencia desde inicios de Noviembre hacia fines del mismo mes o principios de Diciembre. Los resultados obtenidos indican que el subperíodo nacimiento-floración femenina (R_1) se acortó significativamente en un promedio de seis días durante los ensayos conducidos en 2000/01 y 2001/02 (Tabla 6.49) como consecuencia de fechas de siembra muy tardías que también redujeron de modo significativo el tiempo térmico hasta R_1 . Por el contrario, las siembras más tempranas de 2002/03 a 2004/05 alargaron los ciclos y provocaron un incremento notorio de la suma térmica necesaria hasta floración. Se observa que en particular durante la campaña 2003/04 el número de días a R_1 se incrementó significativamente debido a las atípicas bajas temperaturas del aire registradas en el periodo coincidente con la fase vegetativa de los genotipos ensayados (Corcuera y Naranjo, 2005b). La información presentada en la Figura 6.65 es concluyente respecto a la reducción del número de días necesario para alcanzar R_1 durante los dos primeros años de ensayo. Los valores de tiempo térmico a floración también señalan que fechas de siembra muy tardías reducen de modo significativo el tiempo térmico hasta R_1 .

Es conveniente determinar el grado de precisión de los modelos de tiempo térmico empleados como herramienta predictiva de la ocurrencia de procesos fenológicos. El modo más sencillo y rápido de comparación es a través de los coeficientes de variación de cada método. La información recogida a campo permitió determinar que el coeficiente

de variación del método de los días calendario (Tabla 6.50) resultó mayor que el correspondiente a los métodos de suma térmica, por lo cual puede afirmarse que no es el más adecuado para predecir la floración femenina en concordancia con lo expresado en párrafos anteriores. En cambio, los resultados señalan al método GDD como el de mayor precisión por presentar la menor variación media expresada a través de su CV%. La utilización del CV% con fines comparativos tiene valor relativo porque la magnitud del mismo depende del valor de la media. Por lo tanto, conviene recurrir a un análisis efectuado a través de las desviaciones estándar en días (S_d) propuesta por Arnold (1959), y que según Aspiazú y Shaw (1972) constituye un mejor método de evaluación de los modelos de sumas térmicas porque expresa la variabilidad en días. La S_d determinada para los días calendario es mayor que la correspondiente a cualquiera de los métodos de cálculo de tiempo térmico (Tabla 6.50), indicando que éstos predicen con mayor precisión la ocurrencia de la fase R_1 . Estos resultados son coincidentes con los comentarios de Confalone y Dujmovich (1999) en el sentido de que el modelo no lineal de suma térmica (*método Ontario*) tiene un alto nivel de confiabilidad predictiva.

El grado de asociación expresado a través del coeficiente de correlación simple (r) entre el número de días y tiempo térmico a R_1 fue altamente significativo ($r_{\text{días-CHU}} = 0,993$; $r_{\text{días-GDD}} = 0,977$; $p \leq 0,01$, t_{Student}). Estos resultados coinciden con publicaciones previas (Corcuera, 1991; Corcuera *et al.*, 2002a). La ecuación de regresión que permite estimar el número de días a floración femenina en función del tiempo térmico medido por el método de Gilmore y Rogers (GDD) es $y = 11,82 + 0,07x$. El coeficiente de regresión $b_{y/x}$: 0,07 resultó igualmente significativo al 1% de probabilidad.

La Tabla 6.51 resume el comportamiento de los nuevos 28 genotipos de endocría prolongada y los cinco testigos utilizados a través del promedio y la desviación estándar de sus caracteres de ciclo a floración femenina (fase R_1 , escala de Ritchie y Hanway, 1993) evaluados en Llavallol (Prov. Buenos Aires) desde 2000/01 a 2004/05 (ambientes L1 a L5 respectivamente). Los valores medios muestran que siete líneas puras (21,2%) alcanzaron R_1 con menos de 57 días y un tiempo térmico menor a 630 grados-día según el método de Gilmore y Rogers (GDD). Según su requerimiento térmico a floración estas líneas endogámicas pertenecen a la clases FAO 100 y 200 (Derieux y Bonhomme, 1990) y subjetivamente las clasificamos como *ultraprecoces* o *muy precoces*. La línea de endocría prolongada y grano ceroso o *waxy* CIG14 (= 83-2205-2, testigo legado por la Univ. de Illinois) resultó ser la más precoz con una media de 54 días y 600,5 grados-día hasta R_1 y le siguen por orden de precocidad las nuevas líneas desarrolladas CIG27 (*doble mutante*) y CIG9 (*waxy*) que ocupan el segundo y tercer puesto, respectivamente.

El resto de los materiales (78,8%) alcanzó R₁ al superar los 57 días desde el nacimiento y acumular 630,0 a 715,0 grados-día según el método de Gilmore y Rogers por lo que corresponden a las clases FAO 200 y FAO 300-400 (Derieux y Bonhomme, 1990) y son considerados *precoces*. Las líneas puras CIG1, CIG13, CIG20, CIG31 y CIG33 presentan el mayor requerimiento térmico medio a floración (GDD= 686,0 a 715,0 °C). Los resultados indican que excluyendo a las líneas empleadas como testigos, el 15,4 % de los nuevos genotipos *waxy*, el 20,0 % de las líneas dobles mutantes (DR) y el 22,2 % de las líneas CP son de ciclo ultra precoz. Cuando se consideran en conjunto a las 33 líneas puras, la fase R₁ se alcanza en promedio a los 59 días calendario y tras acumular 663,2 grados-día calculados mediante el modelo lineal GDD. Ninguna de las nuevas líneas *waxy* o normales superó en precocidad a los testigos de cada uno de los tipos respectivos.

A pesar de que la endocría provoca pérdida de vigor con la consiguiente reducción de la tasa de crecimiento y alargamiento del ciclo hasta R₁ fue posible desarrollar líneas precoces con alta calidad de grano aplicando el método clásico con selección entre y dentro de familia S_n o induciendo la mutagénesis al aplicar radiación gamma sobre las semillas mediante una dosis de 150 Gy de Co⁶⁰ aplicada con un equipo *gamma-cell* y posterior selección fenotípica en los ensayos de campo.

Tabla 6.49: Medias ambientales correspondientes a longitud de ciclo y tiempo térmico de las líneas puras CIG evaluadas en Llavallol.

	<i>Media ambiental</i>				
	2000/01(L1)	2001/02(L2)	2002/03(L3)	2003/04(L4)	2004/05(L5)
DÍAS	55,1 a*	54,8b	59,3 c	64,9 d	60,9 e
CHU	1408,6 a	1423,2 a	1532,2 b	1610,7 c	1565,3 bc
GDD	655,5 a	674,4 a	669,0 a	693,8 a	693,6 a
Fecha Nac.	27-29/11/2000	6-8/12/2001	6-9/11/2002	4-7/11/2003	5-7/11/2004

*= Letras distintas dentro de la fila indican diferencias significativas ($MDS_{0,01}$, Fisher)

Tabla 6.50: Comparación mediante el coeficiente de variación (C.V.) y la desviación estándar en días (Sd) de los diferentes modelos de estimación de la longitud del ciclo a floración femenina en las líneas puras CIG.

Estadística	<i>Modelos evaluados</i>		
	DÍAS	CHU	GDD
	Nacimiento-Floración femenina (R_1)		
Media	59,0	1493,5	663,7
C.V.%*	8,4 a	7,1 a	6,5 b
Sd	5,0 a	4,2 ab	3,9 b

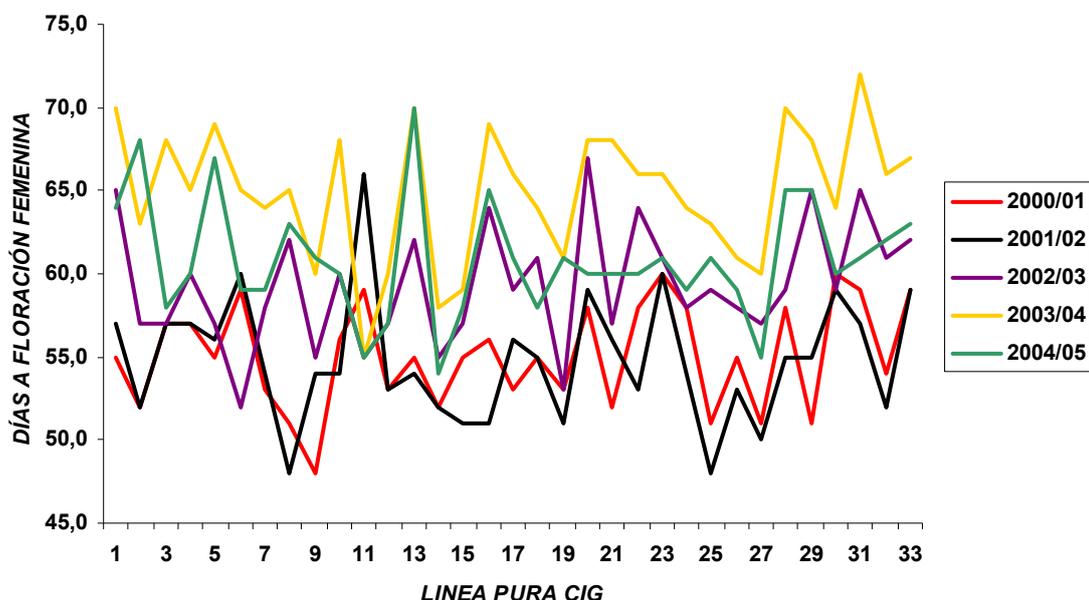
*= estimado como promedio de los C.V. individuales de cada línea pura; letras diferentes dentro de la fila indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$)

Tabla 6.51: Días a floración femenina y suma térmica hasta R_1 calculada mediante diferentes modelos (promedio de cinco años).

LÍNEA	TIPO	DÍAS A EE	CHU	GDD
CIG1	waxy	62,1 ± 6,1	1583,9 ± 150,1	708,6 ± 40,1
CIG2	waxy	58,7 ± 7,0	1490,7 ± 181,6	666,1 ± 82,0
CIG3	waxy	59,4 ± 4,8	1503,3 ± 102,9	667,1 ± 50,2
CIG4	waxy	59,8 ± 3,3	1526,1 ± 60,6	671,6 ± 22,5
CIG5	waxy	60,8 ± 6,6	1550,0 ± 164,0	697,6 ± 72,9
CIG6	waxy	59,0 ± 4,6	1459,6 ± 132,0	645,2 ± 85,9
CIG7	waxy	57,6 ± 4,4	1455,6 ± 79,2	642,0 ± 22,9
CIG8	waxy	57,8 ± 7,7	1462,2 ± 178,0	649,2 ± 53,4
CIG9	waxy	55,6 ± 5,2	1397,5 ± 127,8	618,5 ± 54,3
CIG10	waxy	59,6 ± 5,4	1511,2 ± 109,5	671,9 ± 32,0
CIG11	waxy	58,0 ± 4,8	1460,1 ± 155,5	645,0 ± 105,7
CIG12	waxy	56,0 ± 3,0	1410,9 ± 40,5	622,9 ± 21,9
CIG13	waxy	62,2 ± 7,8	1588,0 ± 192,5	715,0 ± 80,3
CIG14*	waxy	54,2 ± 2,5	1361,9 ± 28,5	600,5 ± 31,5
CIG15*	waxy	56,0 ± 3,2	1410,1 ± 52,7	622,2 ± 18,4
CIG16	CP	61,0 ± 7,3	1553,0 ± 168,8	694,8 ± 53,6
CIG17	CP	59,0 ± 4,9	1496,1 ± 100,7	666,6 ± 32,2
CIG18	CP	58,6 ± 3,9	1479,8 ± 69,9	654,4 ± 22,6
CIG19	CP	55,8 ± 4,8	1403,9 ± 104,3	620,7 ± 47,1
CIG20	CP	62,4 ± 4,7	1583,4 ± 100,5	685,9 ± 42,6
CIG21	CP	58,6 ± 6,0	1485,5 ± 131,0	662,1 ± 48,9
CIG22*	CP	60,2 ± 5,1	1526,2 ± 101,3	678,4 ± 18,5
CIG23	CP	61,6 ± 2,5	1562,4 ± 34,7	690,0 ± 43,5
CIG24	CP	58,6 ± 3,6	1481,9 ± 56,6	653,9 ± 30,8
CIG25*	CP	56,4 ± 6,5	1422,1 ± 142,7	629,1 ± 36,1
CIG26	CP	57,2 ± 3,2	1441,2 ± 47,3	633,6 ± 18,4
CIG27	DR	54,6 ± 4,2	1370,7 ± 73,5	603,2 ± 12,9
CIG28	DR	61,4 ± 6,0	1566,7 ± 135,6	703,6 ± 52,3
CIG29	DR	60,8 ± 7,4	1549,0 ± 173,9	694,3 ± 57,1
CIG30	DR	60,4 ± 2,1	1528,8 ± 28,2	679,8 ± 40,8
CIG31	DR	62,8 ± 5,9	1598,1 ± 126,4	713,4 ± 37,1
CIG32*	Normal	59,0 ± 5,8	1496,4 ± 123,0	673,7 ± 40,5
CIG33	Normal	62,0 ± 3,3	1575,5 ± 58,8	703,6 ± 23,9
	<i>Media gral.</i>	59,0 ± 2,4	1493,5 ± 66,6	663,2 ± 32,5
	<i>MDS_{0.01}</i>	0,1	5,9	7,5

*= líneas empleadas como testigos.

Figura 6.65: Número de días a floración femenina (R_1) registrados en las líneas CIG ensayadas durante cinco años en Llavallol - Argentina.



6.1.1 *Análisis de la varianza y determinación de parámetros genéticos para caracteres de L ciclo a floración femenina en las líneas CIG*

Los resultados del análisis de la varianza destacan que las líneas CIG se diferencian entre sí de modo muy significativo por el número de días requerido para alcanzar la fase de floración femenina (F_{32-160} : 9340,0; $p \leq 0,01$) y también por el tiempo térmico requerido hasta R_1 calculado mediante métodos lineales o cuadráticos. Asimismo, se hallaron diferencias altamente significativas entre ambientes y para la interacción línea x ambiente (IGA) tanto por número de días como por el tiempo térmico hasta R_1 (Tabla 6.52).

La descomposición de la suma de cuadrados (Tabla 6.53) puso de manifiesto que el componente ambiente representado por los años constituye la principal fuente de variación total de la longitud del ciclo expresada en días y también en tiempo térmico según el método Ontario. Este resultado coincide con los obtenidos mediante el coeficiente de variación (CV) y la desviación estándar en días (S_d), lo que de nuevo señala la falta de precisión del método de los días calendario para predecir adecuadamente el momento de ocurrencia de la floración. La confiabilidad de un método

predictivo justamente se fundamenta en su constancia a través de los ambientes y no de los genotipos a los que debe caracterizar.

Al calcular el tiempo térmico hasta R_1 por el método lineal (GDD) se observó que la interacción genotipo x ambiente (IGA) representa la mayor proporción de la variación total, lo que aumenta las posibilidades de mejoramiento por adaptación específica (Tabla 6.53). Sin embargo, como los patrones de adaptación con respecto a localidades individuales son de limitado interés *per se*, no reviste interés ni representa ventaja clara alguna ahondar en los efectos de la interacción positiva de las líneas CIG con la localidad (Llavallol, en particular). La mejora genética específica debería ser dirigida hacia áreas o subregiones y aunque este tipo de estrategia de adaptación amplia se aplica cuando la IGA es baja también puede emplearse cuando la varianza propia de la IGA es grande y no existen ventajas claras de una crianza específica como en este caso particular. Asimismo este resultado viene a confirmar a este método como el de mayor precisión para predecir la ocurrencia de la floración femenina.

Los valores de constancia (Tabla 6.55) obtenidos no resultan aptos para ser utilizados en la clasificación de genotipos debido a su reducida magnitud (Goodman y Bird, 1977; Ron y Ordás, 1987; Ruíz de Galarreta Gómez, 1993) pero vuelven a confirmar que la estimación de GDD es el método más constante y exacto debido a su mayor magnitud, lo que indica que está menos influenciado por el ambiente coincidiendo con los resultados de la prueba de significancia de $t_{Student}$ (Tabla 6.49, apartado 6.1).

Tabla 6.52: Cuadrados medios y significancia correspondientes al ciclo en días y tiempo térmico hasta R_1 correspondientes a líneas puras CIG.

F.V.	g.l.	DÍAS	CHU	GDD
LÍNEA (L)	32	56,6 **	44755,3 **	11133,8**
REP/AÑO(R)	1	0,01 ns	6974,1 *	7030,6 *
AÑO(A)	4	1176,0 **	519369,8 ns	17990,4**
L x A	128	19,1 **	14798,2 **	3868,7 **
Error	164	0,01	25,9	41,5

**=diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$); ns= diferencias no significativas

Tabla 6.53: Partición de la suma de cuadrados (%SC) para ciclo en días y tiempo térmico necesario para alcanzar R_1 de las líneas puras CIG.

FUENTE DE VARIACIÓN	DÍAS	CHU	GDD
LÍNEA (L)	20,2	26,3	36,9
REP (AÑO)(R)	0,0004	0,64	3,60
AÑO (A)	52,5	38,2	7,5
L x A	27,3	34,8	51,3
Error	0,01	0,08	0,69

Tabla 6.54: Estimación de los componentes de la varianza para caracteres de ciclo en las líneas puras CIG.

Componente	DÍAS		CHU		GDD	
	abs.	%	abs.	%	abs.	%
L (σ^2_g)	3,7	12,2	2995,7	16,5	726,5	24,2
R ($\sigma^2_{r(a)}$)	0,00	0,006	210,6	1,2	211,8	7,1
A (σ^2_a)	17,5	56,7	7539,7	41,5	108,1	3,6
L x A (σ^2_{ga})	9,5	30,8	7386,2	40,7	1913,6	63,7
Error (σ^2)	0,01	0,03	25,9	0,1	41,5	1,4

Tabla 6.55: Constancia de los caracteres de ciclo evaluados en las líneas puras CIG (2000/01 a 2004/05).

Parámetro	DÍAS	CHU	GDD
C	0,14	0,20	0,35

6.1.2 *Evaluación de la estabilidad del ciclo a floración femenina de las líneas puras mediante el coeficiente de variabilidad de Francis y Kannenberg (CV%)*

Las Figuras 6.66 a 6.68 contrastan el ciclo en días o tiempo térmico hasta R₁ con su respectivo coeficiente de variación (CV%). El grupo de genotipos de mayor precocidad y estabilidad, resulta el más deseable. En los gráficos se observa que las nuevas líneas puras CIG12 y CIG27 y los dos testigos CIG14 y CIG15, ubicadas en el extremo izquierdo del cuadrante IV de las tres figuras, son las que exhiben mayor precocidad y también gran estabilidad en el sentido biológico (estabilidad tipo I). Estas líneas son consideradas *ultra precoces* y corresponden a la clase FAO 100. Las figuras también reflejan diferencias de longitud de ciclo o tiempo térmico a R₁ entre genotipos del grupo muy precoz o intermedio-corto (clases FAO 200 y 300-400) (cuadrantes I y II). Dentro de este grupo, las nuevas líneas CIG23 y CIG30 situadas en el cuadrante I resultaron las más estables por número de días y tiempo térmico (método Ontario, CHU). Sin embargo, el tiempo térmico estimado mediante el método lineal (GDD) permite identificar a las nuevas líneas CIG4 y CIG33 junto con el testigo CIG22 como las de máxima estabilidad dentro de las clases FAO 200 y 300-400 (cuadrante I). La línea testigo CIG25 no mostró un comportamiento demasiado estable cuando su ciclo hasta R₁ fue evaluado en días o tiempo térmico mediante el método no lineal (CHU), pero el requerimiento térmico hasta igual fase resultó más estable o predecible al utilizar el método lineal (GDD) para su cálculo, corroborando lo expresado en el apartado 6.1 (pág. 210).

Figura 6.66: *Ciclo en días versus CV% de las líneas CIG evaluadas desde 2000/01 a 2004/05.*

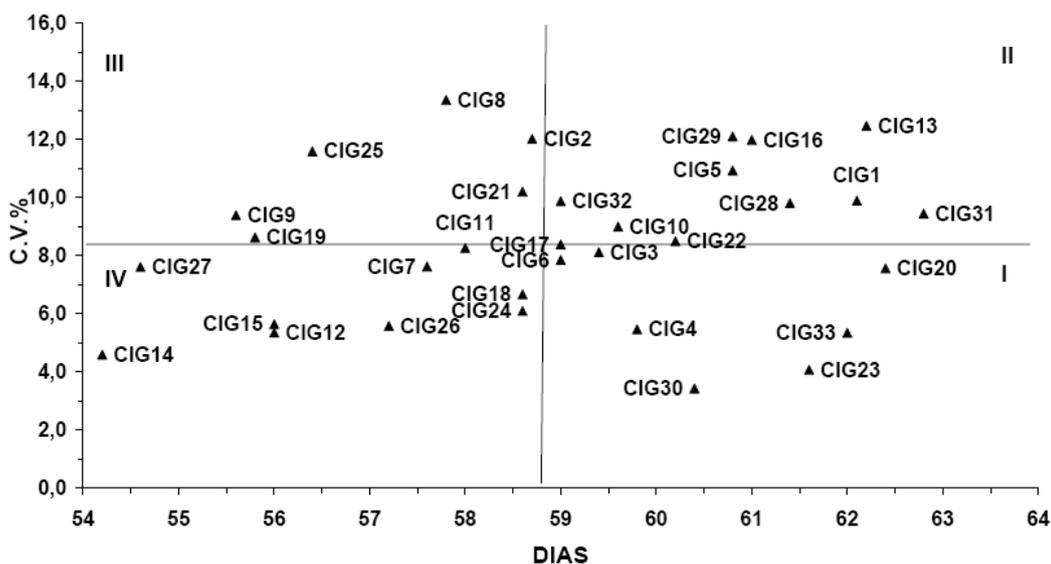


Figura 6.67: Tiempo térmico expresado en CHU versus CV% de las líneas CIG evaluadas desde 2000/01 a 2004/05.

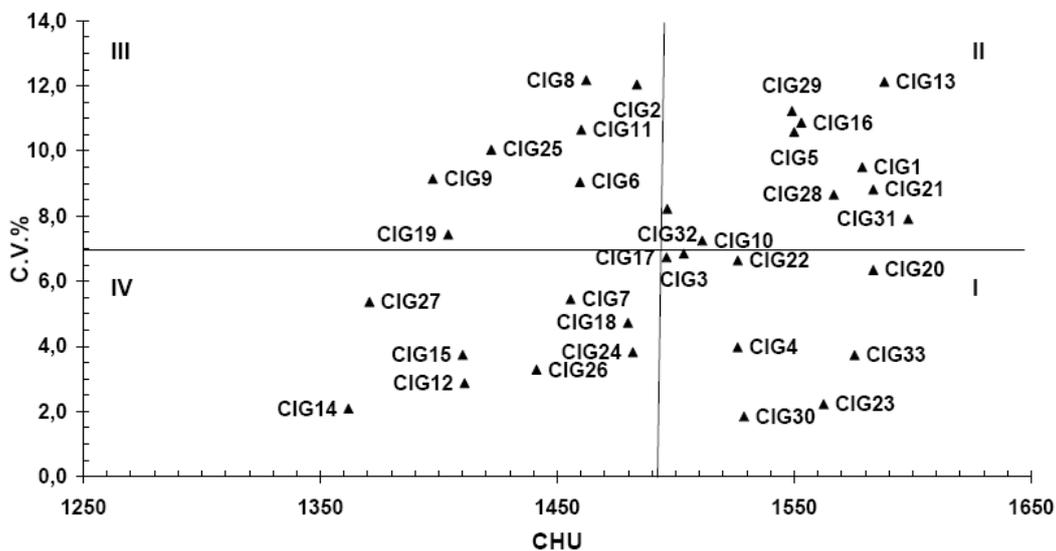
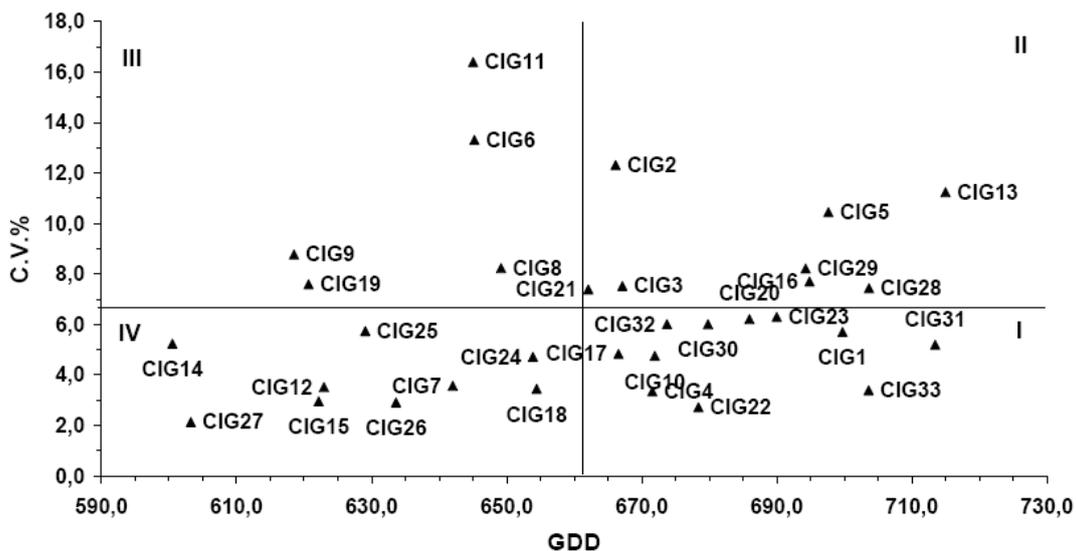


Figura 6.68: Tiempo térmico expresado en GDD versus CV% de las líneas CIG evaluadas desde 2000/01 a 2004/05.



6.1.3 *Valoración de la interacción genotipo x ambiente para el número de días a R_i en líneas CIG utilizando el análisis estadístico multivariado (AMMI)*

En un programa de mejora genética, la variación ambiental causa inconvenientes porque la selección de genotipos con mejor comportamiento, estabilidad y características agronómicas deseables depende de datos obtenidos en un número limitado y no siempre representativo de años y localidades. La interacción genotipo-ambiente (IGA) se asocia con el comportamiento diferencial de los materiales que son ensayados en diferentes localidades a través de distintos años y su influencia sobre la selección y recomendación de genotipos es reconocida por muchos autores (Annicchiarico, 2002; Lin *et al.* 1986; Becker y León, 1988; Crossa, 1990; Kang *et al.*, 2004; Purchase *et al.*, 2000). Aguiluz (1998) cita a varios autores, entre ellos a Crossa, Gauch y Zobel, quienes indican que el modelo AMMI (*Additive Main Effects and Multiplicative Interaction= Análisis de efectos principales aditivos e interacción multiplicativa*) combina análisis de varianza y análisis por componentes principales (ACP) en una forma integrada. Este modelo estima los factores aditivos de genotipo y ambiente usando ANAVA y la interacción genotipo-ambiente a través de ACP. Su ventaja con respecto al análisis de regresión es que requiere un menor número de repeticiones y captura mejor la variación de tratamientos (Gauch, 1993). Quemé *et al* (1993) aplicaron el AMMI para seleccionar líneas de maíz evaluadas en ambientes de Centro América. Los autores indicaron haber seleccionado las 42 líneas más productivas, más estables y con buenas características, así como con cierta resistencia a pudrición de la mazorca.

Los dos primeros ejes del análisis de componentes principales de la interacción (IPCA1 e IPCA2) explican el 79% de la variabilidad total de la tabla de residuos tanto para días como tiempo térmico a floración femenina. Se presenta un gráfico de AMMI1 (Figuras 6.69 y 6.70) construido a partir del promedio de días o tiempo térmico a floración y el primer eje (IPCA1) que explicó el 58,3% y 57,1% de la IGA para los dos descriptores de ciclo utilizados, respectivamente. Entre puntos del mismo tipo o naturaleza, los desplazamientos a lo largo de la abscisa indican diferencias en los efectos principales (aditivos) mientras que los desplazamientos a lo largo del eje de ordenadas señalan diferencias en los efectos de interacción. Por ejemplo, los genotipos CIG3, CIG17 y el testigo CIG32 o CIG23 y CIG28 difieren sólo en términos de la interacción mientras que los ambientes L5 y L4 sólo difieren entre sí en los efectos principales, pero ambos difieren de L3 en sus efectos de interacción. Los genotipos y ambientes con coordenadas elevadas en valor absoluto sobre el IPCA1 contribuyeron en mayor medida a la interacción genotipo-ambiente que aquellos con valores de IPCA1 próximos a cero.

Desde ese punto de vista, los ambientes L2 y L4, extremos en el rango de variación de la IPCA1, fueron los que aportaron la máxima contribución para explicar los patrones de IGA. En cambio las líneas de endocria prolongada CIG31, CIG22 (testigo), CIG10, CIG7, CIG19, CIG9 y CIG27 expresaron la máxima estabilidad o tuvieron un comportamiento más predecible del ciclo a floración femenina tanto en días como tiempo térmico bajo las condiciones ensayadas.

Los genotipos y ambientes con valores del IPCA1 del mismo signo interactúan positivamente y el agrupamiento de los genotipos y ambientes en el mismo cuadrante indica una asociación positiva entre ellos. Así por ejemplo, las líneas puras CIG7, CIG12, CIG14 (testigo) y CIG27 resultaron ser las de mayor precocidad en los ambientes L1 y L2. Además las línea testigo CIG15 y la nueva línea CIG26 mostraron marcada precocidad en el ambiente L2. Se observó que las líneas puras mencionadas, junto con CIG11 y el testigo CIG24, mostraron un acortamiento significativo de su ciclo a R_1 cuando la fecha de siembra se atrasó significativamente (L1 y L2).

Figura 6.69: *Ciclo en días a R_1 versus las coordenadas de genotipos y ambientes del IPCA1 correspondientes a un ensayo multiambiental de líneas puras de maíz.*

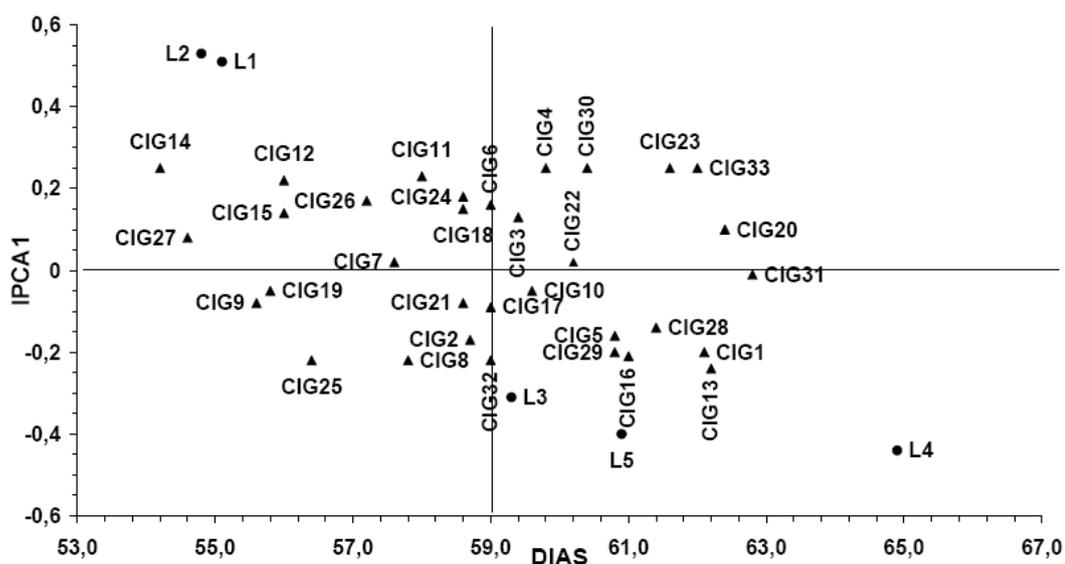
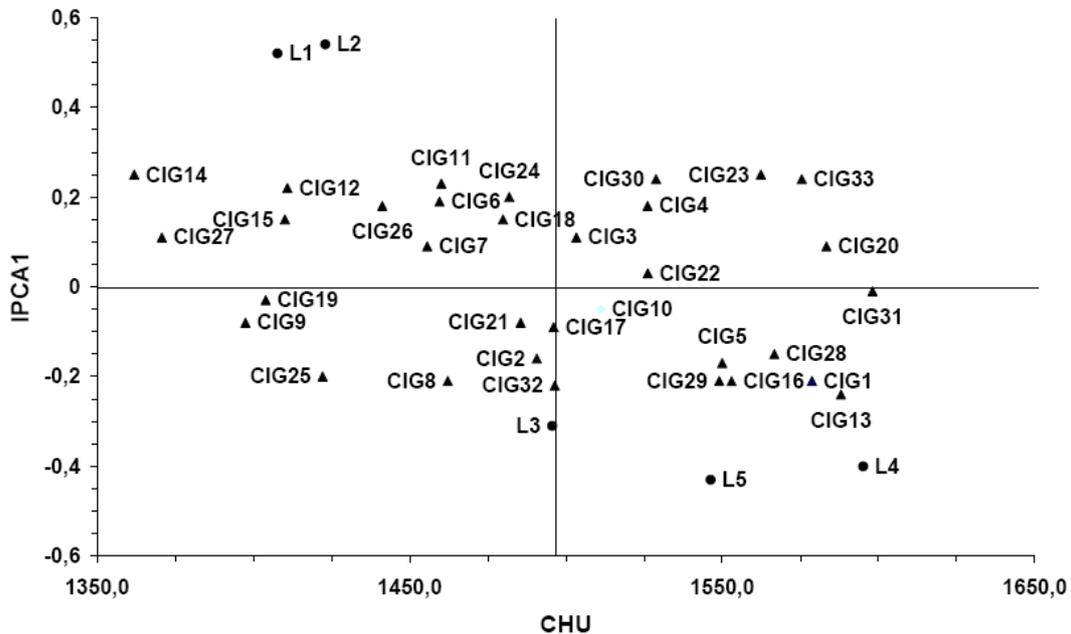


Figura 6.70: Tiempo térmico (CHU) a R_1 versus las coordenadas de genotipos y ambientes del IPCA1 correspondiente a un ensayo multiambiental de líneas puras de maíz.



6.2 VALORACIÓN DEL CICLO A FLORACIÓN FEMENINA DE LOS HÍBRIDOS HC

Como se expresó más arriba, la clasificación de genotipos basada en la duración del ciclo a floración en días es únicamente un dato orientativo que no aporta resultados adecuados por la escasa reciprocidad entre el número de días y la tasa de desarrollo. En consecuencia, resulta conveniente estudiar el requerimiento térmico hasta la floración femenina (R_1) mediante índices térmicos que son más precisos para predecir y describir las tasas de desarrollo y el comportamiento de los materiales, y que también permiten comparar eventos fenológicos (Confalone *et al.*, 1999; Dwyer *et al.*, 1999a y 1999b; Corcuera *et al.*, 2002a, 2002b). Jeutong *et al.* (2000) informa sobre la importancia de utilizar variables bioclimáticas para la evaluación y comparación de genotipos a través de una amplia región e indica que la utilización de la temperatura proporciona un nivel confiable de precisión para la identificación de genotipos. Por lo expuesto, se estudió el ciclo a floración femenina (R_1) de los híbridos de alta calidad, denominados HC, no sólo mediante el número de días sino también utilizando índices térmicos calculados a través de diferentes metodologías.

De modo similar a lo observado en la evaluación de ciclo y tiempo térmico de las líneas puras utilizadas como parentales de estos híbridos, el coeficiente de variación (CV %) correspondiente al método de los días calendario (Tabla 6.56) resultó superior que para los métodos de suma térmica, lo que reafirma la falta de precisión de esta metodología para predecir la ocurrencia de la floración femenina. Sin embargo, son los menores valores de la desviación estándar expresada en días (S_d) hallados para los métodos CHU (Ontario) y GDD (Gilmore y Rogers) los que permiten señalar con mayor seguridad a éstos métodos como de mayor valor predictivo. Aunque no se hallaron diferencias estadísticas significativas entre el método Ontario y el lineal propuesto por Gilmore y Rogers (1958), el menor valor absoluto de S_d estimado para el método Ontario sugiere que éste es superior al método lineal, coincidiendo con las afirmaciones de Confalone y Dujmovich (1999).

En la Tabla 6.57 se resume el comportamiento relativo de los 12 híbridos HC por el número de días y tiempo térmico requerido hasta la fase R_1 . Los promedios y desviaciones estándar fueron calculados a partir de datos recogidos en un ensayo multiambiental conducido en cuatro localidades (Llavallol, Castelar, Pergamino y Esperanza) durante tres años consecutivos (2002/03 a 2004/05). El híbrido doble recesivo (DR) HC8 tiene el ciclo más corto con un promedio de 52,9 y 626,6 grados-día a floración femenina. Le siguen por orden de precocidad los híbridos doble recesivos HC11 y HC10 (54,1 y 643,2 grados-día; 54,9 y 654,3 grados-día, respectivamente) así como el híbrido *waxy* HC12 (54,7 días y 654,8 grados-día). Por el contrario, los híbridos HC9, HC7 y HC5 mostraron el ciclo más largo a igual fase (57,5; 58,3 y 59,4 días, respectivamente) a través de los doce ambientes de evaluación. La magnitud del tiempo térmico hasta R_1 indica que los híbridos HC corresponden a las clases FAO 100 o FAO 200, lo que revela su elevado nivel de precocidad independientemente de las épocas de siembra y localización de los ensayos de evaluación. Siguiendo un concepto utilitario, los híbridos cuyo requerimiento térmico hasta R_1 es $\leq 680,0$ grados-día (clases FAO 100 y 200) pueden ser clasificados como *ultra precoces* o *muy precoces* y aquellos cuyo requerimiento térmico hasta esa fase está comprendido entre 680,0 a 720,0 grados-día (clase FAO 300-400) son catalogados como *precoces*. Por consiguiente, el 50% de los híbridos HC evaluados según la magnitud de su suma térmica hasta R_1 es *ultra precoz*. Si se considera al conjunto de los híbridos HC evaluados, la fase R_1 se alcanza en promedio a los 56,2 días desde el nacimiento y al acumular 674,1 grados-día.

La mayoría de los caracteres de cultivo de importancia económica corresponden a características complejas o poligénicas y son tanto genética como ambientalmente

determinados (Dayde, 2000; Casini *et al.*, 2002; Dardanelli *et al.*, 2006). Además, la interacción entre las variaciones propias del ambiente con aquellas debidas a la mejora genética continua y las técnicas de producción pueden provocar respuestas muy diferentes de los genotipos.

Los cambios en la provisión de recursos edafoclimáticos causan modificaciones en el desarrollo, pudiendo observarse alteraciones en la duración de los subperiodos del cultivo (Andrade *et al.*, 1996). Por ejemplo, las fechas de siembra utilizadas en Llavallol, Castelar y Pergamino posibilitaron explorar un mejor ambiente fototérmico (Satorre *et al.*, 2006) con relación a Esperanza. En esas tres localidades, los híbridos HC estuvieron expuestos a elevadas temperaturas durante su etapa inductiva que enmascararon el efecto fotoperiódico promovido por más de 12-13 hs. de luz. Esto se tradujo en un acortamiento del lapso en días desde la nascencia hasta la iniciación floral en comparación con siembras más tempranas en esas mismas localidades (Tabla 6.58). A su vez, esas condiciones favorecieron la diferenciación de menos primordios foliares que en Esperanza donde las fechas de siembra expusieron las plantas a temperaturas mucho más elevadas en las etapas iniciales de crecimiento que favorecieron el desarrollo de un mayor número de primordios foliares (Corcuera *et al.*, 2005b) (*ver Tabla 5.44, pág. 190, apartado 5.2 del Capítulo 5*). Consecuentemente, las sumas térmicas hasta R₁ registradas en Esperanza resultaron entre 5,3 a 12,6% superiores a las del resto de las localidades (Tabla 6.58). Debido a que las temperaturas durante el período considerado son mucho más elevadas en Esperanza, la mayor suma térmica se tradujo en una reducción del 18 a 22% en el número de días hasta la fase considerada. Las disparidades en el régimen térmico ocasionaron diferencias estadísticas altamente significativas ($p \leq 0.01$, *Student*) para el número de días y tiempo térmico requerido hasta R₁ en Esperanza versus las localidades de la provincia de Buenos Aires (Tabla 6.58).

Los resultados demuestran el elevado nivel de precocidad logrado, aún en aquellos materiales con alta calidad proteica de grano (CP) que usualmente son de ciclo largo y mayor requerimiento térmico hasta floración en relación con los demás tipos de maíz. La precocidad de los nuevos híbridos simples HC permite su cultivo en zonas de veranos cortos y otoños húmedos de la República Argentina (Corcuera *et al.*, 1997, 2007b). Así por ejemplo, podrían ser recomendados para siembras tardías dentro de la Zona Pampeana Norte que abarca parte de las Regiones maiceras IV, V y toda la Región VI o de las Zonas Pampeana Oeste y Pampeana Sur (Regiones VIII y IX respectivamente) que tienen un periodo libre de heladas más corto que otros sectores del área maicera argentina (Corcuera *et al.*, 2001, 2005b, 2009).

Tabla 6.56: Comparación de los modelos de estimación del ciclo a floración femenina en híbridos HC utilizando los coeficientes de variación (C.V.) y la desviación estándar en días (Sd).

Estadística	Modelos evaluados		
	DÍAS	CHU	GDD
	Nacimiento-floración femenina		
Media	59,0	1493,5	663,2
C.V.%*	11,2 a	6,0 b	7,5 b
Sd	5,3 a	3,4 b	4,2 b

*: estimado como promedio de los C.V. individuales de cada línea pura letras diferentes dentro de la fila indican diferencias estadísticas significativas ($p \leq 0.05$)

Tabla 6.57: Medias, desviación standard, y MDS_{Fisher} , para ciclo en días calendario y tiempo térmico de los híbridos simples HC a través de doce ambientes.

HIBRIDO	TIPO	TIEMPO TÉRMICO		
		DÍAS (EE)	GDD	CHU
HC1	waxy	55,3 ± 3,8	663,2 ± 78,6	1442,2 ± 64,8
HC2	DR	57,3 ± 4,2	689,1 ± 66,8	1496,0 ± 41,0
HC3	DR	56,3 ± 8,0	681,7 ± 47,1	1475,8 ± 140,9
HC4	DR	56,1 ± 5,0	674,3 ± 59,2	1461,9 ± 61,9
HC5	CP	59,4 ± 5,0	719,6 ± 61,2	1555,6 ± 44,7
HC6	CP	56,8 ± 7,3	683,5 ± 43,9	1483,2 ± 102,8
HC7	DR	58,3 ± 7,0	706,7 ± 61,5	1524,4 ± 117,1
HC8	DR	52,9 ± 7,3	626,6 ± 35,7	1370,7 ± 102,2
HC9	CP	57,5 ± 6,4	689,5 ± 50,5	1499,0 ± 85,3
HC10	DR	54,5 ± 6,9	655,9 ± 35,2	1428,3 ± 90,2
HC11	DR	53,6 ± 6,9	643,2 ± 43,4	1404,4 ± 91,9
HC12	waxy	54,7 ± 7,6	654,8 ± 27,5	1430,2 ± 109,1
	Media gral.	56,1 ± 1,9	674,0 ± 26,6	1464,3 ± 52,2
	$MDS_{0.01}$	0,4	4,3	10,8

Tabla 6.58: Medias y $MDS_{Fisher 0,01}$ para ciclo en días calendario y tiempo térmico de los híbridos HC evaluados según agrupamiento ambiental.

	DÍAS	GDD	CHU	NACIM.*
Doce ambientes	56,2	674	1464,3	
Grupo Ambiental Llavallol				
L3 (2002/03)	60,8 a	650,9 fg	1536,1 ab	02-Nov
L4 (2003/04)	60,9 a	624,1 h	1482,2 cde	02-Nov
L5 (2004/05)	59,6 ab	657,6 ef	1515,0 abcd	03-Nov
Media ± D.S.	60,4 ± 0,7	644,2 ± 17,7	1511,1 ± 27,2	
Coef. Variación %	1,2	2,7	1,8	
Grupo Ambiental Castelar				
C1 (2002/03)	58,8 b	627,8 gh	1481,4 bcde	03-Nov
C2 (2003/04)	61,0 a	622,4 h	1480,3 de	02-Nov
C3 (2004/05)	60,8 a	676,0 de	1546,2 a	03-Nov
Media ± D.S.	60,2 ± 1,2	642,1 ± 29,5	1502,6 ± 37,7	
Coef. Variación %	2	4,6	2,5	
Grupo Ambiental Pergamino				
P1 (2002/03)	58,9 b	712,9 bc	1526,5 abc	15-Nov
P2 (2003/04)	57,0 c	657,4 ef	1415,3 f	19-Nov
P3 (2004/05)	56,4 c	690,0 cd	1457,4 ef	20-Nov
Media ± D.S.	57,4 ± 1,3	686,8 ± 27,9	1466,4 ± 56,1	
Coef. Variación %	2,3	4,1	3,8	
Grupo Ambiental Esperanza				
E1 (2002/03)	44,8 e	709,4 bc	1351,8 h	06-Dic
E2 (2003/04)	48,8 d	740,6 a	1413,6 fg	02-Dic
E3 (2004/05)	46,1 e	719,0 ab	1366,3 gh	04-Dic
Media ± D.S.	46,6 ± 2,0	723,0 ± 16,0	1377,2 ± 32,3	
Coef. Variación %	4,3	2,2	2,3	
$MDS_{0,01}$	1,7	25,5	49,5	

*= Fecha de nacimiento; Letras diferentes dentro de la columna indican diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$)

6.2.1 *Estudio de la interacción genotipo x ambiente (IGA) para caracteres de ciclo en los híbridos HC*

6.2.1.1 *Análisis combinado de la varianza (ANAVA)*

El ambiente es el conjunto de circunstancias que modulan el desarrollo de un individuo o grupo de individuos. A pesar que las medias genotípicas resultantes de un ensayo multiambiental son útiles con fines de clasificación y comparación de genotipos no constituyen indicadores adecuados del comportamiento en presencia de interacción genotipo-ambiente (IGA) porque, como señalan Voltas *et al.* (2002), no contemplan las diferencias relativas de comportamiento de los genotipos a través de los ambientes. Bajo esta circunstancia, las medias únicamente pueden ser aplicadas para la comparación de genotipos dentro de cada uno de los ambientes que componen el ensayo (Balzarini *et al.*, 2007).

El análisis de las discrepancias de comportamiento entre híbridos HC se realizó mediante el análisis combinado de la varianza a través de años y localidades aplicando un modelo de 2-vías para ensayos multiambientales con efectos fijos (*años y localidades*) y aleatorios (*híbridos*). Este modelo resultó útil para estimar la contribución debida a híbrido (H), localidad (L), año (A), ambiente (E= L x A) y la interacción híbrido x ambiente (HE) sobre el total (H + E + HE) interpretando al ambiente como la combinación de los factores localidad y año. El modelo utilizado también permitió desglosar la IGA en los términos *híbrido x localidad*, *híbrido x año* e *híbrido x localidad x año* y determinar su contribución relativa a la variación total.

Los resultados del ANAVA (Tabla 6.59) señalan la existencia de una notoria interacción genotipo-ambiente (IGA) expresada particularmente a través de la alta significancia estadística mostrada por la interacción de segundo orden (*híbrido x localidad x año*). La existencia de una IGA significativa implica que las diferencias entre híbridos no se mantuvieron constantes a través de los ambientes generando cambios de rango (interacción *cross-over*), debido a que como afirma Cubero (1999) los genotipos se expresan de manera diferente en ambientes disímiles y estas disparidades en la respuesta genotípica reflejan la capacidad de adaptación o plasticidad de los materiales (Duque, 2007) (Figura 6.71). Los genes no determinan en forma absoluta el fenotipo, sino que permiten un rango de expresiones en función del perfil genético, de las condiciones de desarrollo del organismo, del estado específico de los tejidos y del ambiente (Duque, 2007). En lo referente al ambiente, Voltas *et al.* (2002) señalan que el régimen térmico, entre otros, juega un papel primario en la ocurrencia de la IGA, ya que la temperatura

gobierna el desarrollo de la planta al disparar o iniciar las fases de crecimiento y modular su duración. La estructura genética del material vegetal también tiene relación con la magnitud de la IGA. Annichiarico (2002) puntualiza que aquellos genotipos caracterizados por pocos niveles de heterogeneidad (e.g., líneas puras, híbridos simples, clones) o heterocigosis (líneas puras) tienden a interactuar con el ambiente más que los tipos de variedades con comportamiento opuesto (e.g., OPV's, mezclas de líneas puras) porque son menos ricos en genes de adaptabilidad y por lo tanto su estructura genética los hace más susceptibles a variaciones de las condiciones ambientales.

El ANAVA también posibilitó detectar diferencias altamente significativas entre los híbridos HC y para las interacciones de primer orden *híbrido x localidad* e *híbrido x año* para el ciclo expresado en días (F_{33-132} : 92,8 y F_{22-132} : 32,1 respectivamente; $p \leq 0,01$) y también para el tiempo térmico requerido para alcanzar R_1 calculado mediante el modelo no lineal Ontario (F_{33-132} : 96,73 y F_{22-132} : 36,8 respectivamente; $p \leq 0,01$) o por el modelo lineal GDD. Los resultados de la Tabla 6.59 permiten distinguir que los efectos principales debidos a los años, localidades y para la interacción de primer orden (*localidad x año*) fueron altamente significativos.

Al hacer la partición de la suma de cuadrados (Tabla 6.60) igualmente se hizo evidente que el componente ambiente, representado por localidad, año y su combinación, constituye la principal fuente de variación total del ciclo expresado en días (80,8%). Por su parte, cuando se calculó el tiempo térmico mediante modelos de mayor precisión como el método Ontario (CHU) o el de Gilmore y Rogers (GDD), el componente ambiente tiene menor representatividad en la variación total (37,6% y 46,9% respectivamente) y su magnitud se asemeja más a la expresada por la IGA. Los resultados también muestran que la IGA superó en un 50% a 63% al efecto principal del genotipo como respuesta directa a la marcada influencia ambiental sobre los parámetros fisiológicos considerados.

Usualmente, y como demuestran los resultados presentados, en sistemas genotipo-ambiente complejos, como el aquí analizado, la interacción genotipo-ambiente promueve una mayor proporción de la variación total que el efecto genotípico, lo que introduce un alto grado de incertidumbre en la medida de la superioridad general de un genotipo y complica la elección del cultivar a utilizar. Por este motivo, interpretar cabalmente las interacciones genotipo-ambiente es un aspecto central en la elección de genotipos (Satorre *et al.*, 2006) y por ello resulta conveniente calcular las esperanzas de los cuadrados medios de los componentes de la varianza.

Al expresar las esperanzas individuales de la varianza correspondientes al ciclo en días y tiempo térmico a floración se evidenció que σ^2_g sólo representó entre el 4,10% a 14,37% de la variación total sugiriendo un bajo grado de heredabilidad (Tabla 6.61). La expresión de mayores valores para los componentes σ^2_{gl} y σ^2_{ga} revelan una fuerte influencia ambiental sobre los caracteres de ciclo, particularmente a través del efecto de la localidad. Debido a que el componente σ^2_{gl} tiene mayor participación que σ^2_{ga} en la variación total se presume que los híbridos son menos consistentes a través de las localidades que de los años. Para algunos autores, estabilidad es consistencia en el tiempo y adaptabilidad es consistencia en el ambiente, por lo cual la interacción genotipo x localidad (σ^2_{gl}) estaría relacionada con la adaptabilidad (Duque, 2007). La interacción genotipo-ambiente ofrece posibilidades en la selección y adopción de genotipos que muestran interacción positiva con una localidad y sus condiciones ambientales prevaletentes (Kang, 1990). Los estudios de interacción permiten clarificar el entendimiento de adaptaciones en sentido amplio y en sentido estricto o específicas de ambiente (Kang *et al.*, 2004). El tamaño del efecto de interacción genotipo x localidad observado en híbridos HC favorecería que el mismo sea maximizado mediante selección para obtener genotipos específicamente adaptados. Sin embargo, como los patrones de adaptación con respecto a localidades individuales son de limitado interés *per se*, conviene minimizar este efecto para facilitar el desarrollo de material ampliamente adaptado. Hoy en día, los criaderos y Centros internacionales buscan variedades plásticas, esto es, que se comporten por igual en gran número de ambientes distintos lo que facilita realizar el trabajo de mejora genética en un sólo lugar geográfico en lugar de estar obligados a hacerlo en tantos ambientes como regiones agrícolas caigan en su área de interés económico (Cubero, 1999). Considerando que el área maicera argentina tiene una amplitud de 10° de latitud y aproximadamente 7° de longitud, su enorme extensión promueve ambientes muy variados y resulta estratégico disponer de genotipos con diferente longitud de ciclo y buena capacidad adaptativa.

Los valores del índice ambiental (Tabla 6.62), definido como la diferencia entre la media marginal de un ambiente y la media general del ensayo indican que las condiciones de los ambientes L4, C2 y C3 favorecieron el alargamiento del ciclo en días hasta la fase R₁, pero todo lo contrario ocurrió en el ambiente Esperanza durante el periodo de ensayos (E1, E2 y E3). Estos datos corroboran las diferencias de comportamiento de los híbridos HC con relación al número de días necesarios para alcanzar R₁ según las variaciones de las condiciones ambientales.

En la Tabla 6.63 puede observarse que los valores de constancia hallados para el ciclo a floración medido por distintos métodos resultaron ser aproximadamente la mitad de los

valores estimados por Ruíz de Galarreta Gómez (1993), lo cual puede deberse a una muy importante contribución del ambiente a la variación total en el caso de este trabajo (Tablas 6.60 y 6.61).

Tabla 6.59: Cuadrado medio y significancia para ciclo y tiempo térmico de los híbridos HC evaluados en un ensayo multiambiental.

<i>F.V.</i>	<i>DÍAS</i>	<i>CHU</i>	<i>GDD</i>
HIBRIDO (H)	80,10**	64588,00**	16892,01**
LOCALIDAD (L)	3086,38**	269856,80**	109186,08**
AÑO (A)	33,86**	24977,38**	15290,42**
L x A (E)	47,83**	43683,27**	12929,67**
Rep. en amb (r_{1a})	0,18ns	128,08ns	27,37ns
H x A	8,71**	7881,72**	2198,54**
H x L	25,19**	20729,44**	5432,29**
H x L x A (H x E)	5,18**	4076,67**	1142,12**
Error	0,27	214,39	33,14

**= diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$).

Tabla 6.60: Partición de la suma de cuadrados (%) para caracteres de ciclo y tiempo térmico de los híbridos HC.

<i>F.V.</i>	<i>DÍAS</i>	<i>CHU</i>	<i>GDD</i>
HIBRIDO (H)	7,4	23,8	20,0
LOCALIDAD (L)	77,8	27,1	35,2
AÑO (A)	0,6	1,7	3,3
L x A (E)	2,4	8,8	8,4
Rep. en amb (r_{1a})	0,02	0,05	0,04
H x A	1,6	5,8	5,2
H x L	7,0	22,8	19,3
H x L x A (H x E)	2,9	9,0	8,1
Error	0,3	0,95	0,47

Tabla 6.61: Estimación de los componentes de la varianza para caracteres de ciclo y tiempo térmico de los híbridos HC.

Componente	DÍAS		CHU		GDD	
	abs.	%	abs.	%	abs.	%
H (σ^2_g)	2,14	4,08	1668,9	14,38	433,5	11,56
L (σ^2_l)	41,8	79,73	2830,5	24,38	1377,1	36,72
A (σ^2_a)	0,2	0,38	58,3	0,5	13,6	0,36
L X A (σ^2_{la})	1,77	3,38	1646,7	14,18	491,16	13,1
Rep en amb ($\sigma^2_{r(la)}$)	0,008	0,01	7,2	0,06	0,48	0,01
H x A (σ^2_{ga})	0,44	0,84	475,6	4,1	132	3,52
H x L (σ^2_{gl})	3,34	6,37	2775,5	23,91	715	19,1
H x L x A (σ^2_{gla})	2,46	4,69	1931,1	16,64	554,5	14,78
Error (σ^2)	0,27	0,51	214,4	1,85	33,14	0,08

Tabla 6.62: Índice ambiental (IA) calculado en base al número de días a R_1 de los híbridos incluidos en el ensayo multiambiental conducido entre 2002/03 a 2004/05.

AMBIENTE	IA	AMBIENTE	IA
L3	3,4	P2	0,8
C1	2,6	E2	-7,4
P1	2,7	L5	3,6
E1	-11,4	C3	4,6
L4	4,8	E3	-10,1
C2	4,8	P3	0,2

Figura 6.71: Tiempo térmico (CHU) de los híbridos HC a través de los doce ambientes de evaluación.

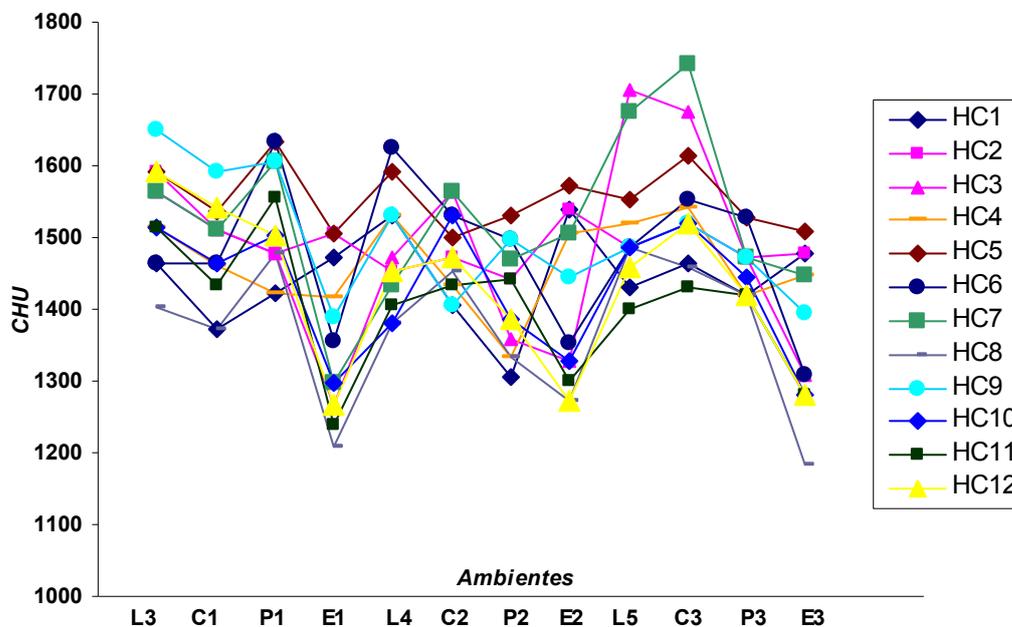


Tabla 6.63: Heredabilidad y repetibilidad (constancia) de los caracteres de ciclo evaluados en híbridos simples HC (2002/03 a 2004/05).

Parámetro	DÍAS	CHU	GDD
C	0,71	0,78	0,77

6.2.1.2 *Análisis de estabilidad para caracteres de ciclo en híbridos HC mediante aproximación paramétrica*

6.2.1.2.1 *Medida de la estabilidad fenotípica aplicando el concepto estático*

Lin *et al.* (1986) expresaron que el concepto de estabilidad puede ser definido de distintas maneras según la forma en que el investigador decida enfocar el tema. De hecho, según el objetivo y la naturaleza del carácter considerado existen dos conceptos diferentes: estabilidad estática y estabilidad dinámica (Becker y León, 1988). La estabilidad fenotípica en sentido estático o biológico (*estabilidad tipo I*) fue estimada por primera vez por Roemer en 1917, y más tarde por numerosos autores, utilizando la varianza genotípica a través de los ambientes incluidos en un MET como una medida de la varianza ambiental del genotipo (S^2_{xi}).

$$S^2_{xi} = (X_{ij} - X_i)^2 / E - 1 \quad (\text{varianza ambiental})$$

X_j = media del genotipo a través de los n ambientes

X_{ij} = valor medio del genotipo i en el ambiente j

Cuando se utiliza el concepto de varianza ambiental (S^2_{xi}), el genotipo deseable es aquel que no reacciona frente a condiciones cambiantes del ambiente. Francis y Kannenberg (1978) emplearon el coeficiente de variabilidad (CV%) para describir la estabilidad de los genotipos en sentido estático basándose en las desviaciones desde el efecto genotípico medio ($X_{ij} - X_i$). Ambos estadígrafos (S^2_{xi} , CV%) son útiles para evaluar la estabilidad genotípica en un rango completo de ambientes. El uso del concepto de estabilidad tipo I o biológica es particularmente interesante para los caracteres que deben ser mantenidos a cualquier costo como por ejemplo calidad, resistencia, tolerancia al estrés y, por supuesto, también resulta apto para caracteres de ciclo. Las Tablas 6.64 y 6.65 incluyen los valores de S^2_{xi} , CV% y su respectiva clasificación por rangos para el número de días y tiempo térmico a R_1 de los híbridos HC probados en un MET. El reducido valor de S^2_{xi} y CV% hallado para HC1, HC2, HC4 y HC5 indica que se comportan de modo casi constante en los distintos ambientes por lo que resultan los más estables según esta perspectiva de análisis. En cambio, los genotipos HC3, HC8 y HC12 manifestaron desvíos a partir del nivel esperado para el carácter o sea que no se comportaron establemente.

Tabla 6.64: Medidas paramétricas (CV%, S^2_{xi}) y no paramétricas (Rango) univariadas para número de días a floración femenina.

HIBRIDO	CV% DÍAS	RANGO	VAR. AMB.	RANGO
HC1	6,9	1	14,8	1
HC2	7,4	2	17,9	2
HC3	14,3	12	64,9	11
HC4	8,8	4	24,7	3
HC5	8,4	3	24,8	4
HC6	12,8	9	53,0	10
HC7	12,1	6	49,7	8
HC8	13,7	10	52,6	9
HC9	11,1	5	40,9	5
HC10	12,6	7	44,9	7
HC11	12,7	8	44,1	6
HC12	13,8	11	53,0	10

Tabla 6.65: Medidas paramétricas (CV%, S^2_{xi}) y no paramétricas (Rango) univariadas para tiempo térmico a floración femenina.

HIBRIDO	CV% CHU ¹	RANGO	VAR. AMB.	RANGO
HC2	2,7	1	1680,8	1
HC5	2,9	2	1995,2	2
HC4	4,2	3	3834,9	3
HC1	4,5	4	4192,8	4
HC9	5,7	5	7279,9	5
HC10	6,3	6	8131,4	6
HC11	6,5	7	8439,1	7
HC6	6,9	8	10565,9	9
HC8	7,5	9	10452,4	8
HC12	7,6	10	11907,6	10
HC7	7,7	11	13706,1	11
HC3	9,5	12	19838,8	12

¹= tiempo térmico a R_1 calculado mediante el método no lineal u Ontario.

Existe una estrecha asociación entre los rangos correspondientes a CV% y varianza ambiental (S^2_{xi}) tanto para número de días a R_1 ($r= 0,95$; $p \leq 0,01$) como para tiempo térmico ($r= 1,00$; $p \leq 0,01$), lo que significa que ambos métodos son herramientas equivalentes de evaluación de la estabilidad.

En las Figuras 6.72 y 6.73, según la aproximación gráfica simple propuesta por Francis y Kannenburg (1978), se contrasta el valor promedio del ciclo expresado en días o tiempo térmico a R_1 contra el coeficiente de variación (CV%) medio obtenido para cada híbrido

HC en un MET que incluyó doce ambientes (*4 localidades x 3 años*). De esta manera se puede evaluar conjuntamente el comportamiento y estabilidad biológica de los materiales. Los híbridos *ultra precoces* HC1 y HC4 alcanzan R_1 tras un reducido número de días (55,3 y 56,1 respectivamente) y una moderada acumulación de tiempo térmico (1442,0 °C y 1462,0 °C, respectivamente) calculado según el método desarrollado por Brown y Bootsma (1993). Debido a que el CV% de ambos híbridos es $\geq 5,3\%$ y $\leq 9,5\%$ para la variable días y $\geq 4,2\%$ y $\leq 4,5\%$ para el tiempo térmico, se ubican en los cuadrantes I y IV de ambas Figuras, cercanos o por debajo de la media del ensayo y pueden ser considerados como los híbridos más estables de la serie estudiada. Su estabilidad y extrema precocidad los convierte en los dos híbridos con mayor aptitud potencial para ser utilizados en regiones marginales de cultivo caracterizadas por un corto período libre de heladas. En cambio, los híbridos HC3, HC6 y HC7, ubicados en el segundo cuadrante, y los aún más precoces HC8, HC10, HC11 y HC12, posicionados hacia el extremo izquierdo del tercer cuadrante de ambas Figuras, expresan mayor variación en su número de días y tiempo térmico a R_1 o sea que su nivel de estabilidad estática resulta inferior.

Figura 6.72: Número de días a R_1 versus CV% de los híbridos HC evaluados en cuatro localidades (2002/03 a 2004/05).

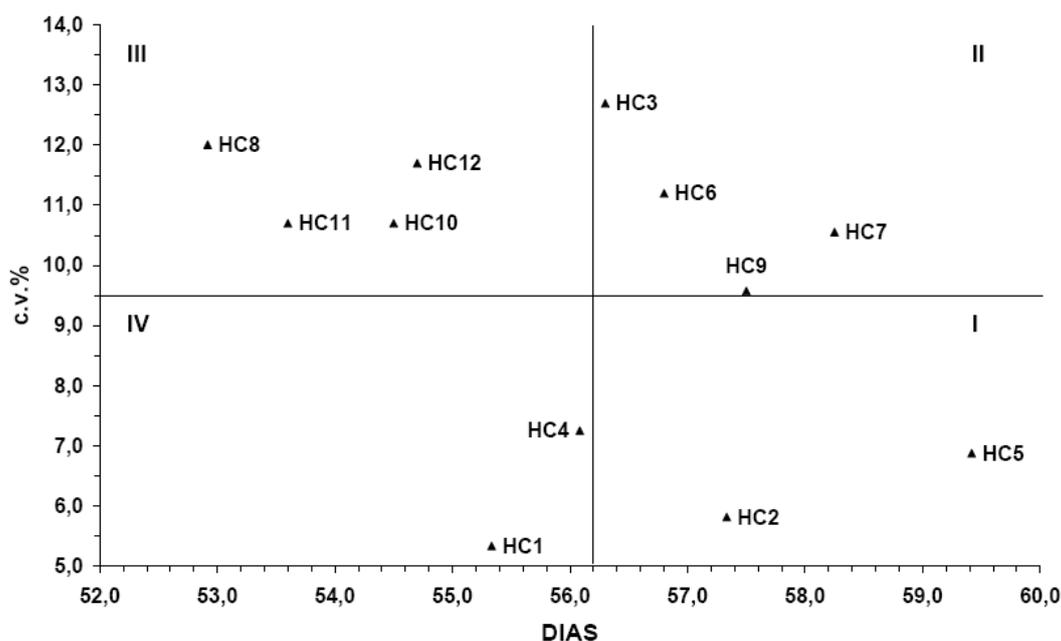
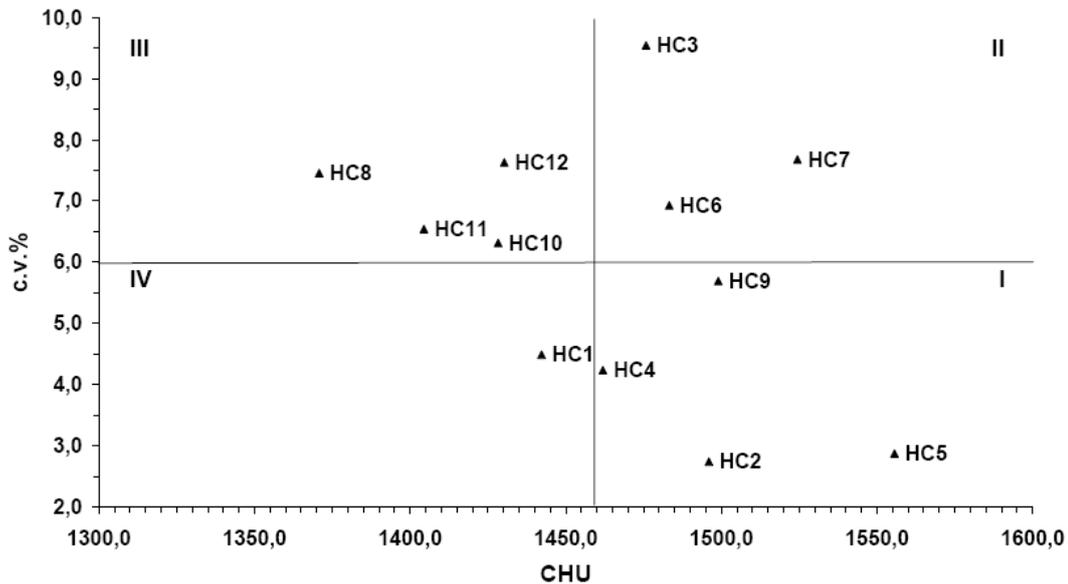


Figura 6.73: Tiempo térmico a R_1 versus CV% de los híbridos HC evaluados en cuatro localidades (2002/03 a 2004/05).



6.2.1.2.2 *Análisis de regresión conjunta (JLR) para caracteres de ciclo a través de años y localidades*

El análisis de varianza combinado mostró diferencias altamente significativas para ambientes, genotipos y también para la IGA demostrando que existe una respuesta diferencial de los genotipos a través de los ambientes. De ahí se justifica realizar el análisis de regresión conjunta que relaciona los efectos de genotipos, en forma independiente dentro de cada ambiente, con los efectos ambientales (Rodríguez Pérez *et al.*, 2002).

La respuesta genotípica para los caracteres de ciclo fue estimada mediante el índice de regresión (b_i) de Finlay y Wilkinson (1963) mientras que la estabilidad se evaluó calculando los desvíos a partir de la regresión (S^2_{di}) según el modelo de Eberhart y Russell (1966) y también aplicando el coeficiente de determinación (r^2) propuesto por Pinthus (1973).

Masindeni (2006) puntualizó que Finlay y Wilkinson (1963), por un lado, y Eberhart y Russell (1966), por otro, describieron la estabilidad de manera diferente. Para Finlay y Wilkinson un genotipo cuyo $b_i = 0$ es estable (*sentido homeostático, estabilidad tipo 1*)

mientras que para Eberhart y Russell un cultivar estable debe tener un $b_i = 1$ y un S^2_{di} cercano o igual a cero (*estabilidad tipo 3*).

Los coeficientes de regresión deben asociarse e interpretarse junto con las medias genotípicas para determinar adaptabilidad. Si $b_i \leq 1,0$ implica mayor resistencia a los cambios ambientales y una estabilidad superior a la media (*homeostasis*). Un coeficiente $b_i = 1,0$ indica estabilidad media en sentido homeostático o máxima estabilidad si se lo interpreta en sentido agronómico (*estabilidad tipo 2*). En cambio, si $b_i \geq 1,0$ el genotipo es muy sensible a las modificaciones del medio y su estabilidad resulta inferior a la media.

Los híbridos *ultra precoces* HC10, HC11, y los precoces HC6, HC7 y HC9, presentaron el coeficiente de regresión (b_i) más cercano a la unidad para días y tiempo térmico (Tablas 6.66 y 6.67; Fig. 6.74) o sea que muestran una respuesta promedio paralela a la media de los genotipos incluidos en el ensayo. Ello permite deducir que su comportamiento es agronómicamente estable frente a los cambios ambientales (*estabilidad tipo 2*) aunque inestable en sentido biológico (*estabilidad tipo 1*). Los genotipos agronómicamente estables mantienen un nivel constante de comportamiento y, de acuerdo a Becker y León (1988), resulta factible predecir su respuesta ambiental. En cambio, los híbridos *ultra precoces* HC1 y HC4, así como los precoces HC2 y HC5, poseen un coeficiente de regresión inferior a la unidad para días y tiempo térmico. Por lo tanto, estos genotipos que no reaccionan u ofrecen mayor resistencia a las variaciones ambientales son considerados estables en el sentido estático o biológico (*estabilidad tipo 1*) (Roemer, 1917; Francis y Kannenberg, 1978). Por el contrario, los altos valores de b_i obtenidos para los híbridos *ultra precoces* HC3 y HC12 revelan su extrema sensibilidad o menor nivel de estabilidad frente a las modificaciones ambientales en comparación a otros genotipos incluidos en la evaluación. Los híbridos simples de uso especial HC con valores de b_i significativamente diferentes de la unidad se adaptan mejor a los ambientes más extremos incluidos en el ensayo multiambiental.

Los resultados alcanzados a través del análisis de regresión conjunta de Finlay y Wilkinson son congruentes con los obtenidos mediante el análisis paramétrico de Francis y Kannenberg, señalando a los híbridos HC1, HC2, HC4 y HC5 como los de mayor capacidad tampón o más estables en sentido homeostático. La estabilidad tipo 2 tiene valor relativo porque depende de los genotipos incluidos en el ensayo y por consiguiente su espectro de inferencia se limita sólo al mismo. Esto se debe a que la media de los genotipos ensayados se utiliza como la respuesta estándar en cada ambiente y entonces conviene ser prudente al extraer conclusiones salvo que los genotipos empleados sean

representativos de los cultivados normalmente en el área de ensayo. En este estudio se utilizaron materiales nuevos, no cultivados convencionalmente en Argentina, por lo que un genotipo estable según esta evaluación lo es sólo en relación con los demás genotipos incluidos en el ensayo, sin seguridad de que aparezcan como estables si se los prueba dentro de otro juego de genotipos.

Las Tablas 6.66 y 6.67 también brindan información sobre el parámetro de estabilidad (S^2_{di}) de Eberhart y Russell. El híbrido con menor valor de S^2_{di} para días y tiempo térmico es HC5. Le siguen los híbridos HC2, HC8, HC10 y HC12. Los valores más altos de S^2_{di} (*mayor inestabilidad tipo 3*) corresponden a los híbridos HC6, HC7 y HC9 tanto para días como para tiempo térmico. Los resultados alcanzados indican que las varianzas de las desviaciones de regresión (S^2_{di}) difieren de cero y esto puede interpretarse como señaló Westcott (1985) que el modelo no es satisfactorio para evaluar la estabilidad de estos genotipos. Sin embargo, como también señala este autor, al aplicar este modelo se debe ser cauto en calificar como inestables a los genotipos con valores elevados de S^2_{di} porque la relevancia de esta medida no se debe necesariamente a irregularidades en el comportamiento del material sino que puede estar asociada a un patrón de respuesta diferente que el de la mayoría de los genotipos incluidos en el ensayo contra los que es comparado.

El coeficiente de determinación (r^2) propuesto por Pinthus (1973) según Nguyen *et al.* (1980) constituye la medida de la estabilidad más deseable porque, al estar estandarizado, los resultados entre experimentos son directamente comparables independientemente de la escala de medición empleada. Los valores de r^2 pueden variar entre 0 y 1 y denotan la fuerza de la asociación lineal entre el índice ambiental y cada uno de los caracteres de ciclo. Cualquier genotipo con un r^2 igual o cercano a 1,0 se considera estable. Los valores de r^2 para días a floración femenina fluctuaron entre 0,71 (HC1) y 0,97 (HC8). De modo similar, r^2 varió desde 0,44 (HC5) a 0,82 (HC8, HC10, HC12) para el tiempo térmico hasta igual fase calculado mediante el método Ontario. Estos resultados sugieren que la regresión lineal sobre el índice ambiental explica la mayor proporción de la variación registrada en los caracteres de ciclo.

Los híbridos HC2 y HC5 fueron identificados por los dos métodos de regresión conjunta utilizados como los más estables en cuanto a tiempo térmico y número de días necesarios para alcanzar la floración femenina.

Tabla 6.66: Coeficiente de regresión (b_i) y desvíos desde la regresión (S^2_{di}) para días a R_1 de los híbridos HC ensayados en doce ambientes.

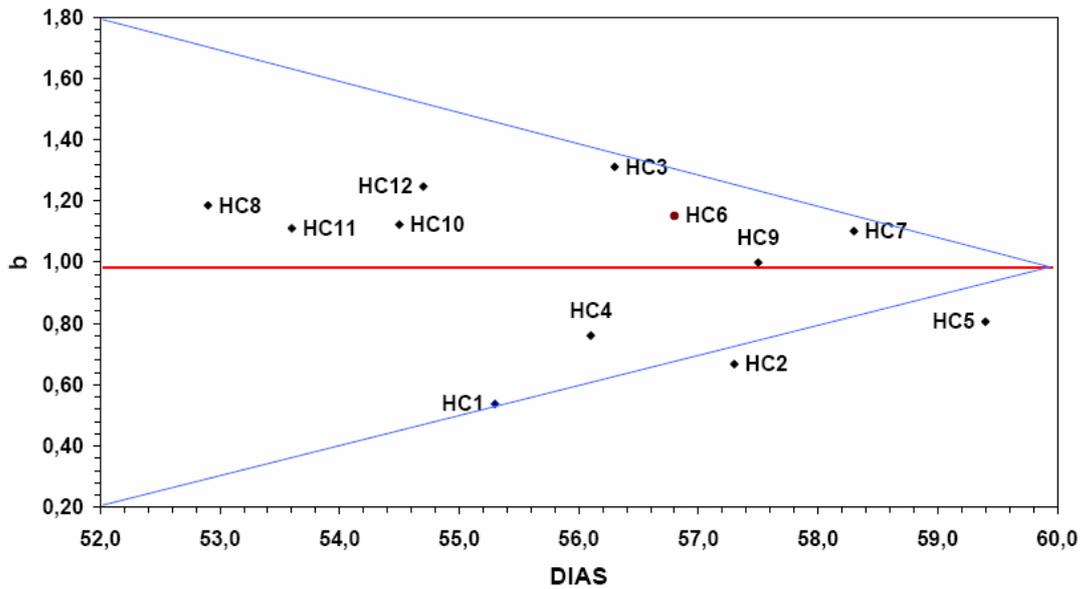
HIBRIDO	b_i	Rango	S^2_{di}	Rango	r^2	Rango	Días	Rango
HC1	0,55	1	4,80	9	0,71	9	55,33	5
HC2	0,68	2	1,62	2	0,93	4	57,33	9
HC3	1,30	12	3,26	7	0,95	3	56,33	7
HC4	0,77	3	3,94	8	0,85	8	56,08	6
HC5	0,81	4	0,85	1	0,96	2	59,42	12
HC6	1,15	9	5,65	11	0,89	5	56,83	8
HC7	1,10	6	6,24	12	0,87	7	58,25	11
HC8	1,18	10	2,16	4	0,97	1	52,92	1
HC9	1,00	5	5,08	10	0,88	6	57,50	10
HC10	1,12	8	2,17	5	0,95	3	54,50	3
HC11	1,11	7	3,07	6	0,93	4	53,58	2
HC12	1,24	11	1,99	3	0,96	2	54,67	4

Tabla 6.67: Coeficiente de regresión (b_i) y desvíos desde la regresión (S^2_{di}) para el tiempo térmico a R_1 de los híbridos HC ensayados en doce ambientes.

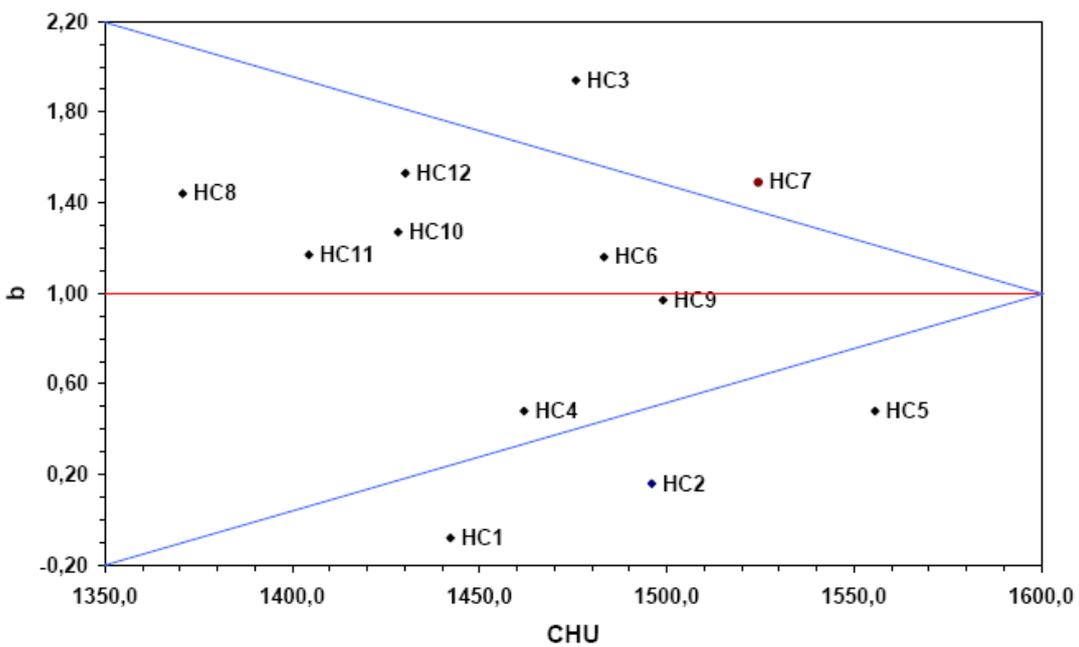
HIBRIDO	b_i	Rango	S^2_{di}	Rango	r^2	Rango	CHU	Rango
HC1	0,08	1	4577,1	10	0,51	7	1442,2	5
HC2	0,16	2	1715,0	3	0,60	6	1496,0	9
HC3	1,94	11	4379,9	9	0,78	2	1475,8	7
HC4	0,48	3	3108,8	7	0,62	5	1461,9	6
HC5	0,48	3	1116,0	1	0,44	9	1555,6	12
HC6	1,16	5	5377,9	12	0,49	8	1483,2	8
HC7	1,49	9	4805,0	11	0,65	4	1524,4	11
HC8	1,44	8	1908,5	4	0,82	1	1370,7	1
HC9	0,97	4	3683,0	8	0,49	8	1499,0	10
HC10	1,27	7	1488,7	2	0,82	1	1428,3	3
HC11	1,17	6	2894,3	6	0,66	3	1404,4	2
HC12	1,53	10	2200,1	5	0,82	1	1430,2	4

Figura 6.74: Coeficiente de regresión (b) versus número medio de días (a) y tiempo térmico expresado en CHU (b).

a.



b.



6.2.1.2.3 *Análisis de estabilidad de los caracteres de ciclo mediante ecovalencia*

Debido a que el análisis de regresión conjunta según el modelo de Eberhart y Russell presenta algunas imprecisiones, se corroboró el nivel de estabilidad de los híbridos HC para sus caracteres de ciclo aplicando el estadígrafo propuesto por Wricke (1962) tal como recomiendan Lin *et al.* (1986). Wricke definió el concepto de ecovalencia (W_i) como la contribución de cada genotipo a la suma de cuadrados de la IGA y lo aplicó para evaluar la estabilidad genotípica. Los genotipos que muestran menores valores de W_i son los que tienen menores variaciones de comportamiento a través de los ambientes, contribuyen a la IGA en menor grado y son más estables. Se determinó la ecovalencia de Wricke para los doce híbridos HC probados en cuatro localidades durante 3 años (2002/03-2004/05) (Tabla 6.68).

Los híbridos *ultra precoces* HC8, HC10 y HC11, así como el precoz HC5, son los de comportamiento más consistente o estable (*estabilidad tipo 2*) de acuerdo a esta metodología y por eso presentan los mejores rangos. Estos resultados coinciden con los obtenidos mediante el análisis de regresión conjunta (JLR) según el modelo de Finlay y Wilkinson y también confirman las conclusiones obtenidas mediante el análisis de Eberhart y Russell, aunque con algunas diferencias en cuanto al orden de rangos.

Tabla 6.68: Valores de ecovalencia correspondientes a los caracteres de ciclo de los híbridos HC ensayados en 4 localidades desde 2002/03 a 2004/05.

HIBRIDO	W_i			
	Días	Rango	CHU	Rango
1	125,9	12	99955,8	12
2	56,5	7	49925,4	8
3	68,9	11	84842,1	11
4	59,5	8	43648,1	7
5	24,6	1	23720,0	2
6	64,6	9	54968,0	9
7	66,5	10	59203,0	10
8	33,7	3	28078,0	3
9	50,8	6	36871,3	6
10	25,7	2	18272,8	1
11	34,7	4	30285,3	4
12	44,1	5	35049,4	5

Aunque los métodos de aproximación paramétrica poseen como ventaja principal su relativa facilidad de cálculo, pueden conducir a resultados confusos ya que si bien brindan aspectos individuales de estabilidad no proveen un cuadro completo de la respuesta. Por ejemplo, un genotipo puede ser definido como estable en el sentido biológico y hallado inestable en sentido agronómico simultáneamente, resultando confuso reconciliar estas apreciaciones en una conclusión unificada tal como se refleja en los resultados alcanzados. La razón básica de esta dificultad reside en que la respuesta de un genotipo al ambiente es multivariada y el análisis paramétrico intenta transformarla en un problema univariado a través de un índice de estabilidad (Lin *et al.*, 1986).

Por lo expuesto en el párrafo anterior, se utilizó el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (Steel y Torrie, 1980) para comparar los resultados obtenidos mediante los métodos paramétricos. Así pudo establecerse que existe una gran similitud en los rangos de estabilidad atribuidos a cada genotipo mediante ecovalencia (W_i), los desvíos desde la regresión (S^2_{di}) y el coeficiente de determinación (r^2) (Tabla 6.69). Estos resultados coinciden con otros publicados por Lourens (2003), Alberts (2004) y Showemimo (2007). Sin embargo, el coeficiente de Spearman (r_s) no reveló ninguna asociación significativa entre los rangos atribuidos mediante el análisis de regresión conjunta de Winlay y Filkinson (b_i) y Eberhart y Russell (S^2_{di}), o entre el primero y la ecovalencia de Wricke (W_i). En este sentido, nuestros resultados coinciden con los reportados por Alberts (2004) pero son opuestos a los hallados por Showemimo (2007).

El coeficiente de Spearman (r_s) también puso en evidencia la relación estrecha que existe entre los rangos atribuidos por el coeficiente de variación de Francis y Kannenburg (CV%) y el coeficiente de determinación (r^2) con los que surgen del análisis de Finlay y Wilkinson (*tomado en sentido biológico, estabilidad tipo 1*).

Las distintas técnicas de análisis paramétrico univariado aplicadas coinciden en señalar al híbrido HC5 como el más estable para los caracteres de ciclo considerados bajo las condiciones de ensayo y con relación a los demás materiales participantes.

Tabla 6.69: Correlaciones de rango de Spearman para estadígrafos de estabilidad calculados para número de días y tiempo térmico a floración femenina en doce ambientes.

	CV%	b_i	S^2_{di}	W	r^2
CV%	--				
b_i	0,99** 0,92**	--			
S^2_{di}	-0,07 ns 0,45	-0,04 ns 0,11 ns	--		
W	-0,15 ns 0,20	-0,15 ns -0,09	0,68* 0,81**	--	
r^2	0,64* 0,58 ns	0,63* 0,71**	0,75** 0,23 ns	0,70** 0,71**	--

Ref.= ns: sin significancia estadística; *: significativo al nivel de $p < 0,05$; **: significativo al nivel de $p < 0,01$; los valores resaltados en negrita corresponden a tiempo térmico.

6.2.1.3 Análisis de interacción genotipo x ambiente para caracteres de ciclo en híbridos HC aplicando un modelo estadístico multivariado

Los ensayos multiambientales (MET) permiten evaluar genotipos a través de varios ambientes y son una de las herramientas más utilizadas en investigación agrícola para estudiar la interacción genotipo-ambiente (IGA) que constituye una constante preocupación de los fitomejoradores, dificulta la elección y recomendación de genotipos estables y ralentiza el proceso de selección (de León Castillo *et al.*, 2005). Para analizar la información obtenida a través de un MET frecuentemente se emplea el modelo AMMI (*Additive Main Effects and Multiplicative Interaction*) (Zobel *et al.*, 1988; Gauch, 1988) y/o los modelos de regresión por sitio (SREG) GGE (*Genotype Main Effects and Genotype x Environment Interaction Effects*) o GEE (*Environment Main Effects and Genotype x Environment Interaction Effects*) (Cornelius *et al.*, 1996; Crossa y Cornelius, 1997, 2002; Yan *et al.*, 2000; Yan y Hunt, 2002; Yan y Tinker, 2005). Aunque los modelos AMMI y SREG son equivalentes en cuanto a precisión de resultados, el primero es decididamente superior para visualizar patrones de comportamiento a partir de la información recogida en los MET (Gauch, 2006). El modelo AMMI posibilita estimar la estabilidad genotípica, evaluar localidades y por lo tanto clasificar ambientes (Crossa *et al.*, 1990).

La descomposición de la suma de cuadrados total (*ANAVA*, págs. 222 y 224) para el número de días a floración femenina puso de manifiesto un efecto ambiental grande (80,8%) con relación a los efectos genotípicos y de la interacción. Por su parte, el tiempo térmico a R_1 (CHU) mostró una participación menor del componente ambiental (37,6%) en la suma total de cuadrados y similar a la debida a la IGA. El análisis de la interacción genotipo-ambiente reveló que los dos primeros ejes del análisis de componentes principales (denominados *IPCA1* e *IPCA2*, por sus siglas en inglés) explicaron un porcentaje razonable (72,5% y 75,1%) de la suma de cuadrados de la interacción para días y tiempo térmico a R_1 respectivamente.

Debido a que el eje *IPCA1* representó un porcentaje aceptable de la interacción genotipo-ambiente para el número de días y el tiempo térmico hasta R_1 calculado por el método Ontario (51,0% y 51,2% respectivamente) se optó por trabajar con el modelo AMMI1. Este modelo permitió generar gráficos bidimensionales junto con ambos descriptores fisiológicos del ciclo a floración femenina para representar las similitudes de genotipos y de ambientes (Fig. 6.75) (Rodríguez *et al.*, 2002). Los gráficos son una herramienta poderosa para visualizar patrones en grandes y complejos juegos de datos (Gauch, 2006) y el modelo AMMI permite trazar esquemas bidimensionales que aportan información de los efectos principales genotípicos, ambientales y sus interacciones al mismo tiempo. Los genotipos con puntuaciones *IPCA* de signo positivo (≥ 0) responden favorablemente o se adaptan a los ambientes que también tienen puntuaciones *IPCA* ≥ 0 , es decir que en estas combinaciones genotipo – ambiente se registran interacciones positivas. En la Fig. 6.75 se observa que cuando el ciclo a R_1 se mide en días, los híbridos HC1, HC2, HC4, HC5 y HC9 se adaptan a todos los ambientes de evaluación. En contraste, los híbridos restantes no mostraron preferencia por ninguno de los ambientes. Sin embargo, si se tiene en cuenta la suma térmica hasta la floración femenina, se hace evidente que los híbridos HC1, HC2, HC4, HC5 y HC9 se adaptaron a los ambientes L4, E1, E2 y P3 mientras que los materiales denominados HC3, HC6, HC7, HC8, HC10, HC11 y HC12 se relacionaron mejor con todos los ambientes vinculados a Castelar, L3, L5, P1, P2 y E3.

Los genotipos con valores absolutos elevados sobre el *IPCA1* contribuyeron en mayor medida a la interacción genotipo-ambiente (IGA) porque están más específicamente adaptados a determinado ambiente mientras que aquellos cuyas coordenadas sobre el mismo eje son próximas o iguales a cero lo hicieron mínimamente ya que son más estables o están mejor adaptados a la mayoría de los ambientes. A su vez, los ambientes con mayores valores sobre el eje *IPCA1* también aportaron más a la IGA.

Al considerar el ciclo a R_1 en días resalta que los híbridos HC1, HC4, HC5, HC8 y HC10 junto con los ambientes P2, P3 y C1 se mostraron extremos en el rango de variación del IPCA1 y por lo tanto contribuyeron más en explicar los patrones de interacción genotipo-ambiente.

Al considerar el requerimiento o tiempo térmico a floración femenina, se observa que los híbridos HC1, HC4, HC8 y HC10 junto con los ambientes C2, E1, E2 y P3 representan los extremos de la variación del eje IPCA1. Precisamente, los cambios más importantes en las diferencias de ciclo a R_1 entre híbridos HC considerado en días o tiempo térmico se registraron en esos ambientes. Por otro parte, los híbridos HC6, HC7 y HC9 mostraron la menor interacción con puntuaciones AMMI cercanas a cero para el IPCA1 resultando más estables o con menor interacción genotipo x ambiente absoluta y en consecuencia su ciclo presentó menor variación entre ambientes.

Los desplazamientos a lo largo de la abscisa de la Fig. 6.75 indican diferencias en los efectos principales (aditivos). Por ejemplo, el híbrido HC5 es el de mayor ciclo en días o tiempo térmico a R_1 en siete de los doce ambientes evaluados, siguiéndole en orden HC7 y HC9. Por el contrario, el híbrido HC8 mostró el ciclo más corto para la mayoría de los ambientes, en particular en E3 correspondiente a la localidad de Esperanza (Prov. de Sta. Fe) en la que se registró un notorio acortamiento del ciclo a R_1 en la mitad de los genotipos analizados.

Los modelos bidimensionales de regresión por sitio SREG-GGE permiten analizar la estabilidad genotípica y son aconsejables cuando los sitios o ambientes constituyen la fuente de variación más importante en relación con la contribución de los genotipos y la interacción genotipo x ambiente sobre la variabilidad total (Tablas 6.60 y 6.61, Págs. 224-225), situaciones muy comunes en la práctica (Balzarini *et al.*, 2007). Los componentes G y GE deben ser tenidos en cuenta simultáneamente para tomar decisiones respecto de la selección de un cultivar y por esta razón, Yan *et al* (2000), los juntaron deliberadamente y llamaron a la mezcla GGE.

Los dos primeros ejes (IPCA) de la Figura 6.76 explicaron el 88,3% y 89,3% de la variación del sistema genotipo x ambiente analizado por número de días y tiempo térmico a floración femenina (R_1) respectivamente. Solamente el IPCA1 explicó el 58,8% y 60,4% para los parámetros evaluados de ciclo a R_1 , mientras que el IPCA2 fue el responsable del 29,5% y 28,9% de la IGA correspondiente a número de días y tiempo térmico a floración femenina. Según Yan *et al.* (2000), al trazar las puntuaciones de ambos ejes principales

se forma un polígono con los híbridos que quedan en la parte externa de la Figura. Éstos fueron los híbridos HC1, HC8, HC3, HC6 y HC7 para el ciclo expresado en días a floración femenina. Con relación al tiempo térmico a igual fase el híbrido HC6 fue reemplazado por HC7 en el polígono o envoltente. Los genotipos que marcan los vértices del envoltente presentan comportamiento extremo, es decir que expresaron el ciclo más largo o más corto a floración femenina en algunos ambientes. Los híbridos *ultra precoces* se ubicaron en los cuadrantes o mega-ambientes que no están vinculados con ninguna localidad mientras que los precoces aparecen incluidos en el cuadrante que contiene a las cuatro localidades. El híbrido HC5 expresa el de ciclo más largo en días y tiempo térmico en todos los ambientes considerados en el MET. En el mismo cuadrante puede observarse que HC2 está íntimamente asociado a la localidad Esperanza donde se caracterizó por tener el ciclo más prolongado a R_1 . Por el contrario, el genotipo HC8 manifestó el ciclo más corto y menor requerimiento térmico en todas las localidades. Los híbridos HC7 y HC9 se asociaron particularmente con los ambientes vinculados a Llavallol donde fueron los de ciclo más largo a floración femenina, pero también aparecen fuertemente relacionados a Castelar y Pergamino. Los híbridos HC3, HC4 y HC6 son los más cercanos al origen ya que son los que tienen valores de ciclo en días y tiempo térmico más similares a la media general del MET.

El ángulo observado entre los vectores de Castelar, Pergamino y Llavallol de la Figura 6.76 es estrecho sugiriendo que estas localidades de la provincia de Buenos Aires influyen de forma similar sobre el comportamiento genotípico relativo y conforman un mismo grupo ambiental porque los ambientes adyacentes son análogos en la manera que discriminan entre genotipos (de la Vega y de la Fuente, 2003). Asimismo los vectores de esas tres localidades son más cortos que el correspondiente a Esperanza sugiriendo que son ambientes con menor variabilidad (sólo 3 a 4% vs. 8% de Esperanza), o que la misma está contenida en otro componente principal (IPCA) no representado en este gráfico bidimensional. En cambio, el ángulo que se observa entre los vectores correspondientes a estas localidades y la de Esperanza (provincia de Santa Fe) es igual o cercano a 90° apuntando que entre localidades de ambas provincias prevalece una IGA de mayor magnitud que la existente entre las localidades de la provincia de Buenos Aires. Este hecho indica que los componentes IPCA1 e IPCA2 están asociados a la adaptación de los materiales a las localidades de la provincia de Buenos Aires o Santa Fe.

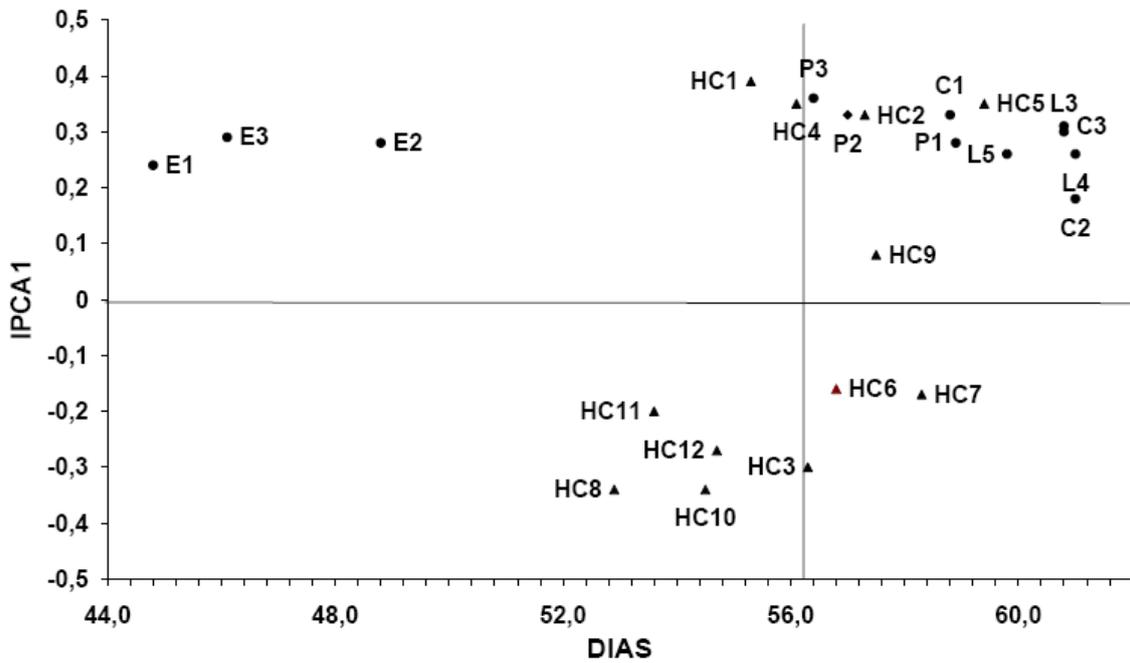
Las alteraciones en la provisión de recursos edafoclimáticos inducen modificaciones en el desarrollo que son responsables de las alteraciones que pueden observarse en la duración de los subperiodos del cultivo a través de localidades, años y fechas de siembra

(Andrade *et al.*, 1996). La amplia diferencia de latitud entre las localidades de la provincia de Buenos Aires y Santa Fe (hasta 3° 17') provocó diferencias en el régimen foto-térmico al cual estuvieron expuestas las plantas. Las diferentes fechas de siembra promovieron disparidades significativas en los residuos térmicos diarios acumulados y por ende en la suma térmica a R_1 (Tabla 6.58, Pág. 220), que sería entonces uno de los principales factores subyacentes a la interacción genotipo x región frente a la falta de restricciones hídricas y nutricionales de los ensayos de evaluación.

Los híbridos HC8, HC10 y HC11 además de ubicarse entre los más estables según los resultados de los métodos paramétricos univariados también mostraron adaptación general de acuerdo a Ceretta *et al.* (1998) ya que en cuanto a su nivel de precocidad exhibieron un comportamiento similar en los doce ambientes evaluados.

Figura 6.75: Número de días y tiempo térmico (CHU) versus las coordenadas de genotipos y ambientes del IPCA1-Modelo AMMI1.

a.



b.

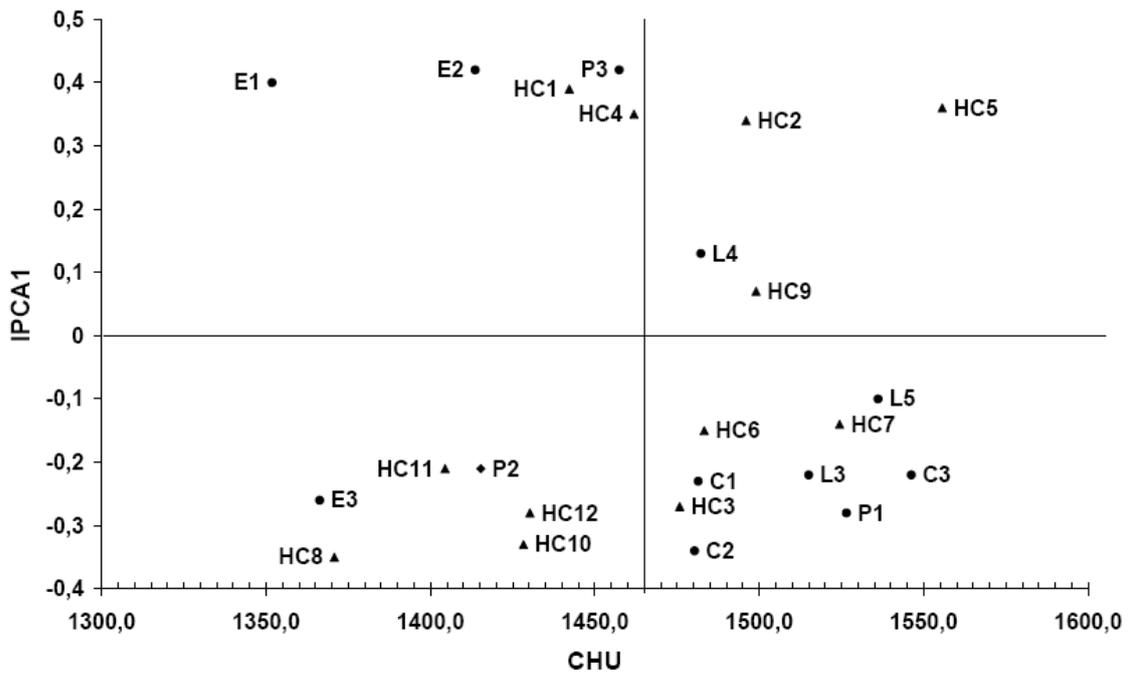
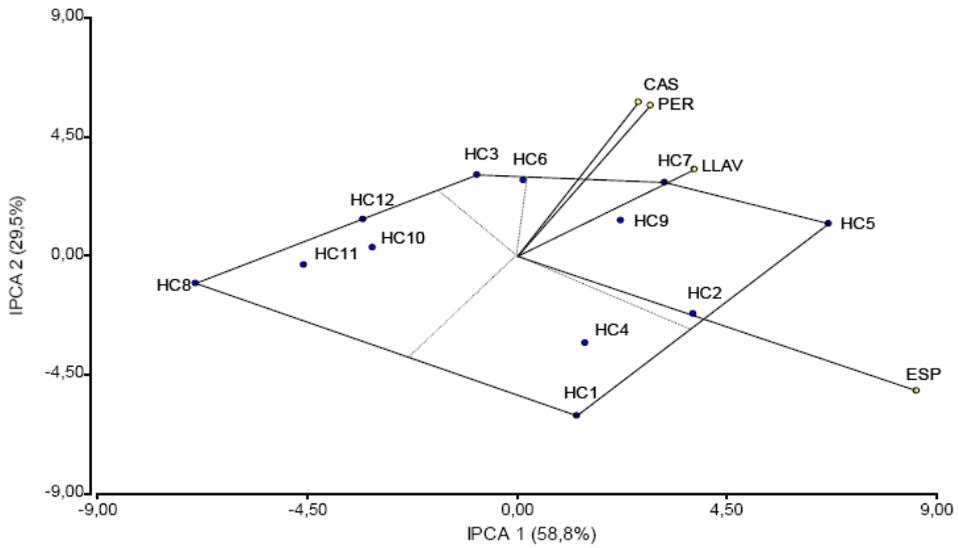
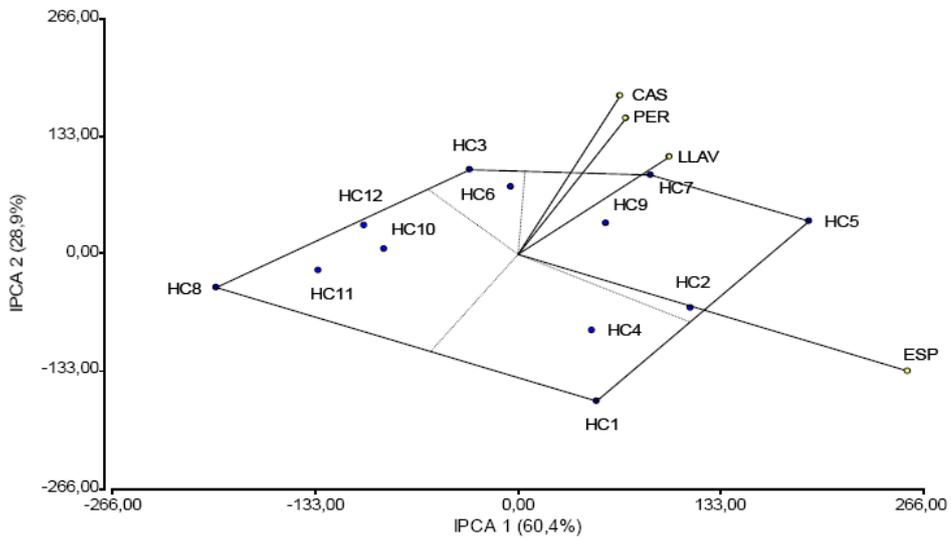


Figura 6.76: Gráfico bidimensional asociado al modelo SREG-GGE para **a. Número de días** y **b. Tiempo térmico (CHU)**.

a.



b.



6.2.2 Efecto de la heterosis sobre caracteres de ciclo en híbridos HC

Los caracteres de comportamiento agronómico son heredados típicamente de modo cuantitativo (Tanksley, 1993). La heterosis influye particularmente en los caracteres cuantitativos que son plásticos frente al ambiente (Hiorth, 1985), como es el caso del número de días o tiempo térmico a floración femenina (R_1). Su efecto se expresa en porcentajes del valor promedio de los progenitores cruzados (*progenitor medio*, PM) o en porcentaje del progenitor con el valor más bajo (LP, por las siglas en inglés de *low parent*) o del progenitor con el valor más alto (HP, por las siglas en inglés de *high parent*).

Los datos presentados en las Tablas 6.70 y 6.71, en donde se comparan los valores medios de los híbridos simples contra los del progenitor más precoz de cada cruzamiento, reflejan el efecto de la heterosis sobre los caracteres de ciclo analizados. Los promedios de híbridos y líneas endogámicas fueron calculados sobre la base de los datos recogidos en Llavallol en tres campañas agrícolas (2002/03 a 2004/05). Los resultados indican que la heterosis redujo el número de días o tiempo térmico a floración femenina con relación al progenitor más precoz, o bien que las F_{1s} expresaron un ciclo similar a éste. La información presentada sugiere que la dominancia en distintos grados (incluyendo la sobredominancia o herencia transgresiva) del progenitor más precoz del cruzamiento es mayoritariamente el sello que caracteriza el mecanismo de herencia del ciclo en días o tiempo térmico a R_1 (Hallauer, 1965; Bonaparte, 1977; Rood y Major, 1981; Casañas *et al.*, 1989; Corcuera, 1991; Ajala, 1992; Lopes *et al.*, 1995; Corcuera *et al.*, 2002b, 2003, 2004, 2005b). La expresión de la heterosis para los caracteres de ciclo de los nuevos híbridos simples HC es análoga a la observada en progenies derivadas de cruzamientos interespecíficos entre maíz y teosinte (Magoja y Benito, 1981; Corcuera y Magoja, 1987, 1988; Corcuera, 1991). Los resultados también están en línea con las expresiones de Hiorth (1985) en el sentido de que la dominancia participa en la mayor parte de los efectos que constituyen la base genética de la heterosis.

El análisis de los datos relevados a campo para los pares de híbridos recíprocos HC5-HC9, HC10-HC11 y HC3-HC7 no permite inferir que exista influencia citoplasmática en la transmisión de los caracteres de ciclo a floración femenina (Lopes *et al.*, 1995; Corcuera *et al.*, 2004, 2005b).

Tabla 6.70: Heterosis (%) correspondiente al número de días a R_1 de los híbridos simples HC en relación al progenitor más precoz del cruzamiento.

HIBRIDO	CRUZA	DÍAS		PM	DÍAS F1	% LP*	F1:LP	Tipo de dominancia*
		♀	♂					
HC1	CIG7 X CIG4	60,3	61,7	61,0	59,3	-1,7	0,98	sobredominancia <
HC2	CIG30 X CIG28	61,0	64,7	62,9	60,7	-0,5	0,99	dominancia completa <
HC3	CIG28 X CIG31	64,7	66,0	65,4	63,0	-2,6	0,97	sobredominancia <
HC4	CIG29 X CIG27	66,0	57,3	61,7	61,0	6,4	1,06	aditividad
HC5	CIG16 X CIG17	66,0	62,0	64,0	63,0	1,6	1,02	predominancia <
HC6	CIG17 X CIG18	62,0	61,0	61,5	61,0	0,0	1,00	dominancia completa <
HC7	CIG31 X CIG28	66,0	64,7	65,4	62,0	-4,2	0,96	sobredominancia <
HC8	CIG19 X CIG6	58,3	58,7	58,5	57,3	-1,7	0,98	sobredominancia <
HC9	CIG17 X CIG16	62,0	66,0	64,0	62,3	0,5	1,00	dominancia completa <
HC10	CIG27 X CIG6	57,3	58,7	58,0	57,8	0,9	1,02	aditividad
HC11	CIG6 X CIG27	58,7	57,3	58,0	58,0	1,2	1,01	aditividad
HC12	CIG7 X CIG10	60,3	62,7	61,5	60,3	0,0	1,00	dominancia completa <

Tabla 6.71: Heterosis (%) correspondiente al tiempo térmico a R_1 de los híbridos simples HC en relación al progenitor más precoz del cruzamiento.

HIBRIDO	CRUZA	CHU		MP	CHU F1	% LP*	F1:LP
		♀	♂				
HC1	CIG7 X CIG4	1505,1	1564,2	1534,7	1475,1	-2,0	0,98
HC2	CIG30 X CIG28	1524,1	1637,0	1580,6	1510,4	-0,9	0,99
HC3	CIG28 X CIG31	1637,0	1665,2	1651,1	1581,7	-3,4	0,97
HC4	CIG29 X CIG27	1670,6	1420,0	1545,3	1521,4	7,1	1,07
HC5	CIG16 X CIG17	1634,4	1546,3	1590,4	1529,9	-1,1	0,99
HC6	CIG17 X CIG18	1546,3	1521,2	1533,8	1525,2	0,3	1,00
HC7	CIG31 X CIG28	1665,2	1637,0	1651,1	1558,2	-4,8	0,95
HC8	CIG19 X CIG6	1446,8	1410,7	1428,8	1423,9	0,9	1,01
HC9	CIG17 X CIG16	1546,3	1634,4	1590,4	1499,0	-3,1	0,97
HC10	CIG27 X CIG6	1420,0	1410,7	1415,4	1413,3	0,5	1,01
HC11	CIG6 X CIG27	1410,7	1420,0	1415,4	1414,5	-0,4	0,99
HC12	CIG7 X CIG10	1505,1	1564,2	1534,7	1430,2	-5,0	0,95

6.3 ASPECTOS DE INTERÉS APLICADO

- Las fechas de siembra tardías utilizadas en Llavallol (provincia de Buenos Aires) favorecieron la reducción del ciclo en días y tiempo térmico a R_1 de las líneas endogámicas CIG, mientras que por el contrario las siembras tempranas de las localidades de la provincia de Buenos Aires prolongaron el ciclo de los híbridos simples HC hasta igual fase. Por el contrario, las siembras tardías en Esperanza (provincia de Santa Fe), si bien acortaron el ciclo en días, simultáneamente derivaron en un incremento del tiempo térmico requerido hasta R_1 .
- Los coeficientes de variación, la desviación estándar en días y el coeficiente de constancia calculados para el ciclo en días o tiempo térmico hasta R_1 resaltaron la falta de precisión del método de los días calendario para predecir el momento de ocurrencia de la floración y señalan particularmente al método lineal de suma térmica desarrollado por Gilmore y Rogers como el de mayor exactitud con ese objetivo.
- Las nuevas líneas endogámicas CIG son sumamente precoces hasta floración femenina y debido a ello pueden ser categorizadas dentro de las clases FAO 100, FAO 200 y FAO 300-400. La técnica de mutagénesis inducida a través de la aplicación de radiación gamma (Co^{60}) utilizando un equipo *gamma-cell* favoreció el desarrollo de las líneas *ultra precoces* CIG7 y CIG9 a partir de la primera retrocruza del híbrido no convencional V1 x A255 obtenido en el CIGen durante el ciclo agrícola 1991/92.
- Los híbridos simples de uso especial HC8, HC11 y HC10 son *ultra precoces* a floración femenina y pueden clasificarse dentro de la clase FAO 100, mientras que los restantes nueve híbridos HC, con un menor nivel de precocidad, encajan dentro de la clase FAO 200.
- El ANAVA señaló que los efectos principales debidos a genotipo y año fueron los más relevantes en la determinación de las diferencias de ciclo y tiempo térmico a R_1 halladas entre las líneas endogámicas CIG probadas en Llavallol. El mismo tipo de análisis reveló una notoria interacción genotipo-ambiente (IGA) en los híbridos simples HC, expresada principalmente a través de la interacción de segundo orden (*híbrido x localidad x año*), y también resultaron altamente significativas las diferencias entre híbridos e interacciones de primer orden (*híbrido x localidad* e *híbrido x año*). Los cambios de rango observados en los híbridos reflejan la capacidad de adaptación o plasticidad de los mismos frente a los cambios ambientales. En el complejo sistema genotipo-ambiente analizado, la IGA promovió una mayor proporción de la variación total que el efecto genotípico por lo que

indujo cierto nivel de imprecisión sobre la superioridad de un genotipo complicando en parte la elección de genotipos.

- Los resultados del análisis univariado a través del coeficiente de variabilidad de Francis y Kannenberg ($CV\%$) señalan que las líneas testigo CIG14 y CIG15, así como las nuevas líneas CIG12 y CIG27, fueron las más estables en sentido biológico. En el caso de los híbridos simples HC, el reducido valor del $CV\%$ y también de la varianza ambiental (S^2_{xi}) determinados para HC1, HC2, HC4 y HC5 sugieren que éstos se comportan de modo casi constante en los distintos ambientes y por ende son los de mayor capacidad tampón (*homeostasis*) según esta perspectiva de análisis.
- El análisis de regresión conjunta según el modelo de Finlay y Wilkinson resalta a los híbridos simples HC6, HC7, HC9, HC10 y HC11 como los de comportamiento agronómicamente más estable frente a cambios ambientales. Por su parte, al aplicar el modelo de Eberhart y Russell se concluye que los híbridos HC2, HC5, HC8, HC10 y HC12 presentan la mayor estabilidad agronómica o tipo 2.
- El análisis univariado a través del método de ecovalencia propuesto por Wricke indica que los híbridos simples HC5, HC8, HC10 y HC11 alcanzaron la máxima estabilidad en sentido agronómico y corrobora los resultados del análisis de regresión conjunta aunque con algunas diferencias en el orden de rangos.
- El coeficiente de correlación de rangos de Spearman permitió determinar que dentro de los métodos univariados paramétricos, la ecovalencia de Wricke (W_i), los desvíos desde la regresión según Eberhart y Russell (S^2_{di}) y el coeficiente de determinación de Pinthus (r^2) permitieron atribuir a cada híbrido HC rangos similares de estabilidad para el ciclo en días o tiempo térmico a floración femenina.
- El análisis multivariado mediante el modelo AMMI 1 de los datos de ciclo a floración femenina de las líneas CIG permitió identificar a los ambientes L2 y L4 como extremos en el rango de variación del primer eje del análisis de componentes principales de la interacción (IPCA1), mientras que las líneas CIG7, CIG9, CIG10, CIG19, CIG22 (testigo), CIG27 y CIG31 se mostraron como las de comportamiento más predecible. El mismo tipo de análisis demostró a través de un gráfico bidimensional que los híbridos HC6, HC7 y HC9 fueron los de comportamiento más consistente o menor interacción con el ambiente.
- El gráfico bidimensional de regresión por sitio SREG-GGE permite identificar al híbrido HC5 como el de ciclo más largo en días y con mayor requerimiento térmico hasta R_1 en

todos los ambientes de evaluación incluidos en el MET, mientras que el híbrido HC8 resultó su contraparte dado su extremo nivel de precocidad. Asimismo, los híbridos HC7 y HC9 se asociaron fuertemente con los ambientes vinculados a las localidades situadas dentro de la provincia de Buenos Aires que por su parte influyeron de forma similar sobre el comportamiento genotípico relativo y por ende se considera que conforman un mismo grupo ambiental o mega-ambiente.

- Los híbridos simples HC8, HC10 y HC11 no sólo resultaron ser los más estables según el criterio seguido a través de las técnicas del análisis univariado sino que también exhibieron buena adaptación general porque, por su nivel de precocidad, mantuvieron un comportamiento similar en los ambientes de evaluación considerados.
- Los resultados obtenidos permiten inferir que el ciclo a floración femenina se hereda de modo cuantitativo, siendo la aditividad, dominancia o herencia transgresiva del progenitor más precoz de la cruce el sello que caracteriza al mecanismo de herencia. Asimismo, los datos obtenidos a partir de los pares de híbridos recíprocos no permiten inferir que exista influencia citoplasmática en la transmisión de la longitud del ciclo en días o tiempo térmico requerido hasta la fase R_1 .
- El alto nivel de precocidad de estos nuevos materiales de uso especial permitirá su utilización en zonas de veranos cortos y otoños húmedos como por ejemplo la Zona Pampeana Oeste y la Zona Pampeana Sur, así como realizar siembras tardías en la Zona Pampeana Norte y en la Región Maicera VI.

Capítulo 7

RESULTADOS Y DISCUSIÓN DE LA EVALUACIÓN AGRONÓMICA POR CARACTERES DE RENDIMIENTO



7.1 DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES EN LÍNEAS ENDOCRIADAS CIG

Aunque existen varias formas de expresar el rendimiento del maíz, entre ellas multiplicar el número de granos producidos por su peso medio (Andrade *et al.*, 1996), en la presente Tesis se introdujo el concepto de rendimiento potencial mínimo de grano (RPMG) (ver Capítulo 3, apartado 3.2.2) con el objeto de calcular el rinde de los nuevos materiales genéticos de uso especial que se desarrollaron. Los caracteres de la espiga y del grano – número de hileras de grano (HGE), número de granos por hilera (Gr/H), número de granos por espiga (NGE), peso de 1000 granos (P_{1000}) y peso de los granos por espiga (PGE) – son componentes del rendimiento que se desarrollan en ese orden (Adams, 1967) y cuya expresión está fijada por factores genéticos, prácticas de manejo del cultivo y factores ambientales. Los mismos fueron analizados durante el periodo 2002/03, 2003/04 y 2004/05 en la localidad de Llavallol (ambientes L3, L4 y L5 respectivamente).

En la Tabla 7.72 se resumen los promedios correspondientes a los componentes del rendimiento. Las líneas de alta calidad proteica CIG18 y CIG19 presentaron el mayor valor de HGE mientras que la línea testigo con granos de textura vítrea o normal CIG32, así como la línea de alta calidad proteica CIG16, expresaron el mayor Gr/H. El NGE es función del número de hileras (HGE) y del número de granos por hilera (Gr/H), que para un determinado genotipo depende de la supervivencia de espiguillas y de granos más que del número total de espiguillas y de óvulos diferenciados. Las líneas CIG presentaron valores extremos de NGE comprendidos entre 236 a 537 granos por espiga coincidiendo e incluso superando el rango de 255-370 hallado por Rasse *et al.* (2000) en un grupo de líneas endocriadas de maíz. Aunque la línea testigo CIG32 también presentó el mayor NGE, el mayor peso de grano individual (P_{1000}) corresponde a la línea de granos vítreos

CIG33. Por el contrario, la línea waxy CIG8 tiene los granos más livianos y el menor rinde por espiga individual o PGE.

Los resultados incluidos en la Tabla 7.73 indican que los cuatro grupos de líneas de endocría prolongada difieren entre sí en todos los componentes del rendimiento a excepción del número de rangos o hileras por espiga (HGE). Las líneas endogámicas de grano vítreo o normal expresaron el mayor rinde por espiga individual (PGE) junto a los mayores valores de NGE y P_{1000} .

En la Tabla 7.74 puede observarse que el número total de granos por espiga (NGE) depende fuertemente del número de rangos o hileras (HGE) así como del número de granos por hilera (Gr/H). Los resultados obtenidos a lo largo de tres años de ensayos también demuestran que el rinde de las espigas individuales (PGE) está estrechamente asociado tanto al peso individual de los granos (P_{1000} , PGI) como al número fijado de ellos (NGE). Ambos descriptores, NGE y P_{1000} , se modifican según las condiciones ambientales alrededor de la floración pero el último es dependiente también del efecto combinado de dos factores concurrentes particularmente durante el inicio del periodo de postfloración o “cuajado”: la duración del período efectivo de llenado y la tasa de llenado (Andrade *et al.*, 1996; Wilhelm *et al.*, 1999; Suzuki *et al.*, 2001; Rincón-Tuexi *et al.*, 2006).

El número de rangos o hileras de grano por espiga (HGE) se determina durante el intervalo comprendido entre las fases fenológicas V_7 (*iniciación de la yema de la espiga*) y V_{12} (*comienzo de la diferenciación floral y determinación del número de óvulos fértiles por espiga*). La temperatura mínima media de los ambientes L3 y L4 durante ese subperiodo fue 1,6 a 2,3 °C inferior a la observada en el ambiente L5 ($L3_{Tmin} = 16,5^{\circ}C$; $L4_{Tmin} = 15,8^{\circ}C$ y $L5_{Tmin} = 18,1^{\circ}C$). Por su parte, la temperatura máxima media de los ambientes L3 y L4 en la misma etapa estuvo 1,5 a 2,0 °C por debajo de la registrada en L5 ($L3_{Tmax} = 27,5^{\circ}C$; $L4_{Tmax} = 28,0^{\circ}C$ y $L5_{Tmax} = 29,5^{\circ}C$). Los datos recogidos en campo revelaron que existe una correlación negativa y significativa entre la temperatura mínima media del subperíodo V_7 - V_{12} y HGE ($r = -0,998$; $\pm t_{Student} = 16,6$; $p \leq 0,01$), aunque no entre el carácter en cuestión y la temperatura máxima media del mismo lapso ($r = -0,886$; *n.s.*). Además, a través de los resultados incluidos en la Tabla 7.75 se observa que el valor medio de HGE en el ambiente L5 fue significativamente menor al correspondiente a los ambientes L3 y L4, entre los cuales no se registraron diferencias significativas. Aunque existe amplia evidencia de que HGE está fuertemente controlado por el genotipo y resulta poco sensible a variaciones ambientales y de manejo (Bonhomme *et al.*, 1984; Uhart y Andrade, 1995a, 1995b; Andrade *et al.*, 1996) los resultados sugieren que las menores temperaturas registradas en L3 y L4 favorecieron un mayor HGE. Con relación a este parámetro,

Bertrand (1991) también detectó variaciones relacionadas con modificaciones de la temperatura ocurridas durante el mismo subperiodo comprendido aproximadamente entre las siete a doce hojas desarrolladas (V_7 a V_{12} en la escala de Hanway). Este incremento del número de rangos por espiga observado en ambientes con menor registro térmico puede deberse a que noches más frescas asociadas a temperaturas mínimas no inferiores a 13°C alargan la correspondiente etapa de desarrollo del maíz y favorecen así una mayor expresión de los caracteres que se determinan durante la misma (Andrade *et al.*, 1996).

Los resultados de la Tabla 7.75 indican que en el ambiente L5 se redujo de manera altamente significativa el componente NGE en comparación a los otros dos ambientes ($\pm t = 3,97$ y $5,77$ para los contrastes L5-L3 y L5-L4 respectivamente; $p \leq 0,01$). También se halló una diferencia significativa en el número de granos por espiga producidos en los ambientes L3 y L4 ($\pm t = 2,53$; $p = 0,05$). De manera similar, se hallaron diferencias estadísticas para PGE entre los tres ambientes de evaluación ($\pm t = 2,18$ y $2,62$; $p \leq 0,05$ para los contrastes L3-L4 y L3-L5 respectivamente y $\pm t = 4,78$; $p \leq 0,01$ para el contraste L4-L5). Factores ambientales tales como temperaturas elevadas, déficit de agua o nutrientes durante el periodo crítico alrededor de la floración femenina pueden reducir la tasa de crecimiento y/o duración del período de llenado provocando una seria disminución del NGE, PGE y consecuentemente el rendimiento (Andrade *et al.*, 1996; Otegui y Melón, 1997; Suzuki *et al.*, 2001; Wilhelm *et al.*, 1999). Durante el ciclo agrícola 2004/05 (L5) las temperaturas en el periodo de 30 días alrededor de la floración fueron significativamente superiores a las ocurridas durante los dos años previos, lo cual favoreció el incremento del aborto de granos (aproximadamente 5 granos menos por hilera) como señalaron Andrade *et al.* (1996). Tal situación se reflejó en el menor NGE correspondiente al ambiente L5 según los datos de la Tabla 7.75 mientras que las temperaturas más frescas de los ambientes L3 y L4 favorecieron un incremento significativo de este componente. El peso de los granos, reflejado a través del parámetro P_{1000} no muestra cambios significativos a través de los ambientes de evaluación (Tabla 7.75). A pesar de que PGE está estrechamente asociado a NGE y P_{1000} , las modificaciones entre ambientes observadas para este descriptor siguen un patrón idéntico al de NGE que no muestra correlación con P_{1000} (Tabla 7.74), lo cual sugiere que en estos materiales y bajo las condiciones ensayadas el rinde de las espigas individuales estuvo más influenciado por el número de granos que por el peso individual de los mismos.

Existe una asociación estrecha y positiva entre NGE y el rinde o producción de granos de las líneas endogámicas ($r = 0,57$; $p \leq 0,01$) así como también entre PGE y rinde ($r = 0,94$;

$p \leq 0,01$) a través del MET evaluado en Llavallol coincidiendo estos resultados con lo informado por Pardo *et al.* (2009).

La media general del ensayo incluyendo a los cinco testigos fue $4.219,8 \pm 1.043,1$ Kg. grano/ha y de $4.242,0 \pm 1.037,4$ Kg. grano/ha si se excluyen a los testigos. A través de la prueba de $t_{Student}$ se encontró que el rinde medio varió significativamente a través de los tres ambientes de evaluación (Tabla 7.75) habiendo resultado menor durante el año con temperaturas más cálidas.

La información incluida en la Tabla 7.76 pone de relieve que la nueva línea endogámica de grano vítreo o normal CIG33 mostró un excelente comportamiento, con una producción media de 6.482,7 Kg. grano/ha, que le permite ocupar la primera posición en la clasificación de rendimientos. Su productividad es seguida por la línea de endocria prolongada waxy CIG13 (6.077,4 Kg. grano/ha) y por la línea testigo de grano vítreo CIG32 (5.689,0 kg grano/ha) que ocupan el segundo y tercer puesto de la clasificación, respectivamente. Por el contrario, las líneas de alta calidad proteica CIG21 (3.031,6 Kg. grano/ha), CIG26 (2.800,4 Kg. grano/ha) y la línea de grano ceroso o waxy CIG8 (2.371,4 Kg. grano/ha) fueron las que menos producen, ocupando los puestos 31 a 33 de la clasificación de rendimiento por debajo del testigo de peor rinde. A través de una prueba de comparaciones múltiples de medias (MDS_{Fisher} , $p \leq 0,01$) se determinó que la mínima diferencia significativa de rendimiento entre los genotipos ensayados fue 85,1 Kg. grano/ha, quedando así establecidos los veintidós grupos de homogeneidad que se observan en la Tabla 7.76. Las líneas testigo CIG32, CIG22, CIG25, CIG15 y CIG14 ocuparon los puestos 3, 14, 26, 27 y 29 de la clasificación de rendimientos, respectivamente, y en promedio rindieron $3.907,8 \pm 1.120,8$ Kg. grano/ha en el MET conducido en Llavallol (Prov. de Bs. As.; $34^{\circ}46'60''S$, $58^{\circ}25'60''W$; 16 msnm). Se observaron fuertes discrepancias de productividad o rendimientos contrastantes entre líneas endocriadas obtenidas a partir del mismo material fundacional, por ejemplo entre CIG7-CIG10, CIG5-CIG8 o CIG8-CIG13, lo cual se debe a que el proceso de selección utilizado permitió obtener materiales divergentes a partir de una misma población o material fundacional tal como ya se indicó en el apartado 5.1 del Capítulo 5 con relación a caracteres morfológicos.

La prueba de $t_{Student}$ detectó diferencias altamente significativas ($\pm t = 3,41$; $p \leq 0,01$) entre el rendimiento medio de las nuevas líneas waxy (4.134,5 Kg. grano/ha) y el correspondiente a los testigos del mismo tipo (3.104,3 Kg. grano/ha) a los que superaron en un 33,2%. En cambio, al comparar el rendimiento medio de las líneas CIG de alta calidad proteica

recientemente desarrolladas (4.192,6 Kg. grano/ha) con el de los materiales de igual naturaleza utilizados como testigos del ensayo (3.819,3 Kg. grano/ha) no se hallaron diferencias estadísticas ($\pm t_{Student} = 0,60$ n.s.) a pesar que la producción de estos últimos fue superada en un 14,8% por los materiales noveles. También pudo determinarse que las líneas endogámicas doble recesivas, con un rinde promedio de 4.350,5 Kg. grano/ha, se diferenciaron de modo altamente significativo de los testigos *waxy* ($\pm t = 4,04$; $p \leq 0.01$) a los que superaron en un 40,1%, pero no así de los testigos tipo CP ($\pm t = 0,89$ n.s.) cuyo rendimiento resultó inferior en un 13,9%. Por su parte, la nueva línea con granos vítreos o normales CIG33 rindió en promedio un 14,0% más que el testigo análogo CIG32.

El rendimiento medio del ensayo de líneas endogámicas CIG (4.219,8 Kg. grano/ha) supera el valor promedio de 3.500 Kg. grano/ha estimado por Willhelm (1995) para líneas de grano dentado cultivadas en el valle del río Platte (Nebraska, USA) y es similar a la productividad media de 4.556 Kg. grano/ha reportada por Rasse *et al.* (2000) para un grupo de seis líneas endocriadas ensayadas en Nebraska y Michigan, USA. Las nuevas líneas CIG presentaron un rango de rendimiento semejante al reportado por Kandus *et al.* (2007); Kandus (2009) y Magnano (2009) para materiales altamente endocriados de grano colorado duro y portadores de sistemas de letales balanceados ensayados en condiciones similares en la localidad de Castelar en la provincia de Buenos Aires, Argentina.

Debe destacarse que todos los materiales CIG mostraron una productividad superior a los 2.300 a 3.000 kg/ha, que constituye el umbral mínimo de producción que una línea endogámica debe alcanzar para lograr una producción rentable de semilla de híbrido simple (Espinosa *et al.*, 1998; Barrón Carreño, 2010). El alto rendimiento de las líneas CIG puede ser atribuido a alguna de las siguientes causas, o a una combinación de las mismas: i). la utilización de poblaciones base mejoradas; ii). el uso de mezclas equilibradas (*balanced composites*), que generó un mayor nivel de variabilidad genética dentro de las líneas y favoreció la selección de los individuos más vigorosos con mayor grado de heterocigosis residual, iii). el empleo de altas densidades de cultivo, que favorece la selección de líneas parentales fisiológicamente más eficientes (Troyer, 1996) con las cuales pueden obtenerse híbridos de elevado rendimiento (Troyer y Rosenbrook, 1983). Las líneas de endocria prolongada CIG al igual que otras líneas modernas de maíz se generaron a través de varios ciclos de endocria y selección para aumentar la producción de semilla de las líneas *per se* y permitir la producción de híbridos simples a escala comercial.

Tabla 7.72: Componentes de rendimiento evaluados en líneas endogámicas CIG cultivadas en Llavallol durante tres años consecutivos.

LÍNEA	TIPO	Gr/H	HGE	NGE	P ₁₀₀₀ *	PGE*
CIG1	waxy	31,3	13,3	418	200,2	76,0
CIG2	waxy	27,7	14,0	387	169,3	60,1
CIG3	waxy	23,0	14,0	322	157,9	47,2
CIG4	waxy	26,0	14,0	364	176,6	61,0
CIG5	waxy	30,3	14,0	425	127,1	50,3
CIG6	waxy	25,0	14,0	350	164,6	55,3
CIG7	waxy	26,7	15,3	409	110,2	42,5
CIG8	waxy	25,7	15,3	394	90,6	33,2
CIG9	waxy	28,0	14,0	392	158,7	57,9
CIG10	waxy	26,0	14,0	364	199,7	70,0
CIG11	waxy	22,3	12,0	268	170,6	43,7
CIG12	waxy	24,7	16,0	395	183,0	66,6
CIG13	waxy	33,3	14,0	467	198,2	85,0
CIG14	waxy	24,7	13,3	329	141,9	42,5
CIG15	waxy	34,0	13,3	453	107,2	44,3
CIG16	CP	35,0	14,0	490	174,2	79,4
CIG17	CP	31,7	14,7	464	155,0	65,6
CIG18	CP	26,3	16,0	421	124,1	48,4
CIG19	CP	30,7	16,0	491	146,6	67,9
CIG20	CP	28,0	15,3	429	189,3	76,4
CIG21	CP	25,3	14,0	355	127,4	42,4
CIG22	CP	34,7	14,7	508	130,3	60,7
CIG23	CP	32,7	14,0	457	130,4	57,9
CIG24	CP	29,3	12,0	352	158,6	50,6
CIG25	CP	18,7	12,7	236	205,7	46,2
CIG26	CP	24,3	13,3	324	134,0	39,2
CIG27	DR	26,7	15,3	409	188,2	74,8
CIG28	DR	23,7	12,0	284	200,5	53,7
CIG29	DR	20,7	14,0	289	190,9	52,0
CIG30	DR	24,7	13,3	329	191,5	58,1
CIG31	DR	27,3	14,0	383	171,8	65,7
CIG32	Normal	35,0	15,3	537	184,4	91,6
CIG33	Normal	32,7	14,0	457	206,4	90,7
Media gral.		27,8	14,1	393	162,6	59,3
Mínimo		18,7	12,0	236	90,6	33,2
Máximo		35,0	16,0	537	206,4	90,7
DMS_{0,01}		6,4	1,6	31,1	25,5	11,6

*= expresado en gramos

Tabla 7.73 Medias grupales correspondientes a los componentes del rendimiento de las líneas endogámicas CIG.

	<i>medias</i>				
	<i>Gr/H</i>	<i>HGE</i>	<i>NGE</i>	<i>P₁₀₀₀</i>	<i>PGE</i>
<i>waxy</i>	27,2 ab	14,0 a	382,4 a	157,0 a	55,7 a
<i>CP</i>	28,8 a	14,2 a	411,7 ab	152,3 a	57,7 a
<i>DR</i>	24,6 b	13,7 a	338,8 a	188,6 bc	60,8 a
<i>Normal</i>	33,8 c	14,7 a	497,0 b	195,4 c	91,2 b

*= letras diferentes dentro de la columna indican diferencias significativas al nivel de $p \leq 0,05$.

Tabla 7.74: Coeficientes de correlación fenotípica entre los componentes del rendimiento de las líneas CIG.

	<i>coeficiente de correlación fenotípico (r Pearson)</i>			
	<i>HGE</i>	<i>NGE</i>	<i>P 1000</i>	<i>PGE</i>
<i>Gr/H</i>	0,24 ns	0,92 **	0,15 ns	0,58 **
<i>HGE</i>		0,60 **	0,25 ns	0,28 ns
<i>NGE</i>			0,21 ns	0,60 **
<i>P1000</i>				0,64 **

ns= no significativo; **= significativo al nivel de $p \leq 0,01$.

Tabla 7.75: Determinación de las diferencias entre las medias ambientales del rendimiento y sus componentes en líneas CIG (*t_{Student}*).

	<i>AMBIENTE-MEDIA</i>		
	<i>L3</i>	<i>L4</i>	<i>L5</i>
<i>HGE</i>	14,2 b*	14,4 b	13,6 a
<i>Gr/H</i>	28,3 b	30,5 b	24,5 a
<i>NGE</i>	403,8 c	441,5 b	334,7 a
<i>P₁₀₀₀</i>	160,4 a	164,6 a	161,9 a
<i>PGE</i>	59,4 c	67,7 b	50,0 a
<i>RINDE</i>	4248,4 c	4838,8 b	3572,2 a

*= letras diferentes dentro de la fila indican diferencias significativas al nivel de $p \leq 0,05$.

Tabla 7.76: Rendimiento medio de las líneas endogámicas CIG ensayadas en un MET conducido en Llavallol-Argentina durante 2002/03 a 2004/05.

LÍNEA	TIPO	RPMG (Kg. grano/ha)			Media genotipo ± d.s.	RANGO
		2002/03-L3	2003/04-L4	2004/05-L5		
CIG33	Normal	6506,5	7007,0	5934,5	6482,7 ± 536,6 a	1
CIG13	waxy	6435,0	7007,0	4790,5	6077,4 ± 1150,7 b	2
CIG32*	Normal	5698,6	6320,6	5047,9	5689,0 ± 636,4 c	3
CIG16	CP	5720,0	6156,2	5148,0	5674,7 ± 505,6 c	4
CIG1	waxy	5720,0	6163,3	5055,1	5646,1 ± 557,8 c	5
CIG20	CP	5527,0	6363,5	4504,5	5465,0 ± 931,0 d	6
CIG27	DR	5548,4	5991,7	4504,5	5348,2 ± 763,5 e	7
CIG10	waxy	5462,6	5984,6	3575,0	5007,4 ± 1267,6 f	8
CIG19	CP	4290,0	6020,3	4254,3	4854,0 ± 1009,5 g	9
CIG12	waxy	4840,6	5005,0	4433,0	4759,5 ± 294,5 h	10
CIG31	DR	4497,3	5648,5	3946,8	4697,5 ± 868,3 h	11
CIG17	CP	4647,5	4740,5	4676,1	4688,0 ± 47,6 h	12
CIG4	waxy	4504,5	5362,5	3217,5	4361,5 ± 1079,6 i	13
CIG22*	CP	4147,0	5434,0	3432,0	4337,7 ± 1014,5 i	14
CIG2	waxy	4325,8	4912,05	3646,5	4294,8 ± 633,3 i	15
CIG30	DR	4004,0	4847,7	3603,6	4151,8 ± 635,1 j	16
CIG9	waxy	4211,4	4919,2	3289,0	4139,9 ± 817,5 j	17
CIG23	CP	4290,0	4483,1	3646,5	4139,9 ± 438,0 j	18
CIG6	waxy	4218,5	4576,0	3074,5	3956,3 ± 784,3 k	19
CIG28	DR	3646,5	4504,5	3360,5	3837,2 ± 595,4 l	20
CIG29	DR	3575,0	4361,5	3217,5	3718,0 ± 585,3 m	21
CIG24	CP	3710,9	4218,5	2917,2	3615,5 ± 655,9 n	22
CIG5	waxy	3575,0	3861,0	3360,5	3598,8 ± 251,1 n	23
CIG18	CP	3274,7	4325,8	2788,5	3463,0 ± 785,8 o	24
CIG3	waxy	3196,1	3932,5	3003,0	3377,2 ± 490,5 p	25
CIG25*	CP	3432,0	3710,9	2759,9	3300,9 ± 488,9 p	26
CIG15*	waxy	3396,3	3503,5	2609,8	3169,9 ± 488,0 q	27
CIG11	waxy	2860,0	3932,5	2574,0	3122,2 ± 716,2 qr	28
CIG14*	waxy	3253,3	3432,0	2431,0	3038,8 ± 533,9 rs	29
CIG7	waxy	3281,9	3610,8	2216,5	3036,4 ± 728,8 s	30
CIG21	CP	3231,8	3432,0	2431,0	3031,6 ± 529,7 s	31
CIG26	CP	3003,0	3110,3	2288,0	2800,4 ± 447,0 t	32
CIG8	waxy	2166,5	2802,8	2145,0	2371,4 ± 373,7 u	33

*: líneas empleadas como testigos del ensayo; ²: letras diferentes dentro de la misma columna indican diferencias altamente significativas ($MDS_{Fisher} = 85,1; p \leq 0.01$).

7.1.1 *Análisis de la varianza y determinación de parámetros genéticos para el rendimiento de las líneas puras CIG*

Los resultados del análisis de la varianza resaltan que las líneas CIG se diferencian entre sí de forma altamente significativa por su rendimiento ($F_{32;98}: 2072,2; p \leq 0,01$). Asimismo, se hallaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre ambientes (años) y para la interacción línea x ambiente (IGA) (Tabla 7.77). La partición de la suma de cuadrados de los componentes (Tabla 7.78) señala que el 76,2% de la variación total correspondió a los genotipos mientras que el ambiente y la IGA tuvieron menor participación (18,7% y 4,9% respectivamente). Las variaciones observadas en cada línea, reveladas a través de una significativa IGA y también las estimaciones del índice ambiental (IA) para rinde ($L_3 = 28,6$; $L_4 = 619,0$ y $L_5 = -647,6$) indican una fuerte influencia ambiental sobre este carácter, que si bien alcanzó su máximo nivel en el ambiente L4 su expresión se vio severamente restringida en el ambiente L5 como consecuencia de factores adversos ocurridos durante la etapa crítica alrededor de la floración femenina, como se expresa en el apartado 6.1 del Capítulo 6.

La estimación de los componentes individuales de la varianza a partir del cálculo de la esperanza de los cuadrados medios identificó a σ_g^2 como el principal responsable de la variación total ($\sigma_g^2 + \sigma_{r(a)}^2 + \sigma_a^2 + \sigma_{ga}^2 + \sigma^2$), con una participación del 68,1% (Tabla 7.79). La magnitud de los valores estimados para σ_g^2 identifica la gran variabilidad existente entre líneas debido a la fijación de diferentes combinaciones alélicas durante el proceso de endocria y selección, aún en genotipos emparentados que fueron desarrollados a partir del mismo material fundacional o base. Los componentes σ_a^2 y σ_{ga}^2 tienen menor participación, con un 24,9% y 6,7% de la variación total respectivamente. La interacción genotipo x ambiente (σ_{ga}^2) fue principalmente ocasionada por la diferencia de las condiciones climáticas entre años, que tuvo dos efectos: a). *provocó reacciones sensibles y diferenciales de los materiales altamente endocriados* (Hiorth, 1985) y b). *la medida del rendimiento fue modificada por las características propias del ambiente de evaluación* (Crossa *et al.*, 1990; Ruiz de Galarreta Gómez, 1993). Sin embargo, la reducida magnitud de la IGA revela que el ensayo se realizó en condiciones favorables porque un escenario contrario hubiera provocado reacciones mucho más sensibles que las observadas, lo que se traduciría en una mayor varianza ambiental de las líneas dado su escaso nivel de heterogeneidad y alta susceptibilidad a las variaciones ambientales por ser menos ricas en genes de adaptabilidad que los genotipos heterocigóticos (Annichiarico, 2002).

Finalmente se calculó la constancia (C) para el carácter rendimiento con los valores previamente estimados para los componentes de la varianza (Tabla 7.79) y se obtuvo un valor de C= 2,14, por lo cual siguiendo el criterio de Ruíz de Galarreta Gómez (1993) el rinde puede ser empleado como una variable apta para la clasificación de las líneas endogámicas CIG mediante análisis de agrupamiento.

Tabla 7.77: Cuadrados medios y su nivel de significancia correspondientes al rendimiento de las líneas CIG.

F.V.	g.l.	RINDE
LÍNEA (L)	32	6527469,9 **
REP/AÑO (R)	1	55,7 ns
AÑO (A)	2	25639278,0 **
L X A	64	211167,0 **
Error	98	3149,9

**=diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$); ns= diferencias no significativas

Tabla 7.78: Partición de la suma de cuadrados (%SC) para el carácter rendimiento de las líneas CIG.

F.V.	g.l.	RINDE
LÍNEA (L)	32	76,2
REP/AÑO (R)	1	0,000025
AÑO (A)	2	18,7
L X A	64	4,9
Error	98	0,1

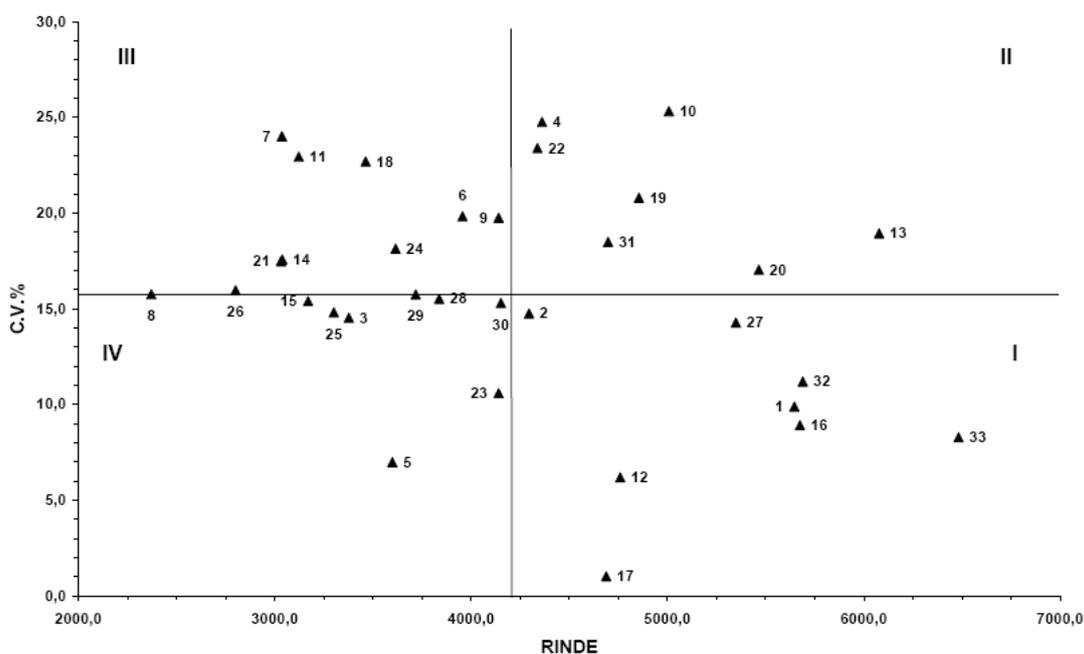
Tabla 7.79: Estimación de los componentes de la varianza para rendimiento en las líneas CIG.

Componente	RINDE	
	abs.	%
L (σ^2_g)	1052697,2	68,1
R ($\sigma^2_{r(a)}$)	93,8	0,006
A (σ^2_a)	385225,7	24,9
L x A (σ^2_{ga})	104008,5	6,7
Error (σ^2)	3149,9	0,2

7.1.2 Evaluación de la estabilidad del rendimiento de las líneas endogámicas CIG aplicando análisis univariado paramétrico y análisis multivariado

La Figura 7.77 contrasta el rinde expresado en Kg. grano/ha con su respectivo coeficiente de variación (CV%). En ese gráfico se visualiza claramente que solamente tres de las nuevas líneas endogámicas (CIG33, CIG16 y CIG1) y la línea testigo CIG32 se ubican en el extremo derecho del cuadrante I, y por lo tanto son de elevado rendimiento y estables en sentido biológico (*estabilidad tipo 1*) ya que su comportamiento no se modifica ante variaciones ambientales con relación al resto de los materiales estudiados. En cambio, las líneas CIG13 y CIG20, situadas en el cuadrante II, también expresaron elevado rinde pero resultaron poco estables bajo las condiciones de evaluación del ensayo conducido en la localidad de Llavallol. La línea testigo CIG22 ubicada en el extremo izquierdo del cuadrante II denota un rinde medio y baja estabilidad. El resto de las líneas utilizadas como testigos del ensayo, CIG14, CIG15 y CIG25, están emplazadas en los cuadrantes III y IV, cercanas a la línea representativa del CV% medio del ensayo, lo cual sugiere escaso rinde y un comportamiento medianamente estable bajo las condiciones ensayadas. Las líneas testigo CIG26 y CIG8, también situadas en los cuadrantes III y IV, expresaron bajo rendimiento y son medianamente estables en comparación a los demás genotipos.

Figura 7.77: Rendimiento medio (Kg/ha) versus CV% de las líneas puras evaluadas durante 3 años en Llavallol - Argentina.



Los resultados obtenidos a través del análisis paramétrico univariado son congruentes con lo expresado por Becker y León (1988), en el sentido de que usualmente los genotipos estables en el sentido estático o biológico están relacionados a bajos niveles de rendimiento.

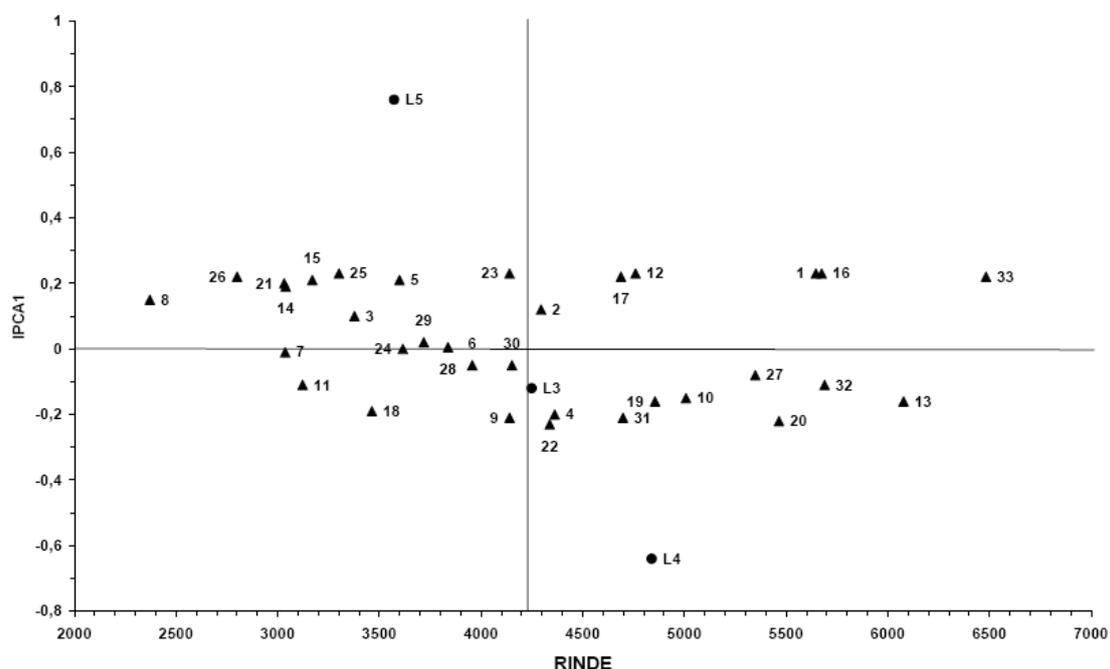
Como fue expresado anteriormente, la interacción genotipo-ambiente (IGA) surge del comportamiento diferencial de los genotipos cuando son ensayados en diferentes localidades y/o años. Muchos autores se han referido a la influencia de la IGA sobre la selección y recomendación de genotipos (Annicchiarico, 2002; Lin *et al.* 1986; Becker y León, 1988; Crossa, 1990; Kang *et al.*, 2004; Purchase *et al.*, 2000). El análisis multivariado puede utilizarse para describir el comportamiento de los genotipos a través de métodos geométricos como el modelo bidimensional AMMI (*Additive Main Effects and Multiplicative Interaction= Análisis de efectos principales aditivos e interacción multiplicativa*) que combina análisis de varianza y análisis por componentes principales (ACP) de manera integrada y aventaja al análisis de regresión porque requiere menos repeticiones y captura mejor la variación de tratamientos (Gauch, 1993).

Los dos primeros ejes del análisis de componentes principales de la interacción (IPCA1 e IPCA2) explican el 100,0% de la variabilidad total de la tabla de residuos para rinde. Se presenta un gráfico bidimensional AMMI 1 (Figura 7.78) que permite representar las similitudes de genotipos y de ambientes (Rodríguez *et al.*, 2002) construido a partir del promedio de rinde y el primer eje del análisis de componentes principales de la interacción (IPCA1, *por sus siglas en inglés*), que por sí mismo explicó el 64,4% de la IGA para el carácter en cuestión. Los genotipos CIG8 y CIG33 representan los rindes extremos y sólo difieren entre sí en los efectos principales (*aditivos*) mientras que por ejemplo las líneas CIG32 y CIG33 si bien difieren en sus efectos principales también lo hacen en términos de la interacción. Simultáneamente, los ambientes L4 y L5 extremos en el rango de variación de la IPCA1 fueron los que aportaron la máxima contribución para explicar los patrones de la IGA ya que en ellos se registraron los cambios más importantes en las diferencias de rinde entre las líneas endogámicas CIG. Las líneas endogámicas CIG7, CIG24, CIG29, CIG 28, CIG6 y CIG30, aunque con rindes inferiores a la media general del ensayo, muestran la menor interacción ya que tienen puntuaciones AMMI cercanas a cero para el IPCA1 y por ende son las de rinde más estable o predecible.

Existe una asociación positiva entre los genotipos y ambientes situados en el mismo cuadrante. Por ejemplo, las líneas CIG4 y CIG22 (*testigo*) mostraron sus mejores rindes en los ambientes L4 y, en segundo lugar en L3, mientras que el peor comportamiento se

observó en el ambiente L2 situado en un cuadrante distinto y con distinto signo del IPCA1. La línea CIG8 mostró el peor rinde, fundamentalmente asociada con el ambiente L5.

Figura 7.78: Rendimiento medio (Kg/ha) versus las coordenadas de genotipos y ambientes del IPCA1- Modelo AMMI1.



7.2 DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES EN HÍBRIDOS SIMPLES HC

En los híbridos simples HC cultivados en la localidad de LLavallol (Provincia de Buenos Aires, Argentina) se evaluaron diferentes caracteres de la espiga y del grano que constituyen los componentes del rendimiento: *número de hileras de grano* (HGE), *número de granos por hilera* (Gr/H), *número de granos por espiga* (NGE), *porcentaje de marlo* (%M), *peso de 1000 granos* (P_{1000}), *peso de grano individual* (PGI) y *peso de los granos por espiga* (PGE). Si bien la expresión de cualquiera de estos caracteres está fijada por

factores genéticos también está influenciada en distinto grado por las prácticas de manejo del cultivo y factores ambientales (Adams, 1967).

En la Tabla 7.80 se incluyeron las medias correspondientes a los componentes del rendimiento. Los híbridos doble mutantes HC3 y HC10 expresaron el mayor HGE mientras que el doble mutante HC7 manifestó el mayor Gr/H, seguido en orden por el híbrido *waxy* HC1. Como consecuencia del proceso de desarrollo y selección en el cual se privilegiaron aquellos genotipos capaces de fijar un elevado número de granos por planta, los materiales HC producen un promedio de 480 (HC4) a 632 (HC1) granos por espiga. En este sentido el rango de productividad es similar al reportado por Ritchie *et al.* (1986) y por Cirilo *et al.* (2003) o Pedrol y Castellarin (2006) para maíces híbridos comerciales cultivados bajo diferentes condiciones de manejo en las provincias de Buenos Aires, Entre Ríos y Santa Fé de la República Argentina. Los dobles mutantes HC10 y HC11, así como al mutante simple de alta calidad proteica HC9, producen los granos con mayor peso individual (P_{1000} ; PGI), mientras que por el contrario los híbridos de alta calidad proteica HC6 y HC5 y el doble mutante HC4 poseen los granos más livianos y las espigas con menor rendimiento individual (PGE).

Como consecuencia de factores propios y extrínsecos, los genotipos pueden diferir en la cantidad de granos fijados por unidad de peso de la espiga (Fisher y Palmer, 1984), lo cual también se deduce de los datos incluidos en la Tabla 7.80, ya que al relacionar NGE con PGE se revela que los híbridos HC produjeron un promedio de 3,8 granos por unidad de peso de la espiga, con valores extremos de 3,3 (*doble mutante HC11*) a 4,5 (*alta calidad proteica HC6*). De acuerdo a Vega *et al.* (2001) y Echarte *et al.* (2004) las diferencias en requerimientos de asimilados por cada grano producido serían responsables de la variación en el número de granos fijados por cada unidad de tasa de crecimiento o peso de la espiga en distintos genotipos.

Al contrastar los valores medios de los componentes del rendimiento correspondientes a los diferentes tipos de híbridos simples HC no se encontraron diferencias estadísticas para Gr/H (*waxy*= 39,7 DR= 37,2; CP= 36,0), HGE (*waxy*= 15,2; DR= 15,0; CP= 14,7), NGE (*waxy*= 610,0; DR= 555,5; CP= 528,2), P_{1000} (*waxy*= 283,5; DR= 276,2; CP= 259,2) ni PGI (*waxy*= 0,28; DR= 0,27; CP= 0,26). Sin embargo, se observaron diferencias significativas para %M entre los híbridos *waxy* y los doble mutantes (*waxy*= 14,6; DR= 17,8; $\pm t= 3,37$ $p: 0,05$), así como también para PGE entre los genotipos cerosos o *waxy* y el resto de los materiales (*waxy*= 170,2; DR= 150,5; CP= 128,7) (Tabla 7.81).

En la Tabla 7.82 se incluyeron las medias ambientales del rendimiento y sus componentes. El carácter HGE está fuertemente controlado por el genotipo (Bonhomme *et al.*, 1984; Uhart y Andrade, 1995a, 1995b; Andrade *et al.*, 1996) y en los híbridos simples HC, a diferencia de lo observado en las líneas endogámicas CIG, no se hallaron diferencias estadísticas entre las medias ambientales estimadas para el carácter (Tabla 7.82) porque cada cruce simple constituye una población uniforme de plantas híbridas heterocigóticas que resulta menos sensible a la influencia ambiental (*en este caso temperatura, léase apartado 7.1 pág. 249*) que sus progenitores homocigóticos (Lewontin, 1957).

En el maíz, la tasa de supervivencia de espiguillas y granos durante las dos o tres semanas posteriores a la floración femenina (R_1) es más determinante del número de granos (NGE) (Andrade *et al.*, 1996; Pedrol *et al.*, 2009) que el número de espiguillas diferenciadas con anterioridad (Tollenaar, 1977; Cirilo y Andrade, 1994b; Andrade *et al.*, 1996). Las condiciones ambientales prevalecientes durante las cuatro o cinco semanas alrededor de la fase de floración femenina (R_1) fijan la tasa de crecimiento por planta de ese periodo que se asocia fuertemente al número final de granos por espiga (NGE), al peso de los mismos expresado mediante el P_{1000} o PGI y al rendimiento (Tollenaar, 1977; Tollenaar *et al.*, 1992; Cirilo y Andrade, 1994; Andrade *et al.*, 1996, 1999; Otegui y Melón, 1997; Wilhelm *et al.*, 1999; Otegui y Andrade, 2000; Suzuki *et al.*, 2001; Vega *et al.*, 2001; Rincón-Tuexi *et al.*, 2006).

La información climática diaria proporcionada por la estación meteorológica automática de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Lomas de Zamora permitió determinar que en Llavallol y durante el ciclo agrícola 2004/05 (ambiente L5) las temperaturas máxima y mínima medias del periodo crítico alrededor de la fase R_1 superaron en unos 2°C a 4°C, respectivamente, a las registradas en el ambiente L3 (Llavallol 2002/03). Considerando que los ensayos no estuvieron expuestos a restricciones hídricas, nutricionales ni de radiación incidente, el incremento de la temperatura sería el principal responsable de la reducción de cinco granos por hilera observado en L5 respecto de L3 (Tabla 7.82). Las mayores temperaturas de L5 podrían haber acortado las 'fenofases' críticas para la fijación de granos y provocado un mayor particionamiento de materia seca hacia los órganos vegetativos impidiendo la fijación de un mayor número de destinos reproductivos según sugirieron Andrade (1992) y Andrade *et al.* (1996), o bien serían responsables del aborto de granos por inhibición parcial de la fotosíntesis y polinización de acuerdo a investigaciones realizadas por Crafts-Brandner y Salvucci (2002). Rincón-Tuexi *et al.* (2006) también expresaron que las disparidades

halladas en el número de granos por espiga (NGE) entre genotipos son atribuibles tanto a causas genéticas como a factores ambientales que se modifican entre años y/o localidades, y entre ellos señalaron principalmente a la temperatura. Los resultados de la Tabla 7.82 permiten ver claramente que en el ambiente L5 los caracteres Gr/H y NGE fueron significativamente menores que en el ambiente L3 ($\pm t = 2,46$ y $2,61$ respectivamente; $p: 0,05$). Además, aunque sus valores absolutos también disminuyeron respecto de L4 (LLavallol 2003/04) no lo hicieron de manera significativa ($\pm t = 1,55$ y $1,82$ respectivamente), ya que L5 mantuvo una menor diferencia térmica con este ambiente. Los ambientes L3 y L4 presentaron una temperatura mínima y máxima media muy similar durante el período crítico alrededor de la floración ($L3-T_{\min \text{ media}} = 16,1^{\circ}\text{C}$; $L4-T_{\min \text{ media}} = 17,8^{\circ}\text{C}$; $L3$ y $L4-T_{\max \text{ media}} = 28,3^{\circ}\text{C}$) y en ellos tampoco se detectaron diferencias estadísticas para Gr/H ($\pm t = 0,55$ n.s.) o NGE ($\pm t = 0,65$ n.s.). La reducción del número de granos por hilera (Gr/H) en el ambiente L5 incidió negativamente sobre el número total de granos de la espiga (NGE) que no pudo ser compensada con un peso significativamente mayor de los granos individuales (P_{1000} o PGI) según se observa en la Tabla 7.82. Los resultados de Rincón-Tuexi *et al.* (2006) y los presentados en esta Tesis concuerdan al haberse encontrado diferencias significativas para los componentes del rendimiento (NGE y PGE) a través de distintos ambientes como resultado de diferencias en el régimen térmico durante el período crítico alrededor de la floración femenina.

Los resultados incluidos en la Tabla 7.83 señalan que en los híbridos simples HC el número total de granos por espiga (NGE) está estrechamente asociado al número de hileras (HGE) y al número de granos por hilera (Gr/H). El rendimiento de las espigas individuales (PGE) muestra una fuerte dependencia del número de granos fijados por espiga, así como del peso individual de los mismos expresado indirectamente mediante el carácter P_{1000} que es poco plástico y depende de dos factores concurrentes: la *duración del período efectivo de llenado* y la *tasa de llenado* (Andrade *et al.*, 1996). La planta de maíz tiene crecimiento determinado y por ello tiene escasa plasticidad o reducida capacidad para compensar un bajo número de granos causado por el aborto de estructuras reproductivas durante la floración con un mayor peso de los mismos (Andrade, 1995; Andrade *et al.*, 1996), lo cual se revela en los híbridos simples HC ensayados en Llavallol mediante el valor absoluto y nula significancia estadística del coeficiente de correlación fenotípica entre NGE y el peso de los granos individuales representado por PGI o P_{1000} ($r = 0,04$; $\pm t_{\text{Student}} = 0,146$ n.s.).

Se halló una correlación positiva y significativa entre PGE y el rendimiento ($r = 0,91$; $p \leq 0,01$), así como entre este último y NGE ($r = 0,74$; $p \leq 0,01$), por lo que estos resultados

son coincidentes a los publicados por Andrade *et al.* (2002), Echarte *et al.* (2004) y Pardo *et al.* (2009). También resultó altamente significativo el grado de correlación entre rendimiento y PGI ($r= 0,67$; $p\leq 0,01$), de lo cual se deduce que la productividad por unidad de superficie depende fuertemente del número de granos (NGE) y del peso individual de éstos, a diferencia de los resultados publicados por Cárcova *et al.* (2006) que señalan al NGE como el principal componente responsable del rendimiento.

En las Tablas 7.84 a 7.87 se presentan los rendimientos potenciales mínimos de grano (RPMG) anuales y las medias genotípicas los híbridos ensayados en cada localidad. La media general del ensayo conducido en Llavallol fue de $10.607,7 \pm 1.470,4$ kg grano/ha (Tabla 7.84). La media ambiental de L3 no difirió sustancialmente de las correspondientes a L4 y L5, aunque sí resultaron significativamente distintas las medias propias de los ambientes L4 y L5 entre sí ($\pm t= 3,36$; $p\leq 0,01$). En esta localidad, el nuevo híbrido doble mutante HC2 mostró un excelente comportamiento con una producción potencial mínima media de $12.333,7$ kg grano/ha que le permite ocupar la primera posición en la clasificación de rendimientos. Su productividad es seguida por la del híbrido waxy HC1 y otro doble mutante HC3 ($12.294,0$ y $12.143,0$ kg grano/ha respectivamente), que ocupan el segundo y tercer puesto de la clasificación de rendimiento. Por el contrario, el híbrido doble mutante HC4 y el de alta calidad proteica HC5 ocupan las últimas posiciones de la clasificación por ser los menos productivos.

En Castelar (Tabla 7.85), el rinde medio general fue de $9.263,5 \pm 1.264,2$ kg grano/ha, ocupando el primer puesto de la clasificación el híbrido waxy HC1, seguido por los doble mutantes HC11 y HC7. Por el contrario, el híbrido doble mutante HC4 y el de alta calidad proteica HC6 ocuparon los dos últimos puestos de la clasificación de rendimientos en dicha localidad. Por su parte, la productividad media alcanzada en Pergamino (Tabla 7.86) fue de $9.698,3 \pm 1.664,1$ kg grano/ha y el primer puesto de la clasificación fue ocupado por el híbrido waxy HC12 seguido por los híbridos doble mutantes HC7 y HC11, lo que coincide con los resultados obtenidos en Castelar. Los híbridos HC4 y HC6 fueron los menos rendidores en Castelar. En Esperanza (Prov. de Santa Fé) la media general fue de apenas $7.750,4 \pm 1.313,7$ kg grano/ha y, al igual que en Llavallol, el híbrido waxy HC1 resultó el más productivo con unos $9.977,7$ kg grano/ha, seguido en orden de rendimiento por los híbridos doble mutantes HC11 y HC4 (Tabla 7.87). En esta localidad, el híbrido doble mutante HC8 y el de alta calidad proteica HC6 expresaron el menor potencial de rendimiento, similar a lo registrado en las localidades bonaerenses de Castelar y Pergamino.

Los rendimientos logrados en los ensayos de prueba conducidos durante el período 2002/03 a 2004/05 con estos maíces de uso especial equiparan e incluso superan al rendimiento medio nacional (6.4 a 7,4 ton/ha) correspondiente a las cosechas 2002/03 a 2004/05 que es muy similar al de las cosechas 2006/07 o 2009/10. No se observaron diferencias significativas entre las medias generales de los ensayos conducidos en la Provincia de Buenos Aires, aunque sí entre cualquiera de estas localidades respecto de Esperanza situada en la Provincia de Santa Fé al aplicar la prueba de $t_{Student}$ (Tabla 7.88).

La media general del ensayo multiambiental (*doce ambientes, doce híbridos simples*) fue de $9.330,0 \pm 1.265,9$ kg grano/ha. Al analizar el rendimiento de cada híbrido simple en el MET se observa que HC1 (*waxy*) presentó el mejor comportamiento con una producción de 11.137,1 kg grano/ha, seguido en orden decreciente por el doble mutante HC11 y el otro híbrido *waxy* HC12 (Figura 7.81). Los materiales menos productivos resultaron ser el doble mutante HC4, con una media de 7.533,3 kg grano/ha, y el híbrido de alta calidad proteica HC6, con 7.246,1 kg/ha (Tabla 7.90). La mínima diferencia significativa ($MDS\ Fisher_{0,01}$) fue estimada en 64,1 kg/ha por lo que los doce híbridos simples se distribuyen en diez grupos de homogeneidad. Los híbridos HC tipo *waxy* se diferenciaron favorable y notoriamente en productividad de los doble mutantes ($\pm t_{Student} = 2,97; p = 0,05$) y también de los materiales de alta calidad proteica ($\pm t_{Student} = 5,14; p = 0,01$) en la localidad de Pergamino (Tabla 7.89). En cambio, los rendimientos medios registrados en el MET para híbridos doble mutantes DR y de alta calidad proteica CP no presentaron diferencias significativas (Tabla 7.89).

El coeficiente de variación (CV%) es un método de análisis univariado utilizado por Francis y Kannenberg (1978) que permite valorar el comportamiento y estabilidad de cada genotipo a través de los ambientes de modo concurrente y describe el tipo 1 de estabilidad. El híbrido *waxy* HC1 y el doble mutante HC11 son de muy elevado rendimiento y tienen un reducido CV% (menor aún que el promedio calculado para el conjunto de materiales estudiados), o sea que son los materiales con mayor estabilidad tipo 1 (Tabla 7.90 y Figura 7.79). La información de la Tabla 7.90, así como de la Figura 7.80 que representa la regresión del efecto genotípico ($P_{ij} - \mu_{...}; P_{ij} = \text{media del genotipo } i \text{ en el ambiente } j$ y $\mu = \text{media general del ensayo}$) sobre el índice ambiental ($E_j - \mu_{...}; E_j = \text{media del ambiente } j$ y $\mu = \text{media general del ensayo}$), revelan con toda claridad que los híbridos se comportaron de manera diferente a través de los ambientes, observándose cambios de rango debidos a modificaciones del rendimiento. La magnitud de la pendiente que caracteriza la respuesta específica de los genotipos en función de los doce ambientes de evaluación señala el nivel de dependencia de cada híbrido HC respecto de las

condiciones ambientales (Figura 7.80). La estructura genética de la población influye sobre el tamaño de la interacción genotipo-ambiente (IGA) resultando que la cruce de dos líneas homocigotas diferentes produce una población uniforme de plantas híbridas heterocigotas que son menos sensibles a la influencia ambiental que sus progenitores (Lewontin, 1957) y, en consecuencia, más estables en su comportamiento. Crossa (1990) afirmó que la interacción genotipo x ambiente es relevante en la producción agrícola cuando se manifiestan cambios en el rango de un genotipo a través de los ambientes. A este tipo de interacción con cambio de rangos se la conoce comúnmente como *crossover* o interacción cualitativa (Gail y Simon, 1985). Cuando se observa este tipo de interacción sólo pueden recomendarse grupos de genotipos para ciertos ambientes ya que los genotipos de comportamiento medio superior, como en este caso HC1, no pueden ser utilizados indistintamente en todos los ambientes ensayados.

Tabla 7.80: Componentes del rendimiento de los híbridos simples HC ensayados en Llavallol-Argentina.

Promedio Llavallol período 2002/03 a 2004/05								
HIBRIDO	TIPO	Gr/H	HGE	NGE	% Marlo	P1000*	PGI*	PGE*
HC1	Waxy	41,3	15,3	636,0	15,2	275,1	0,275	171,9
HC2	DR	40,0	15,3	610,7	19,5	294,7	0,295	172,5
HC3	DR	36,3	16,0	581,3	18,5	266,3	0,266	150,3
HC4	DR	34,3	14,0	480,7	14,6	258,1	0,258	115,2
HC5	CP	36,3	14,0	508,7	17,9	243,0	0,243	117,7
HC6	CP	36,3	16,0	581,3	19,2	234,6	0,235	128,7
HC7	DR	42,7	14,0	597,3	18,3	267,8	0,268	156,6
HC8	DR	35,7	15,3	548,7	19,2	241,7	0,242	139,7
HC9	CP	35,3	14,0	494,7	15,6	300,0	0,300	139,8
HC10	DR	35,7	16,0	570,7	18,8	303,9	0,304	169,8
HC11	DR	35,7	14,0	499,3	16,0	300,7	0,301	149,6
HC12	Waxy	38,0	15,0	584,0	13,9	291,9	0,292	168,5
<i>Media gral.</i>		37,3	14,9	557,8	17,2	273,1	0,273	148,4
<i>Mínimo</i>		34,3	14,0	480,7	13,9	234,6	0,235	115,2
<i>Máximo</i>		42,7	16,0	636,0	19,5	303,9	0,304	172,5
<i>MDS Fisher 0,01</i>		4,0	1,8	23,9	2,0	32,9	0,03	28,9

*= expresado en gramos

Tabla 7.81: Resultados del contraste de medias correspondientes a los componentes del rendimiento de los híbridos simples HC ($t_{Student}$).

	<i>Gr/H</i>	<i>HGE</i>	<i>NGE</i>	<i>%M</i>	<i>P₁₀₀₀</i>	<i>PGE</i>	<i>PGI</i>
Waxy-CP	1,41 ns	0,76 ns	2,19 ns	2,46 ns	1,09 ns	6,29 **	0,91 ns
Waxy-DR	0,77 ns	0,56 ns	1,71 ns	3,37 *	0,59 ns	2,63 *	0,77 ns
CP-DR	1,02 ns	0,42 ns	0,83 ns	0,16 ns	0,76 ns	2,25 ns	0,43 ns

ns= no significativo; *= significativo al nivel de probabilidad del 0,05; **= significativo al nivel de probabilidad del 0,01.

Tabla 7.82: Diferencias entre las medias ambientales del rendimiento y sus componentes correspondientes a híbridos simples HC ($t_{Student}$).

	AMBIENTE		
	L3*	L4	L5
Gr/H	39,8 a	37,5 ab	34,6 b
HGE	15,2 a	15,0 a	14,7 a
NGE	585,5 a	567,2 ab	518,8 b
%M	17,0 a	17,4 a	17,3 a
P1000	256,0 a	291,0 b	272,4 ab
PGE	149,5 ab	161,6 a	134,0 b
PGI	0,256 a	0,291 b	0,272 ab
RPMG	10688,6 ab	11551,8 a	9582,6 b

*= letras diferentes dentro del mismo renglón indican diferencias al nivel del 5% de probabilidad

Tabla 7.83: Coeficientes de correlación fenotípica entre los componentes del rendimiento de los híbridos de uso especial HC.

	coeficiente de correlación fenotípico (<i>r</i> Pearson)			
	HGE	NGE	P 1000	PGE
Gr/H	0,012 ns	0,77 **	0,10 ns	0,60 *
HGE		0,64 *	-0,09 ns	0,41 ns
NGE			0,04 ns	0,73 **
P1000				0,67 *

ns= no significativo; **= significativo al nivel de $p \leq 0,01$.

Tabla 7.84: Rendimiento potencial anual y promedio de tres años de los híbridos HC ensayados en Llavallol-Argentina.

RPMG - LLAVALLOL					
HÍBRIDO	2002/03-L3	2003/04-L4	2004/05-L5	Media genotipo	Rango
HC1	12907,0	12806,0	11169,0	12294,0	2
HC2	12813,0	14042,0	10146,0	12333,7	1
HC3	10754,0	12348,0	9130,0	10744,0	6
HC4	8544,0	8730,0	7436,0	8236,7	12
HC5	9281,0	8108,0	7856,0	8415,0	11
HC6	8773,0	8780,0	10046,0	9199,7	10
HC7	10844,0	12290,0	10453,0	11195,7	5
HC8	10233,0	10453,0	9280,0	9988,7	9
HC9	9854,0	11912,0	8230,0	9998,7	8
HC10	11769,0	14221,0	10439,0	12143,0	3
HC11	10623,0	11840,0	9631,0	10698,0	7
HC12	11868,0	13092,0	11175,0	12045,0	4
media	10688,6 ab	11551,8 a	9582,6 b	10607,7	
d.s.	1451,6	2075,3	1235,6		

*= letras diferentes dentro de la misma fila indican diferencias significativas al nivel de p: 0,05

Tabla 7.85: Rendimiento potencial anual y promedio de tres años de los híbridos HC ensayados en Castelar-Argentina.

RPMG - CASTELAR					
HIBRIDO	2002/03-C3	2003/04-C4	2004/05-C5	Media genotipo	Rango
HC1	10549,0	11038,0	11062,0	10883,0	1
HC2	8080,0	10069,0	8510,0	8886,3	9
HC3	8848,0	9994,0	9149,0	9330,3	8
HC4	7490,0	6983,0	7783,0	7418,7	11
HC5	8523,0	6906,0	8672,0	8033,7	10
HC6	7362,0	6129,0	6963,0	6818,0	12
HC7	9152,0	10352,0	10725,0	10076,3	3
HC8	9458,0	9206,0	9562,0	9408,7	7
HC9	10148,0	10846,0	8571,0	9855,0	5
HC10	9826,0	10641,0	8672,0	9713,0	6
HC11	10657,0	11147,0	10333,0	10712,3	2
HC12	10643,0	10474,0	8962,0	10026,3	4
media	9228,0 a	9482,1 a	9080,3 a	9263,5	
d.s.	1187,6	1782,3	1188,4		

*= letras iguales dentro de la misma fila indican que no hay diferencias estadísticas significativas

Tabla 7.86: Rendimiento potencial anual y promedio de tres años de los híbridos HC ensayados en Pergamino-Argentina.

RPMG - PERGAMINO					
HIBRIDO	2002/03-P3	2003/04-P4	2004/05-P5	Media genotipo	Rango
HC1	12650,0	11093,0	10438,0	11393,7	4
HC2	10540,0	9752,0	9000,0	9764,0	6
HC3	9880,0	9040,0	7715,0	8878,3	9
HC4	8150,0	7821,0	7596,0	7855,7	11
HC5	8400,0	8967,0	6538,0	7968,3	10
HC6	7595,0	7150,0	5958,0	6901,0	12
HC7	12500,0	11463,0	10895,0	11619,3	2
HC8	11900,0	10176,0	9800,0	10625,3	5
HC9	10100,0	9417,0	8100,0	9205,7	7
HC10	9990,0	8224,0	8627,0	8947,0	8
HC11	12674,0	10933,0	10886,0	11497,7	3
HC12	12975,0	12800,0	9397,0	11724,0	1
media	10612,8 a	9736,3 ab	8745,8 b	9698,3	
d.s.	1917,8	1642,0	1627,2		

*= letras diferentes dentro de la misma fila indican diferencias significativas al nivel de p: 0,05.

Tabla 7.87: Rendimiento potencial anual y promedio de tres años de los híbridos HC ensayados en Esperanza-Argentina..

RPMG - ESPERANZA					
HIBRIDO	2002/03-E3	2003/04-E4	2004/05-E5	Media genotipo	Rango
HC1	10580,0	10181,0	9172,0	9977,7	1
HC2	6790,0	6700,0	6213,0	6567,7	10
HC3	8000,0	7864,0	7003,0	7622,3	7
HC4	6810,0	6688,0	6368,0	6622,0	3
HC5	6800,0	7100,0	6678,0	6859,3	8
HC6	6145,0	6160,0	5892,0	6065,7	12
HC7	8200,0	8200,0	7642,0	8014,0	5
HC8	6900,0	6595,0	5451,0	6315,3	11
HC9	8100,0	7900,0	7493,0	7831,0	6
HC10	8900,0	9100,0	9358,0	9119,3	3
HC11	9854,0	9676,0	9049,0	9526,3	2
HC12	8596,0	8610,0	8248,0	8484,7	4
media	7972,9 a	7897,8 a	7380,6 a	7750,4	
d.s.	1357,5	1302,9	1338,3		

*= letras iguales dentro de la misma fila indican inexistencia de diferencias significativas

Tabla 7.88: Diferencias observadas entre las medias ambientales del rendimiento potencial mínimo de grano (RPMG).

	$\pm t_{Student}$ - Rendimiento medio			
	Llavalloí	Castelar	Pergamino	Esperanza
Llavalloí		1,55 ns	0,63 ns	4,31 **
Castelar			0,72 ns	2,87 *
Pergamino				3,18 **

*= significativo al nivel de $p: 0,05$; **= significativo al nivel de $p \leq 0,01$

Tabla 7.89: Diferencias observadas entre las medias grupales de RPMG correspondientes a cada localidad de evaluación.

	$\pm t_{Student}$			
	Llavalloí	Castelar	Pergamino	Esperanza
Waxy-DR	1,57 ns	1,88 ns	2,97 *	1,74 ns
Waxy-CP	2,93 ns	2,26 ns	5,14 **	2,56 ns
DR-CP	2,11 ns	1,17 ns	2,17 ns	1,08 ns

*= significativo al nivel de $p: 0,05$; **= significativo al nivel de $p \leq 0,01$

Tabla 7.90: RPMG medio de cada híbrido HC, medida de la estabilidad biológica (CV%) y rangos.

HIBRIDO	RPMG (kg/ha) *	Rango	C.V.%	Rango
HC1	11137,1a	1	10,2	3
HC2	9387,9 b	6	25,4	12
HC3	9143,8 c	8	16,1	7
HC4	7533,3 d	11	9,7	2
HC5	7819,1 e	10	12,5	4
HC6	7246,1 f	12	18,6	10
HC7	10226,3 g	4	15,6	6
HC8	9084,5 c	9	20,3	11
HC9	9222,6 h	7	14,8	5
HC10	9980,6 i	5	16,8	8
HC11	10608,6 j	2	9,5	1
HC12	10570,0 j	3	17,2	9

*= letras diferentes dentro de la misma columna indican diferencias significativas ($MDS_{Fisher 0,01} = 64,1 \text{ Kg./ha}$)

Figura 7.79: Rendimiento medio (RPMG) en Kg/ha versus CV% de los híbridos HC ensayados en doce ambientes.

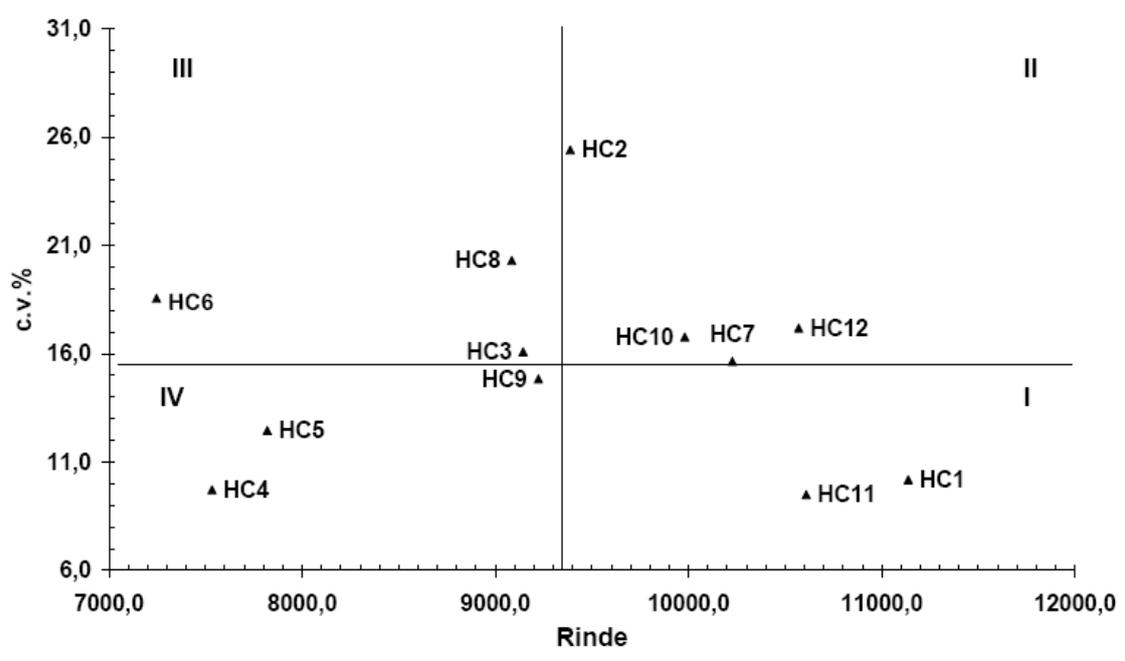


Figura 7.80: Respuesta específica de los híbridos simples HC a los diferentes ambientes de evaluación.

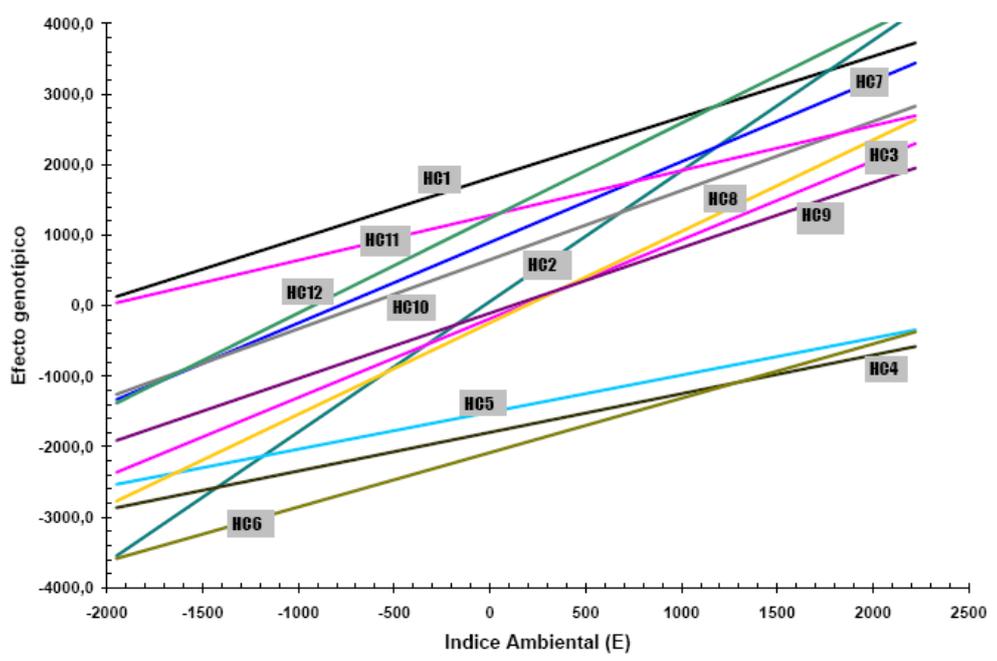
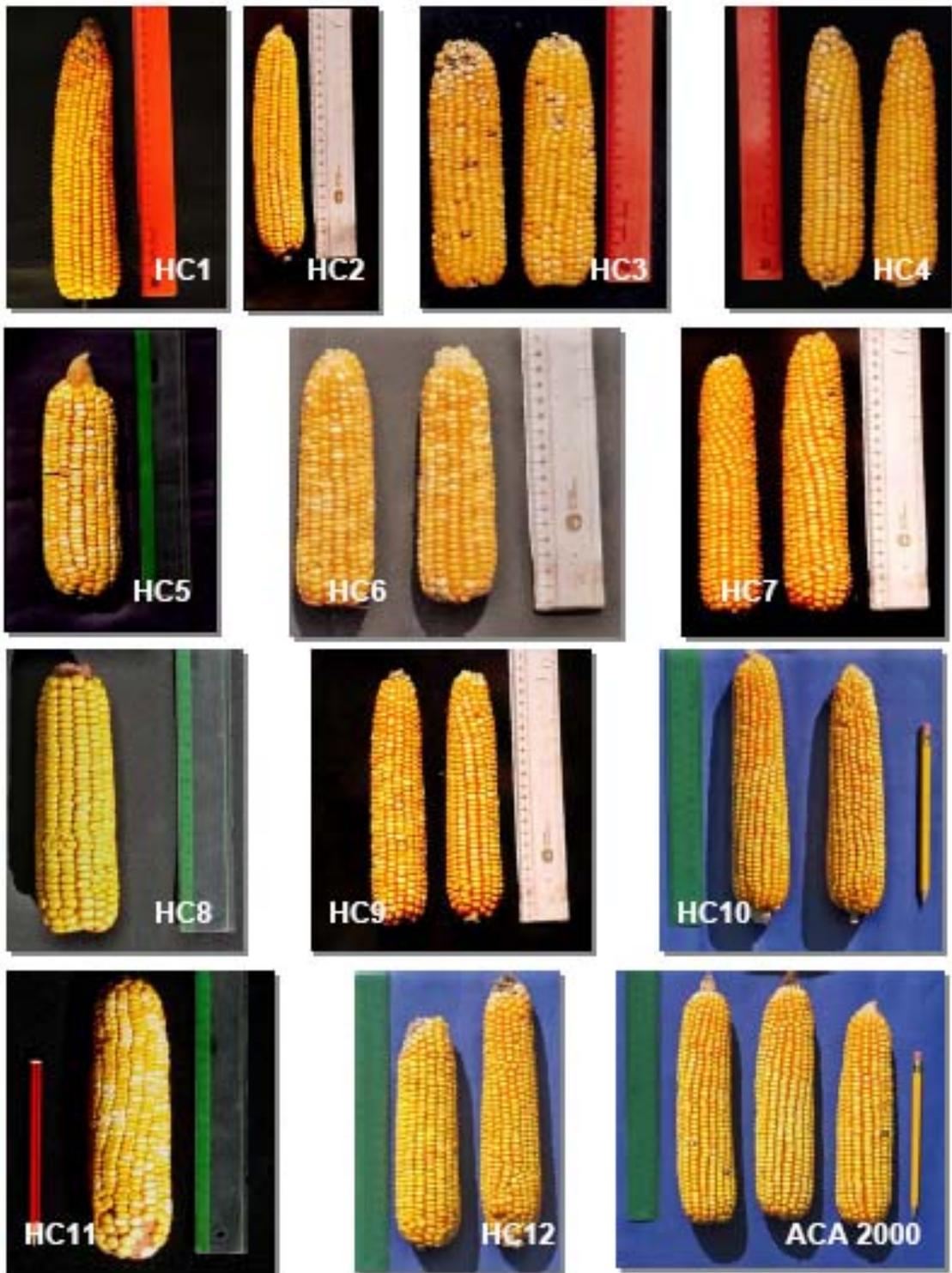


Figura 7.81: Espigas de los híbridos simples HC y el testigo ACA 2000 ensayados en doce ambientes.



7.2.1 *Estudio de la interacción genotipo x ambiente (IGA) y estabilidad para el carácter rendimiento en los híbridos HC*

7.2.1.1 *Análisis combinado de la varianza (ANAVA)*

El ambiente es el conjunto de circunstancias que modulan el desarrollo de un individuo o grupo de individuos y la interacción *genotipo x ambiente* es el concepto empleado para contemplar la inconsistencia de diferencias en el comportamiento de los genotipos en diversos ambientes (Balzarini *et al.*, 2007).

Se analizaron las discrepancias de comportamiento entre híbridos HC aplicando el análisis combinado de la varianza a través de años y localidades según un modelo de 2-vías para ensayos multiambientales con efectos fijos (*años y localidades*) y aleatorios (*híbridos*). Este modelo resultó útil para estimar la contribución debida a híbrido (H), localidad (L), año (A), ambiente (E= L x A) y la interacción híbrido x ambiente (HE) sobre el total (H + E + HE), interpretando al ambiente como la combinación de los factores localidad y año. El modelo utilizado también permitió desglosar la IGA en los términos *híbrido x localidad*, *híbrido x año* e *híbrido x localidad x año* y determinar su contribución relativa a la variación total.

Los resultados del ANAVA (Tabla 7.91) demuestran que los híbridos HC difieren significativamente entre sí ($F_{11-132}: 5322,4; p \leq 0,01$) lo cual era esperable debido a la diversidad existente entre las líneas parentales empleadas. También resultaron notorias las diferencias entre ambientes (*localidad x año*) ($F_{6-132}: 874,3; p \leq 0,01$), las interacciones de primer orden *híbrido x localidad* e *híbrido x año* ($F_{33-132}: 510,7$ y $F_{22-132}: 151,2$ respectivamente; $p \leq 0,01$) y la interacción de segundo orden (*híbrido x localidad x año*) ($F_{66-132}: 112,3; p \leq 0,01$) coincidiendo la tendencia de estos resultados con los de Giauffret (2000), Worku *et al.* (2002) o Soliman (2006), entre otros. La interacción genotipo-ambiente implica que las diferencias de rinde entre los híbridos HC no se mantuvieron constantes a través de los ambientes y generaron cambios de rango (interacción *crossover* o cualitativa). Esto es coincidente con los comentarios de Cubero (1999) en el sentido de que los genotipos se expresan de modo variado frente a diversas situaciones ambientales, lo que según Duque (2007) es consecuencia de la capacidad de adaptación o plasticidad de los materiales (ver Figura 7.80, pág. 272). Los genes no determinan en forma absoluta el fenotipo pero permiten un rango de expresiones, por lo que la estructura genética se relaciona con la magnitud de la interacción genotipo x ambiente, y así por ejemplo materiales como estos híbridos simples que tienen un bajo nivel de heterogeneidad interactúan más con el ambiente o son menos estables que otro tipo de

híbridos frente a modificaciones de los factores externos, tales como suelo, clima, fertilidad y plagas que influyen sobre su cultivo (Hallauer y Miranda, 1988; Troyer, 1996; Annichiarico, 2002; Lone *et al.*, 2009).

La partición de la suma de cuadrados (Tabla 7.91) también evidenció que el componente híbrido (*i.e.* *genotipo*) representó el 41,2% de la variación total mientras que el componente ambiente, representado por localidad, año y su combinación, fue responsable del 39,2% de dicha variación. La interacción genotipo x ambiente provocó el 19,4% de la variación total de rendimiento registrada a través del MET.

Al expresar las esperanzas individuales de la varianza se observa que σ_g^2 representó el 35,0% de la variación total, mientras que el ambiente contribuyó mayormente con un 42,4% y la interacción genotipo x ambiente ($\sigma_{gl}^2 + \sigma_{ga}^2 + \sigma_{gla}^2$) aportó el 22,4% de la variación, o sea aproximadamente la mitad que el ambiente o los genotipos. Estos resultados demuestran la variabilidad genética existente entre los genotipos ensayados y que los mismos interactúan con los ambientes resultando en una respuesta genotípica diferencial. Debido a que el componente σ_{gl}^2 tiene mayor participación que σ_{ga}^2 en la variación total se deduce que, en cuanto a rinde, estos híbridos son menos consistentes a través de las localidades que de los años. El efecto de interacción genotipo x localidad observado podría ser maximizado mediante selección para obtener genotipos específicamente adaptados a localidades, pero como se presume que ello es de limitado interés *per se* conviene minimizar dicho efecto y facilitar el desarrollo de material ampliamente adaptado. Es por ello, que las estrategias de adaptación amplia surgen cuando la interacción genotipo x localidad es baja, como en el presente caso, o bien aún cuando la varianza de interacción es grande y no se perciben ventajas claras de una crianza específica (Balzarini *et al.*, 2007).

Los valores del índice ambiental (Tabla 7.93), definido como la diferencia entre la media marginal de un ambiente y la media general del ensayo, indican que las condiciones de los ambientes L3, L4 y P3 favorecieron la producción de granos mientras que lo opuesto sucedió con los ambientes vinculados a la localidad de Esperanza en la provincia de Santa Fé y en el tercer año de ensayo en las localidades de Llavallol, Castelar y Pergamino (L5, C5 y P5).

El reducido valor de constancia ($C= 0,68$) del carácter rendimiento en estos materiales indica que está influenciado por variaciones ambientales y en este caso como recomiendan Goodman y Bird (1977), Ron y Ordás (1987) o Ruíz de Galarreta Gómez (1993) no es conveniente emplearlo con la finalidad de clasificar genotipos.

Tabla 7.91: Cuadrado medio y partición de la suma de cuadrados correspondientes al rendimiento de los híbridos simples HC evaluados en doce ambientes.

F.V.	g.l.	CM	%SC
HIBRIDO (H)	11	38461828,4**	41,2
LOCALIDAD	3	102420558,1**	29,9
AÑO (A)	2	28858543,6**	5,6
L x A (E)	6	6318117,9**	3,7
Rep. en amb (r _{la})	12	6360,6 ns	0,007
H x A	22	1092525,5**	2,3
H x L	33	3690486,2**	11,9
H x L x A (H x E)	66	811405,2**	5,2
Error	132	7226,4	0,09

**= diferencias altamente significativas ($p \leq 0.01$).

Tabla 7.92: Esperanzas de los cuadrados medios de los diferentes componentes de la varianza calculados para el rendimiento de los híbridos simples HC

Componente	RENDIMIENTO	
	abs.	%
H (σ^2_g)	1437092,6	35,0
L (σ^2_l)	1281439,8	31,2
A (σ^2_a)	231867,8	5,6
L X A (σ^2_{la})	229410,3	5,6
Rep en amb ($\sigma^2_{r(la)}$)	72,1	0,002
H x A (σ^2_{ga})	35140,0	0,86
H x L (σ^2_{gl})	479846,8	11,7
H x L x A (σ^2_{gla})	402089,4	9,8
Error (σ^2)	7226,4	0,2

Tabla 7.93: Índices ambientales (IA) correspondientes a los doce ambientes del MET.

AMBIENTE	IA	AMBIENTE	IA
L3	1358,6	P4	406,3
C3	-102,0	E4	-1432,2
P3	1282,8	L5	252,6
E3	-1357,1	C5	-249,7
L4	2221,8	E5	-1949,4
C4	152,1	P5	-584,2

7.2.1.2 *Análisis de regresión conjunta (JLR) y de ecovalencia para el rendimiento a través de años y localidades*

El análisis de varianza combinado demostró la existencia de interacción genotipo-ambiente para el carácter rendimiento, por lo que se justifica realizar el análisis de regresión conjunta que relaciona los efectos de genotipos en forma independiente dentro de cada ambiente con los efectos ambientales (Rodríguez Pérez *et al.*, 2002) y permite interpretar la estructura aditiva (*interacción*) de los datos de clasificación de dos vías (Lourens, 2003). Para precisar la respuesta específica de los híbridos HC a los efectos ambientales se utilizó el índice de regresión (b_i) de Finlay y Wilkinson (1963) que constituye un parámetro de respuesta. En cambio, la estabilidad de estos materiales en cuanto a rendimiento se determinó mediante el cálculo del cuadrado medio residual de los desvíos a partir de la regresión (S^2_{di}) siguiendo el modelo propuesto por Eberhart y Russell (1966) que sostiene que los mismos están fuertemente relacionados con la parte remanente no predecible de la variabilidad. Eberhart y Russell (1966), Freeman y Perkins (1971) sugirieron que una pronunciada interacción genotipo-ambiente es la causa básica de las diferencias entre genotipos en referencia a la estabilidad de su rendimiento.

Dado que los híbridos HC3, HC7, HC9 y HC10 exhiben un coeficiente de regresión b_i cercano a 1,0 puede decirse que son los más estables en sentido agronómico (*estabilidad tipo 2*), lo cual asociado a su alto rendimiento indica que se adaptan bien a todos los ambientes considerados (Figura 7.82). Los materiales HC1, HC4, HC5, HC6 y HC11 tienen un $b_i < 1,0$, por lo que su estabilidad considerada en sentido biológico (*tipo 1*) es superior a la media y se adaptan mejor a los ambientes con bajo potencial de rendimiento (Tabla 7.94; Figura 7.82). En cambio, los híbridos HC2, HC8 y HC12 a pesar de mostrar una estabilidad tipo 1 inferior al promedio se adaptan mejor a los ambientes favorables para la expresión de altos rendimientos. Cuanto más se diferencia el coeficiente de regresión b_i de la unidad, tanto más adaptados resultan los híbridos simples HC a los ambientes más extremos incluidos en el MET.

Los resultados del análisis de regresión conjunta según Finlay y Wilkinson coinciden con el análisis paramétrico de Francis y Kannenberg al señalar a los híbridos HC1, HC4, HC5 y HC11 como los materiales con mayor estabilidad biológica (*tipo 1*) y a HC7 y HC3 como los más estables en sentido agronómico (*tipo 2*) y con un rendimiento elevado o cercano al promedio general, respectivamente (Figuras 7.79 y 7.82). La estabilidad tipo 2 tiene valor relativo porque depende de los genotipos incluidos en el ensayo y por consiguiente su espectro de inferencia se limita sólo al mismo. Por lo tanto, conviene ser prudente al extraer conclusiones salvo que los genotipos empleados sean representativos de los

cultivados normalmente en el área de ensayo. En este estudio se utilizaron materiales nuevos, no cultivados convencionalmente en Argentina, por lo que un genotipo estable según esta evaluación, lo es sólo con relación a los demás genotipos incluidos en el ensayo sin seguridad de que aparezcan como estables si se los prueba dentro de otro juego de genotipos.

El parámetro de desviación (S^2_{di}) sugerido por Eberhart y Russell (1966) constituye la medida de la estabilidad de cada genotipo. Cuando S^2_{di} es pequeño se dice que el genotipo es estable (*tipo 3*).

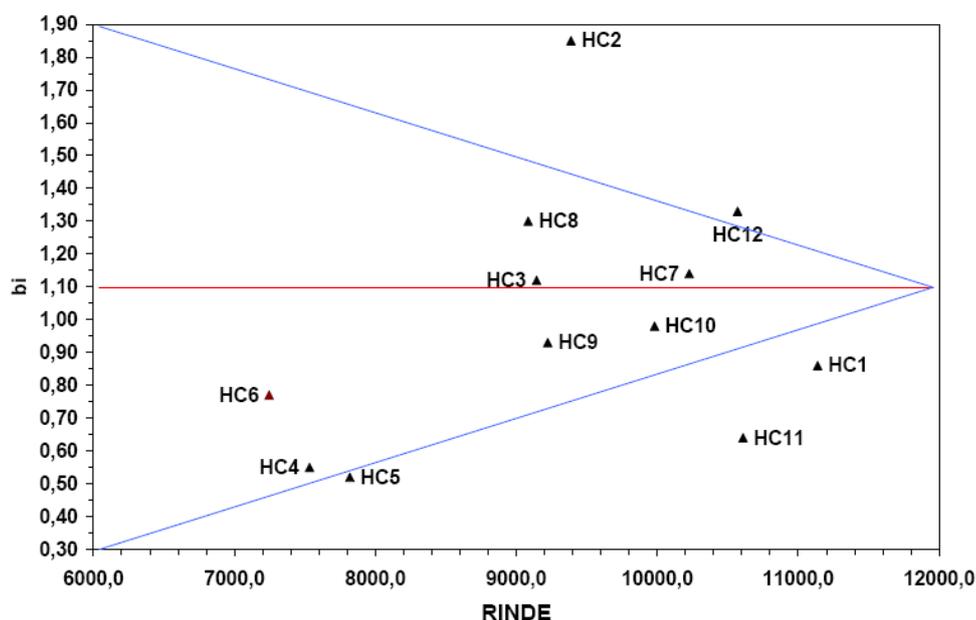
Los resultados incluidos en la Tabla 7.94 revelan que el híbrido HC4 presentó el valor más bajo de S^2_{di} seguido por HC1 y HC3, por lo cual estos genotipos son los de mayor estabilidad tipo 3. Por sus mayores valores de S^2_{di} , los híbridos HC8 y HC10 junto a HC6 y HC9 presentan la menor estabilidad tipo 3. El resto de los materiales exhibe valores de S^2_{di} que los ubica más cercanos a la estabilidad promedio. Los resultados indican que las varianzas de las desviaciones de regresión (S^2_{di}) difieren de cero y en consecuencia esto puede interpretarse como un indicio de la falta de adecuación del modelo para evaluar la estabilidad de estos genotipos como señalaron Westcott (1985) y Lin *et al.* (1986). Sin embargo, Westcott (1985) también señaló que se debe ser cauto en calificar como inestables a los genotipos con elevados S^2_{di} ya que la relevancia de este parámetro no se debe necesariamente a irregularidades en el comportamiento del material sino que puede estar asociada a un patrón de respuesta diferente al de la mayoría de los genotipos incluidos en el ensayo contra los que es comparado.

El coeficiente de determinación (r^2) propuesto por Pinthus (1973) es el tercer estadístico originado en el método de la regresión lineal que según Nguyen *et al.* (1980) constituye la medida de la estabilidad más deseable porque, al estar estandarizado, los resultados entre experimentos son directamente comparables independientemente de la escala de medición empleada, de modo similar a lo que sucede con el coeficiente de regresión (b_i) de Finlay y Wilkinson (1963). Cualquier genotipo con un r^2 igual o cercano a 1,0 se considera estable. Los valores de r^2 para rinde fluctuaron entre el 40% (HC5) al 91% (HC2), sugiriendo que la regresión lineal sobre el índice ambiental explicó gran proporción de la variación registrada en la productividad de los híbridos HC.

Tabla 7.94: Coeficiente de regresión (b_i), desvíos desde la regresión (S^2_{di}) y medida de la ecovalencia para el rendimiento de los híbridos HC ensayados en un MET.

HIBRIDO	CV%	Rango	b_i	Rango	S^2_{di}	Rango	W	Rango	r^2	Rango
HC1	10,2	3	0,86	5	165975,8	2	5446066,7	2	0,87	3
HC2	25,4	12	1,85	12	516724,5	5	24855946,0	12	0,91	1
HC3	16,1	7	1,12	8	281754,2	3	5010981,5	1	0,87	2
HC4	9,7	2	0,55	2	91811,2	1	7630639,1	3	0,83	4
HC5	12,5	4	0,52	1	572816,6	6	9215304,7	5	0,40	12
HC6	18,6	10	0,77	4	992805,5	11	10989693,1	6	0,45	11
HC7	15,6	6	1,14	9	618661,8	8	15407844,1	10	0,76	6
HC8	20,3	11	1,30	10	915740,1	10	22552444,6	11	0,73	7
HC9	14,8	5	0,93	6	620884,4	9	7951583,3	4	0,67	8
HC10	16,8	8	0,98	7	1472212,5	12	12721083,48	9	0,47	10
HC11	9,5	1	0,64	3	442259,9	4	11615496,7	8	0,56	9
HC12	17,2	9	1,33	11	612182,7	7	11022234,4	7	0,81	5

Figura 7.82: Coeficiente de regresión (b_i) versus rendimiento medio de los híbridos simples HC a través de doce ambientes de evaluación.



Debido a que el análisis de regresión de Eberhart y Russell (1966) es algo impreciso, se corroboró el nivel de estabilidad mediante el estadígrafo denominado ecovalencia (W_i) propuesto por Wricke (1962), tal como recomienda Lin *et al.* (1986). Los híbridos HC1, HC3, HC4 y HC9, tienen los valores más reducidos de W_i , o sea que presentan menores

variaciones de comportamiento a través de los ambientes, contribuyen a la IGA en menor grado y resultan más estables (*estabilidad tipo 2*) según este estadístico (Tabla 7.94). Estos resultados coinciden en parte con los obtenidos mediante el análisis de regresión conjunta (*JLR= Joint linear regression*), aunque con diferencias en el orden de rangos.

Se empleó el coeficiente de rangos de Spearman (r_s) para comparar los rangos de estabilidad atribuidos a cada genotipo mediante los diferentes métodos paramétricos utilizados según recomiendan Steel y Torrie (1980).

Los resultados de la Tabla 7.95, indican que los rangos de estabilidad atribuidos a cada genotipo mediante W_i y S^2_{di} no son coincidentes, a diferencia de lo comunicado por Urbano *et al.* (1991), Lourens (2003), Alberts (2004) y Showemimo (2007). Tampoco se encontró correspondencia entre los rangos adjudicados por b_i (*interpretado en sentido biológico o agronómico*) y S^2_{di} , en plena coincidencia con Becker (1981 a y b), Urbano *et al.* (1991) y Alberts (2004), aunque en oposición a los resultados publicados por Showemimo (2007). No se encontró similitud entre las clasificaciones alcanzadas mediante b_i y W_i , tal como comunicó Alberts (2004) pero contrario a los resultados de Becker (1981 a y b). Sin embargo, se halló una fuerte asociación entre los rangos atribuidos por el estadístico b_i de Finlay y Wilkinson (*sólo interpretado en sentido biológico 1*) con el coeficiente de variación de Francis y Kannenberg ($CV\%$) tal como reportaron Urbano *et al.* (1991). También se encontró similitud entre los rangos de estabilidad atribuidos por el coeficiente de r^2 y W_i coincidiendo con los resultados de Becker (1981 a y b) pero no con los publicados por Urbano *et al.* (1991). Estos resultados ponen en evidencia que los estadígrafos de análisis paramétrico empleados raramente atribuyeron a cada genotipo el mismo rango de estabilidad y son concurrentes con las afirmaciones de Lin *et al.* (1986) en el sentido que resulta complicado armonizar los resultados alcanzados a través de los diferentes métodos de acercamiento paramétrico en una conclusión unificada. A pesar de ello, casi todos los métodos de aproximación paramétrica empleados coincidieron en individualizar a los híbridos HC1, HC3 y HC4 como los más estables bajo las condiciones ensayadas y con relación a los materiales incluidos en el ensayo, pero únicamente los dos primeros superaron la media general de rendimiento del ensayo multiambiental.

Tabla 7.95: Correlaciones de rango de Spearman entre estadísticos de estabilidad del rendimiento calculados a través de doce ambientes.

	C.V.%	r^2	b_i	S^2_{di}
r^2	-0,12 ns			
b_i	0,76 **	-0,52 ns		
S^2_{di}	0,57 ns	0,62 *	0,27 ns	
W_i	0,56 ns	0,12 ns	0,54 ns	0,52 ns

**= significativo al 1% de probabilidad estadística; *= significativo al 5% de probabilidad estadística; ns= no significativo.

7.2.1.3 Aplicación del análisis multivariado al estudio de la interacción genotipo x ambiente para el carácter rendimiento en híbridos simples HC

7.2.1.3.1 Modelos de efectos principales aditivos e interacción multiplicativa (AMMI)

El comportamiento de un genotipo en un ambiente no se relaciona únicamente con el tipo de ambiente sino también con la interacción que establece con el mismo y con el grado y momento en que ocurren los diferentes eventos fenológicos. Un ensayo multiambiental (MET) resulta útil con el fin de ensayar los nuevos materiales a través de varios ambientes y es una herramienta fundamental al momento de estudiar la interacción *genotipo x ambiente* (IGA) que siempre dificulta la elección y recomendación de genotipos estables y ralentiza el proceso de selección (de León Castillo *et al.*, 2005).

Para analizar la información obtenida a través de un MET frecuentemente se emplea el modelo AMMI (*Additive Main Effects and Multiplicative Interaction= Efectos Principales Aditivos e Interacción Multiplicativa*) (Zobel *et al.*, 1988; Gauch, 1988) y/o los modelos de regresión por sitio (SREG) GGE (*Genotype Main Effects and Genotype x Environment Interaction Effects*) o GEE (*Environment Main Effects and Genotype x Environment Interaction Effects*) (Cornelius *et al.*, 1996; Crossa y Cornelius, 1997, 2002; Yan *et al.*, 2000; Yan y Hunt, 2002; Yan y Tinker, 2005). Aunque los modelos AMMI y SREG son equivalentes en cuanto a precisión de resultados, el primero es decididamente superior para visualizar patrones de comportamiento a partir de la información recogida en los MET (Gauch, 2006).

La descomposición de la suma de cuadrados (ANAVA, pág. 274) del rendimiento puso en evidencia que el efecto genotípico (41,2%) es mayor que los correspondientes al ambiente y la interacción. Los dos primeros ejes del análisis de componentes principales explicaron un porcentaje razonable (65,0%) en la tabla de residuos siendo suficientes para explicar los patrones debidos a la interacción, por lo que se decidió trabajar con un modelo AMMI2 (Figura 7.83). Se construyó un gráfico bidimensional a partir de las dos primeras componentes principales IPCA1 e IPCA2 (Figura 7.83). La primera componente principal IPCA1 indica claramente que el aspecto más importante de la interacción genotipo x ambiente puede ser explicado por el requerimiento térmico a floración femenina ya que, sobre todo los genotipos *ultra precoces* (tiempo térmico < 680,0 °C) tienen valores positivos sobre este eje. En cambio, la mayoría de los genotipos *precoces* (tiempo térmico > 680,0 °C) tienen puntuaciones negativas sobre el IPCA1 (Figura 7.83). Aquellos ambientes a los que les corresponden vectores más cortos desde el origen son los que presentaron menor variabilidad para la expresión del rendimiento (*i.e.*, C3, C4, C5 y P4 respecto de E3, E4, E5 y L4), o bien la misma está contenida en otro componente principal no representado en este gráfico bidimensional.

El primer eje de componentes principales IPCA1 representó el 34,3% de la interacción *genotipo x ambiente* para rendimiento y por ello junto al valor medio de este carácter se trazaron dos gráficos bidimensionales AMMI1 que simplifican la detección de similitudes entre ambientes o genotipos (Figuras 7.84 y 7.85) (Rodríguez *et al.*, 2002). En la Figura 7.84, se distingue que los híbridos HC2, HC3, HC9, HC10 y HC12 se adaptaron a todos los ambientes vinculados a la localidad de Esperanza así como a C3 y C5. Todos esos ambientes y genotipos exhiben tienen puntuaciones positivas sobre IPCA1. En cambio, los demás híbridos *-con puntuaciones menores a cero sobre el IPCA1-* mostraron preferencia por ambientes vinculados a las localidades de Llavallol, Pergamino y por C4. Los genotipos con valores absolutos elevados sobre el IPCA1 contribuyeron en mayor medida a la IGA porque están más específicamente adaptados a determinado ambiente mientras que aquellos cuyas coordenadas sobre el mismo eje son próximas o iguales a cero lo hacen de manera más reducida porque se adaptan mejor a la mayoría de los ambientes y resultan más estables (Medina *et al.*, 2002; Alejos *et al.*, 2006). Los ambientes con mayores puntuaciones sobre el eje IPCA1 también aportaron más a la IGA. Es así, que los híbridos HC2, HC3 y HC10 junto con los ambientes E3, E4, E5 y C3, así como los híbridos HC4, HC5 y HC11 junto a los ambientes vinculados a Pergamino, resultaron extremos en el rango de variación del IPCA1 y contribuyeron más en explicar

los patrones de IGA. Los cambios más importantes en las diferencias de rendimiento entre híbridos HC se registraron precisamente en esos ambientes.

Los desplazamientos a lo largo de la abscisa de la Figura 7.84 indican diferencias en los efectos principales (*aditivos*) y es evidente que existe una importante variación entre los ambientes incluidos en el MET. Los ambientes de bajo rendimiento son todos aquéllos vinculados con la localidad de Esperanza (Prov. de Santa Fe) que se caracteriza por tener temperaturas elevadas y precipitaciones erráticas o períodos de sequía estival. La Figura 7.84 también muestra que los ambientes pertenecientes a la provincia de Buenos Aires permiten la expresión de rendimientos medios (*P4, P5 y todos los relacionados con Castelar*) y elevados (*P3, L3 y L4*). Las diferencias entre genotipos en términos de dirección y magnitud a lo largo de ambos ejes ortogonales son importantes porque el mejor genotipo debería ser aquél con elevado rinde y el más estable a través de todos los ambientes. Así por ejemplo, los tres híbridos de mayor rendimiento, HC1, HC11 y HC12, pueden diferenciarse sobre la base de su estabilidad. El híbrido HC12 tiene la puntuación de menor valor absoluto sobre el eje IPCA1 y por consiguiente produce un menor efecto de interacción *genotipo x ambiente* que cualquiera de los otros dos híbridos con puntuación absoluta más elevada sobre el mismo eje. En consecuencia, HC12 es el material con menor variación de rendimiento entre ambientes y por lo tanto de comportamiento más predecible (mayor estabilidad agronómica). La clasificación de estabilidad genotípica (*de mayor a menor estabilidad*) basado en las puntuaciones absolutas sobre el eje IPCA1 fue: HC6 (0,01), HC12 (0,01), HC1 (0,15), HC9 (0,17), HC7 (0,25), HC8 (0,26), HC5 (0,32), HC4 (0,34), HC2 (0,37), HC11 (0,38), HC10 (0,41) y HC3 (0,42). Por lo tanto, el híbrido HC1 puede ser identificado como el mejor genotipo (máximo rendimiento y muy buena estabilidad). En cambio, el híbrido HC6, aunque resultó ser el más estable por ocupar el primer puesto en la clasificación de estabilidad por su puntuación absoluta sobre el eje IPCA1, fue el menos productivo a través de los ensayos multilocalidad. Por otra parte, el híbrido HC3 con un rendimiento inferior a la media general del ensayo mostró el mayor valor absoluto sobre el eje IPCA1 resultando así el menos estable.

Según Yan *et al.* (2000) y Satorre *et al.* (2006), los ambientes que son adyacentes porque exhiben un ángulo estrecho entre ellos (*inferior a 90°*) son análogos en la manera en que clasifican o discriminan a los genotipos porque influyen de manera semejante sobre el comportamiento relativo de los mismos. En la Figura 7.84, se observa que los ambientes E3, E4 y E5; P3 y P4; P4 y P5; P4 y C4; L3 y L4, o cualquiera de los vinculados a la localidad de Esperanza y C3 o C5 presentan ángulos estrechos entre sí y conforman un

mismo grupo ambiental. Por el contrario, los ambientes que guardan entre sí un ángulo igual o similar a 90° no guardan relación en el modo de ordenar genotipos, situación que se advierte entre L5 y C3, o entre P3 y P5. Cuando el ángulo entre los ambientes es cercano a los 180° , éstos tienden a ordenar a los genotipos de manera inversa, y dificultan la selección de genotipos. Este último caso se distingue entre cualquiera de los ambientes vinculados a la localidad de Esperanza contra L3, L4 y P3, entre otros casos que también se presentan en la Figura 7.84.

El rinde nominal de los genotipos a través de las puntuaciones del eje IPCA1 (Figura 7.85) indica la adaptabilidad de cada uno y también colabora en la identificación de los genotipos más rendidores en determinado rango de dicho eje. Por ejemplo, HC1, HC11 y HC12 expresaron el mayor rinde nominal en aquellos ambientes con valores de IPCA1 inferiores a cero (todos los ambientes vinculados a Pergamino, Llavallol y C4). Asimismo, HC1 junto con HC7 expresaron los mayores rindes en los ambientes con puntuaciones IPCA1 superiores a cero como por ejemplo C3 y todos los relacionados con la localidad santafesina de Esperanza. Sin embargo, debe aclararse que en estos últimos ambientes, HC1 expresó un rendimiento inferior al observado en ambientes con puntuaciones negativas del IPCA1. Por el contrario, el híbrido doble mutante HC7 tiene mayor rendimiento nominal en los ambientes correspondientes a la localidad santafesina de Esperanza que en aquéllos con puntuación negativa sobre el eje IPCA1.

La localidad de Esperanza situada en la provincia de Santa Fe está asociada a los rindes más bajos y a su vez los ambientes relacionados con ella son los que más contribuyeron a la IGA, junto con los vinculados a la localidad bonaerense de Pergamino, porque tienen valores absolutos elevados sobre el eje IPCA1, como se puede apreciar en las Figuras 7.84 y 7.85. Sin embargo, Esperanza presentó la menor variabilidad en interacción (puntuaciones IPCA1) de año en año en comparación a la localidad de Castelar, en la cual puede apreciarse una mayor variación interanual (Figura 7.85). Esto indica que los rangos o puntuaciones relativas atribuidas a los genotipos fueron más estables en Esperanza que en Castelar, tornando entonces más difícil recomendar un híbrido para esta última localidad.

Figura 7.83: Gráfico bidimensional asociado al modelo AMMI2 para el carácter rendimiento de los híbridos HC evaluados a través de un MET.

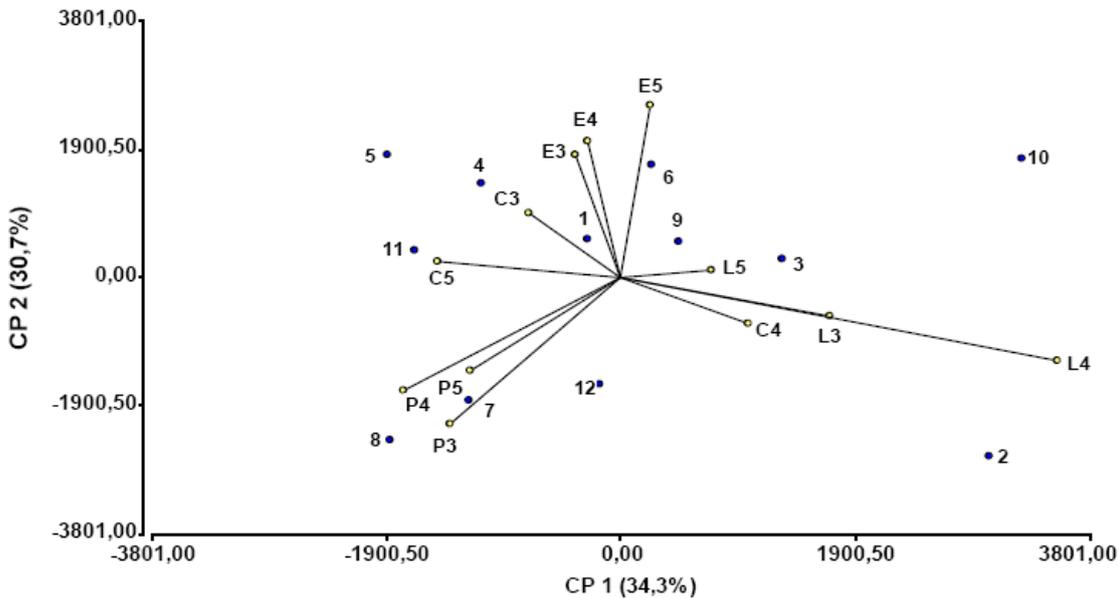


Figura 7.84: Rendimiento medio versus las coordenadas de genotipos y ambientes del IPCA1 - Modelo AMMI1.

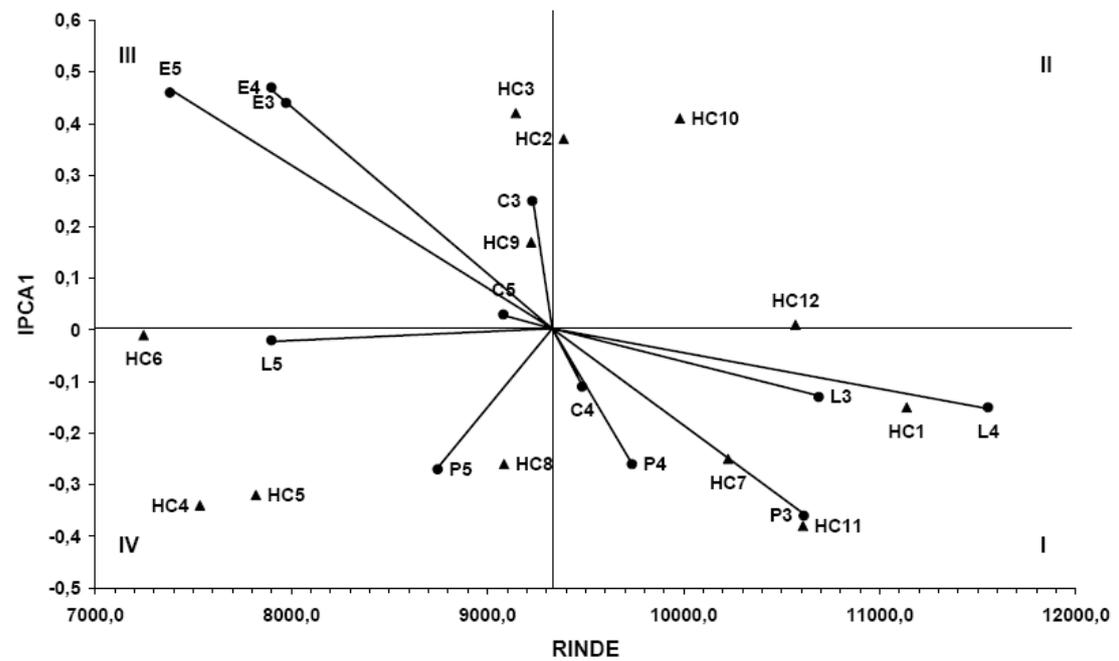
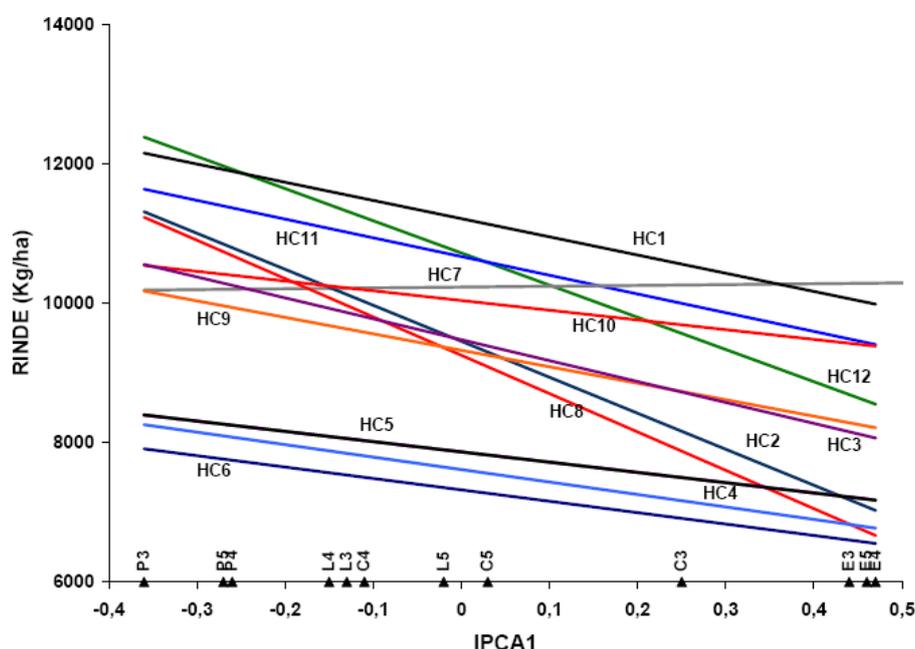


Figura 7.85: Rendimiento genotípico por ambiente de los híbridos HC versus las coordenadas ambientales sobre el eje IPCA1- Modelo AMMI1.



7.2.1.3.2 Modelos bidimensionales de regresión por sitio (SREG)

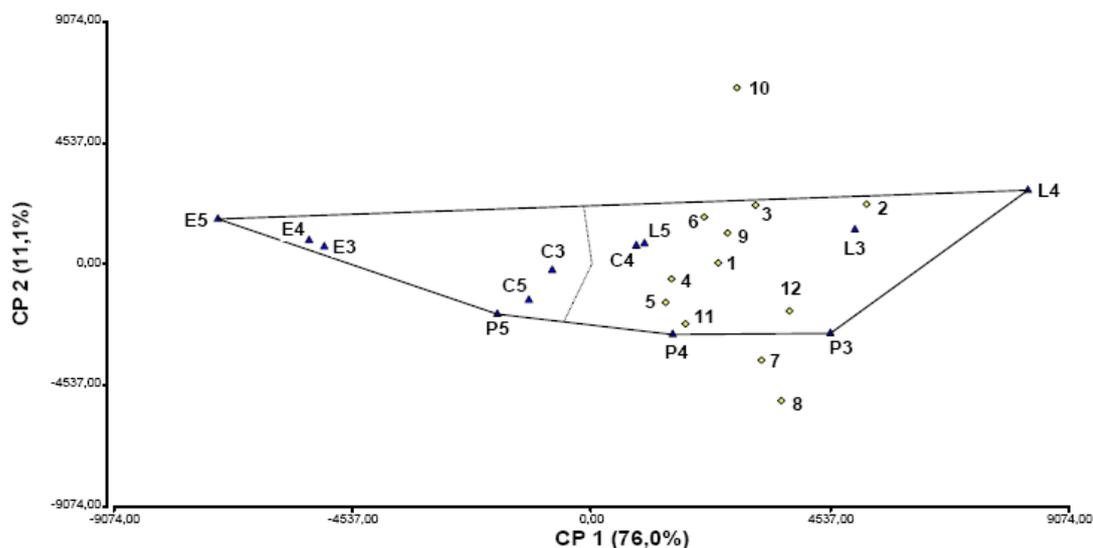
Los modelos bidimensionales de regresión por sitio SREG-GEE también permiten analizar la estabilidad genotípica y son aconsejables cuando los genotipos representan la fuente de variación más importante en comparación con la contribución de los ambientes y de la interacción *genotipo x ambiente* sobre la variabilidad total (Tablas 7.91 y 7.92, pág. 276). El análisis SREG-GEE quita el efecto de los genotipos y aplica el análisis de componentes principales a la matriz centrada en los genotipos y que contiene al ambiente (E) y la interacción *genotipo x ambiente* (GE, siglas en inglés) mezcladas en conjunto de manera intencional (Cornelius *et al.*, 1996; Crossa *et al.*, 1997, 2002).

Los dos primeros ejes (IPCA) de la Figura 7.86 explicaron el 87,1% de la variación total del sistema *genotipo x ambiente* centrado en los híbridos de uso especial. El gráfico se realizó según la metodología de Yan *et al.* (2000) que permite graficar un polígono envolvente de identificadores de ambientes. El envolvente quedó definido por los ambientes L4, P3, P4, P5 y E5 que son de comportamiento extremo (*i.e.*, los de mejor o peor rendimiento para algunos genotipos). Dentro del polígono se identificaron dos megaambientes de los cuales sólo uno es favorable para los genotipos ensayados. El cuadrante cuyo vértice es el ambiente E5, y que además incluye a E3, E4, P5, C3 y C5,

no contiene ningún genotipo, sugiriendo que en cualquiera de estos ambientes se presentan los rendimientos más pobres para la mayoría de los híbridos evaluados (*ver también* Figuras 7.84 y 7.85). El otro mega-ambiente definido por el cuadrante cuyo vértice es L4, y que contiene a L3, L5, C4, P3 y P4, permite visualizar que éstos interactuaron positivamente con los materiales HC1, HC2, HC3, HC4, HC5, HC6, HC9, HC11 y HC12 y en menor medida con HC7, HC8 y HC10. Aquellos genotipos que aparecen muy cercanos entre sí (*i.e.*, HC4 y HC5, HC1 y HC9 o HC6 y HC9) tienen patrones de respuesta similares en los ambientes de evaluación incluidos en el MET. Asimismo, los ambientes adyacentes (*i.e.*, E4 y E3, C5 y P5, C3 y C5 o L5 y C4) también discriminan entre genotipos de manera muy similar (de la Vega y de la Fuente, 2003).

Los híbridos HC1, HC3 y HC4 fueron identificados como los más estables mediante el análisis de aproximación paramétrica. Sin embargo, el análisis AMMI demostró que de éstos sólo HC1 es estable y como expresó un excelente rendimiento en todos los ambientes tiene buena adaptación general según el criterio establecido por Ceretta *et al.* (1998). En este sentido, HC1 permitió cumplir con uno de los logros más deseados de la mejora genética o sea obtener alto rendimiento y comportamiento uniforme a través de diversos ambientes (Magari y Kang, 1993; Signor *et al.*, 2001; Worku *et al.*, 2002; Lee *et al.* 2003). En cambio, HC6 y HC12 –*poco estables según la aproximación paramétrica*– resultaron ser los más estables por sus valores absolutos sobre el IPCA1 pero debido a su rendimiento sólo HC12 puede ser considerado de amplia adaptación.

Figura 7.86: Gráfico bidimensional asociado al modelo SREG-GEE para rendimiento de los híbridos simples HC.



7.2.2 Efecto de la heterosis sobre el rendimiento de los híbridos HC

Los caracteres de comportamiento agronómico se heredan típicamente de modo cuantitativo (Tanksley, 1993). El vigor híbrido o heterosis puede manifestarse en forma dominante o sobredominante e influye particularmente en los caracteres cuantitativos que son plásticos frente al ambiente (Hiorth, 1985) como es el caso del rendimiento.

El término heterosis fue propuesto por Shull en 1914 y puede definirse como la superioridad del comportamiento de los híbridos F_1 por encima del mejor progenitor en relación a rinde, crecimiento y cualquier carácter cuantitativo (East y Jones, 1919), o bien con relación a cualquiera de sus progenitores (Tollenaar *et al.*, 2004). Coexisten dos grandes hipótesis que intentan explicar la genética del vigor híbrido: *a. Teoría de la dominancia* y *b. Teoría de la sobredominancia*, pero los mecanismos genéticos y fisiológicos que subyacen a este fenómeno aún no resultan claros (Tollenaar *et al.*, 2004; Springer y Stupar, 2007; Flint-García *et al.*, 2009) y todavía se debate la presencia de loci con efectos sobredominantes (Semel *et al.*, 2006). La teoría de la dominancia es compatible con evidencia genómica que revela diferencias en el contenido génico entre líneas endogámicas de maíz (Fu y Donner, 2002).

Los datos presentados en las Tablas 7.96 y 7.97 reflejan el efecto de la heterosis sobre el rendimiento. Las medias fueron calculadas sobre los datos recolectados en Llavallol durante tres campañas agrícolas seguidas (2002/03 a 2004/05).

El efecto de la heterosis puede expresarse como porcentaje del progenitor con el valor más bajo (*low parent value*= LP; LP-heterosis) o del progenitor con mayor valor (*high parent value*= HP; HP-heterosis o heterobeltiosis). Los valores variaron desde 78,7% (HC5= cruza CIG16 x CIG17) hasta 310,0% (HC1= cruza CIG7 x CIG4) y desde 47,4% (HC5= cruza CIG16 x CIG17) hasta 202,4% (HC2= cruza CIG30 x CIG28) para LP-heterosis y heterobeltiosis respectivamente (Tablas 7.94 y 7.95). El valor más bajo de LP-heterosis corresponde al doble mutante HC4, mientras que los híbridos de alta calidad proteica HC5, HC6 y HC9 o el doble mutante HC4 expresaron los niveles más bajos de heterobeltiosis. Los genotipos que manifestaron un alto nivel de LP-heterosis y heterobeltiosis son los materiales con almidón modificado (*waxy*) HC1 (cruza CIG7 x CIG4) y HC12 (cruza CIG7 x CIG10), así como el doble mutante HC2 (cruza CIG30 x CIG28), con los cuales pueden implementarse métodos de mejoramiento para la obtención de híbridos de tres o cuatro líneas. Por lo tanto, puede afirmarse que las líneas parentales CIG7 y CIG28 contribuyeron fuertemente al rendimiento de las cruza simples

más heteróticas. El efecto de la heterosis multiplicó hasta en cuatro veces el rinde del progenitor menos productivo del cruzamiento mientras que el valor de la *heterobeltiosis* (HP-heterosis) para producción de granos fue superior al 100,0% en el 66,7% (8/12) de los híbridos HC evaluados.

Las doce cruzas simples evaluadas se obtuvieron empleando trece líneas parentales cuyos rindes varían entre 3,0 a 5,7 tn/ha superando así ampliamente el umbral mínimo económico que una línea endocriada debe presentar para poder ser utilizada en la producción de semilla híbrida (híbridos simples) según Espinosa *et al.* (1998). La media general de las líneas parentales fue de 4,4 tn/ha a través de tres años de ensayos consecutivos en la localidad de Llavallol (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Aquellas líneas endogámicas cuya productividad es inferior a la media general son consideradas de bajo rendimiento (*CIG4*, *CIG6*, *CIG7*, *CIG18*, *CIG28*, *CIG29*, *CIG30*). Las cruzas simples recíprocas HC5 y HC9 desarrolladas a partir de líneas de alto rinde (*CIG16* y *CIG17*) mostraron bajos niveles de LP-heterosis y *heterobeltiosis*. En cambio, los híbridos HC1 y HC2 obtenidos al cruzar líneas de baja productividad expresaron el mayor grado de heterosis y estos resultados coinciden con los publicados por Moll *et al.* (1965).

Si se considera que el valor deseable para el aprovechamiento de la heterosis en una craza es, cuanto menos, del 20% (Vasal y Córdova, 1996), los resultados revelan que en los híbridos HC analizados se logró un intenso efecto heterótico por encima de ese nivel y con valores similares o superiores a los reportados por otros autores (Navarro y Borrego, 1993; Gutiérrez del Río *et al.*, 2002; de la Cruz Lázaro *et al.*, 2007).

La fijación de diferentes combinaciones alélicas en las líneas de endocria prolongada provoca diferencias genéticas entre ellas que, al ser convenientemente explotadas mediante cruzas, favorecen la respuesta heterótica del rendimiento como por ejemplo en los híbridos simples HC1, HC3, HC7, HC10 y HC11 que se obtuvieron al cruzar materiales no emparentados (Moll *et al.*, 1962, 1965; Hiorth, 1985; Ordás, 1991; Stuber, 1994; Cubero, 1999; Fu y Dooner, 2002; Castañón-Nájera *et al.*, 2003; Soengas *et al.*, 2003) (ver *Tabla 2.10, Capítulo 2*).

Sin embargo, varios autores reportaron que las cruzas entre líneas hermanas muestran una heterosis considerable, en algunos casos casi tan elevada como en cruzas entre líneas no emparentadas (Jones y Everett, 1949; Jugenheimer, 1976). La metodología utilizada para crear las nuevas líneas endogámicas CIG favoreció la divergencia entre algunos materiales obtenidos a partir del mismo material fundacional tanto para

caracteres agronómicos como rendimiento (*ver apartado 5.1, Capítulo 5*), aunque no tan extrema como la generada en ambientes desfavorables que aumentan la variabilidad de los caracteres plásticos según señaló Hiorth (1985). Debido a ello, los híbridos HC2 y HC12 obtenidos mediante cruzas entre líneas parentales derivadas de la misma población fundacional alcanzaron niveles de LP-heterosis y *heterobeltiosis* similares e incluso superiores a los expresados por otras cruzas simples HC entre líneas no emparentadas.

Los resultados revelan una acción génica predominante de sobredominancia del progenitor de mayor rendimiento del cruzamiento. Los rendimientos registrados en los pares de híbridos recíprocos HC5-HC9, HC10-HC11 y HC3-HC7 no sugieren influencia citoplasmática en la transmisión del carácter rendimiento.

Se analizó el tipo de acción génica involucrado en la herencia de los componentes del rendimiento según sugirieron Plaisted y Cubillos (1972). Los resultados incluidos en las Tablas 7.98 a 7.101 indican claramente que prevalece un tipo de acción génica sobredominante en la herencia del número de hileras de granos (HGE) y número de granos por espiga (NGE) pero también se observó el mismo efecto en la transmisión del número de granos por hilera (Gr/H) y peso de 1000 granos (P_{1000}) como observaron Saeed *et al.* (2000) y Srdic *et al.* (2007) al estudiar una serie de cruzas dialélicas de maíz.

Tabla 7.96: Niveles de heterosis calculados a partir del progenitor de menor valor y acción génica predominante para el carácter rendimiento en doce cruza simples evaluadas en un MET.

HIBRIDO	CRUZA	RINDE**		PM	RINDE F1**	% LP*	F1:LP	Tipo de dominancia*
		♀	♂					
HC1	CIG7 X CIG4	3,0	4,4	3,7	12,3	310,0	4,1	sobredominancia >
HC2	CIG30 X CIG28	4,1	3,8	3,9	12,4	226,3	3,3	sobredominancia >
HC3	CIG28 X CIG31	3,8	4,7	4,2	10,7	181,6	2,8	sobredominancia >
HC4	CIG29 X CIG27	3,7	5,3	4,5	8,2	121,6	2,2	sobredominancia >
HC5	CIG16 X CIG17	5,7	4,7	5,2	8,4	78,7	1,8	sobredominancia >
HC6	CIG17 X CIG18	4,7	3,5	4,1	9,2	162,9	2,6	sobredominancia >
HC7	CIG31 X CIG28	4,7	3,8	4,2	11,2	194,7	2,9	sobredominancia >
HC8	CIG19 X CIG6	4,8	3,9	4,3	10,0	112,8	2,6	sobredominancia >
HC9	CIG17 X CIG16	4,7	5,7	5,2	10,0	112,8	2,1	sobredominancia >
HC10	CIG27 X CIG6	5,3	3,9	4,6	12,1	210,2	3,1	sobredominancia >
HC11	CIG6 X CIG27	3,9	5,3	9,2	10,7	174,3	2,7	sobredominancia >
HC12	CIG7 X CIG10	3,0	5,0	4,0	12,0	300,0	4,0	sobredominancia >

*= progenitor con valor más bajo (low-parent value); **= expresado en Tn/ha; PM= progenitor medio

Tabla 7.97: Niveles de heterosis calculados a partir del progenitor de mayor valor y acción génica predominante para el carácter rendimiento en doce cruza simples evaluadas en un MET.

HIBRIDO	CRUZA	RINDE*		PM	RINDE F1*	% HP*	F1:HP	Tipo de dominancia*
		♀	♂					
HC1	CIG7 X CIG4	3,0	4,4	3,7	12,3	179,5	2,8	sobredominancia >
HC2	CIG30 X CIG28	4,1	3,8	3,9	12,4	202,4	3,0	sobredominancia >
HC3	CIG28 X CIG31	3,8	4,7	4,2	10,7	117,7	2,3	sobredominancia >
HC4	CIG29 X CIG27	3,7	5,3	4,5	8,2	54,7	1,5	sobredominancia >
HC5	CIG16 X CIG17	5,7	4,7	5,2	8,4	47,4	1,5	sobredominancia >
HC6	CIG17 X CIG18	4,7	3,5	4,1	9,2	95,7	2,0	sobredominancia >
HC7	CIG31 X CIG28	4,7	3,8	4,2	11,2	138,3	2,4	sobredominancia >
HC8	CIG19 X CIG6	4,8	3,9	4,3	10,0	108,4	2,1	sobredominancia >
HC9	CIG17 X CIG16	4,7	5,7	5,2	10,0	75,4	1,7	sobredominancia >
HC10	CIG27 X CIG6	5,3	3,9	4,6	12,1	118,3	2,3	sobredominancia >
HC11	CIG6 X CIG27	3,9	5,3	9,2	10,7	101,9	2,0	sobredominancia >
HC12	CIG7 X CIG10	3,0	5,0	4,0	12,0	140,0	2,4	sobredominancia >

*= progenitor con valor más alto (high-parent value); **= expresado en Tn/ha; PM= progenitor medio

Tabla 7.98: Niveles de LP-heterosis, HP-heterosis y acción génica predominante observada para el número de granos por hilera (Gr/H) de las cruza simples HC ensayadas en Llavallol desde 2002/03 a 2004/05.

HIBRIDO	CRUZA	Gr/H		PM	F1	% LP ¹	% HP ²	Tipo de dominancia*
		♀	♂					
HC1	CIG7 X CIG4	26,7	26,0	26,3	41,3	58,8	54,7	sobredominancia >
HC2	CIG30 X CIG28	24,7	23,7	24,2	40,0	68,8	61,9	sobredominancia >
HC3	CIG28 X CIG31	23,7	27,3	25,5	36,3	53,2	33,0	sobredominancia >
HC4	CIG29 X CIG27	20,7	26,7	23,7	34,3	65,7	28,5	sobredominancia >
HC5	CIG16 X CIG17	35,0	31,7	33,3	36,3	14,5	3,7	sobredominancia >
HC6	CIG17 X CIG18	31,7	26,3	29,0	36,3	38,0	14,5	sobredominancia >
HC7	CIG31 X CIG28	27,3	23,7	25,5	42,7	80,2	56,4	sobredominancia >
HC8	CIG19 X CIG6	30,7	25,0	27,8	35,7	42,8	39,4	sobredominancia >
HC9	CIG17 X CIG16	31,7	35,0	33,3	35,3	11,4	0,9	sobredominancia >
HC10	CIG27 X CIG6	26,7	25,0	25,8	35,7	42,8	33,7	sobredominancia >
HC11	CIG6 X CIG27	25,0	26,7	25,8	35,7	42,8	33,7	sobredominancia >
HC12	CIG7 X CIG10	26,7	26,0	26,3	38,0	46,1	42,3	sobredominancia >

PM= progenitor medio; ¹= progenitor con valor más bajo (low-parent value); ²= progenitor con valor más alto (high-parent value)

Tabla 7.99: Niveles de LP-heterosis, HP-heterosis y acción génica predominante para el número de hileras de grano por espiga (HGE) de las cruza simples HC evaluadas en Llavallol desde 2002/03 a 2004/05.

HIBRIDO	CRUZA	HGE		PM	F1	% LP ¹	%HP ²	Tipo de dominancia*
		♀	♂					
HC1	CIG7 X CIG4	15,3	14,0	14,6	15,3	9,3	0,0	sobredominancia >
HC2	CIG30 X CIG28	13,3	12,0	12,6	15,3	27,5	15,0	sobredominancia >
HC3	CIG28 X CIG31	12,0	14,0	13,0	16,0	33,4	14,3	sobredominancia >
HC4	CIG29 X CIG27	14,0	15,3	14,6	14,0	0,0	-8,5	sobredominancia >
HC5	CIG16 X CIG17	14,0	14,7	14,3	14,0	0,0	-4,8	sobredominancia >
HC6	CIG17 X CIG18	14,7	16,0	15,3	16,0	8,8	0,0	sobredominancia >
HC7	CIG31 X CIG28	14,0	12,0	13,0	14,0	16,7	0,0	sobredominancia >
HC8	CIG19 X CIG6	16,0	14,0	15,0	15,3	9,3	-4,4	sobredominancia >
HC9	CIG17 X CIG16	14,7	14,0	14,3	14,0	0,0	-4,8	sobredominancia >
HC10	CIG27 X CIG6	15,3	14,0	14,6	16,0	14,3	4,6	sobredominancia >
HC11	CIG6 X CIG27	14,0	15,3	14,6	14,0	0,0	-8,5	sobredominancia >
HC12	CIG7 X CIG10	15,3	14,0	14,6	15,0	7,1	-2,0	sobredominancia >

PM= progenitor medio; ¹= progenitor con valor más bajo (low-parent value); ²= progenitor con valor más alto (high-parent value)

Tabla 7.100: Niveles de LP-heterosis, HP-heterosis y acción génica predominante observada para el número de granos por espiga (NGE) de las cruza simples HC ensayadas en Llavallol desde 2002/03 a 2004/05.

HIBRIDO	CRUZA	NGE		PM	F1	% LP ¹	% HP ²	Tipo de dominancia*
		♀	♂					
HC1	CIG7 X CIG4	409,0	364,0	386,5	636,0	74,7	55,5	sobredominancia >
HC2	CIG30 X CIG28	329,0	284,0	306,5	610,7	115,0	85,6	sobredominancia >
HC3	CIG28 X CIG31	284,0	383,0	333,5	581,3	104,7	51,8	sobredominancia >
HC4	CIG29 X CIG27	289,0	409,0	349,0	480,7	66,3	17,5	sobredominancia >
HC5	CIG16 X CIG17	490,0	464,0	477,0	508,7	9,6	3,8	sobredominancia >
HC6	CIG17 X CIG18	464,0	421,0	442,5	581,3	38,1	25,3	sobredominancia >
HC7	CIG31 X CIG28	383,0	284,0	333,5	597,3	110,3	56,0	sobredominancia >
HC8	CIG19 X CIG6	491,0	350,0	420,5	548,7	56,8	11,8	sobredominancia >
HC9	CIG17 X CIG16	464,0	490,0	477,0	494,7	6,6	0,9	sobredominancia >
HC10	CIG27 X CIG6	409,0	350,0	379,5	570,7	63,0	39,5	sobredominancia >
HC11	CIG6 X CIG27	350,0	409,0	379,5	499,3	42,6	22,1	sobredominancia >
HC12	CIG7 X CIG10	409,0	364,0	386,5	584,0	60,4	42,8	sobredominancia >

PM= progenitor medio; ¹= progenitor con valor más bajo (low-parent value); ²= progenitor con valor más alto (high-parent value)

Tabla 7.101: Niveles de LP-heterosis, HP-heterosis y acción génica predominante observada para el peso de 1000 granos (P₁₀₀₀) de las cruza simples HC evaluadas en Llavallol desde 2002/03 a 2004/05.

HIBRIDO	CRUZA	P ₁₀₀₀		PM	F1	% LP ¹	% HP ¹	Tipo de dominancia*
		♀	♂					
HC1	CIG7 X CIG4	110,2	176,6	143,4	275,1	149,6	55,8	sobredominancia >
HC2	CIG30 X CIG28	191,5	200,5	196,0	294,7	53,9	47,0	sobredominancia >
HC3	CIG28 X CIG31	200,5	171,8	186,1	266,3	55,0	32,8	sobredominancia >
HC4	CIG29 X CIG27	190,9	188,2	189,6	258,1	37,1	35,2	sobredominancia >
HC5	CIG16 X CIG17	174,2	155,0	164,6	243,0	56,8	39,5	sobredominancia >
HC6	CIG17 X CIG18	155,0	124,1	139,5	234,6	89,0	51,3	sobredominancia >
HC7	CIG31 X CIG28	171,8	200,5	186,1	267,8	55,9	33,6	sobredominancia >
HC8	CIG19 X CIG6	146,6	164,6	155,6	241,7	64,9	46,8	sobredominancia >
HC9	CIG17 X CIG16	155,0	174,2	164,6	300,0	93,5	72,2	sobredominancia >
HC10	CIG27 X CIG6	188,2	164,6	176,4	303,9	84,6	61,5	sobredominancia >
HC11	CIG6 X CIG27	164,6	188,2	176,4	300,7	82,7	59,8	sobredominancia >
HC12	CIG7 X CIG10	110,2	199,7	154,9	291,9	164,9	46,2	sobredominancia >

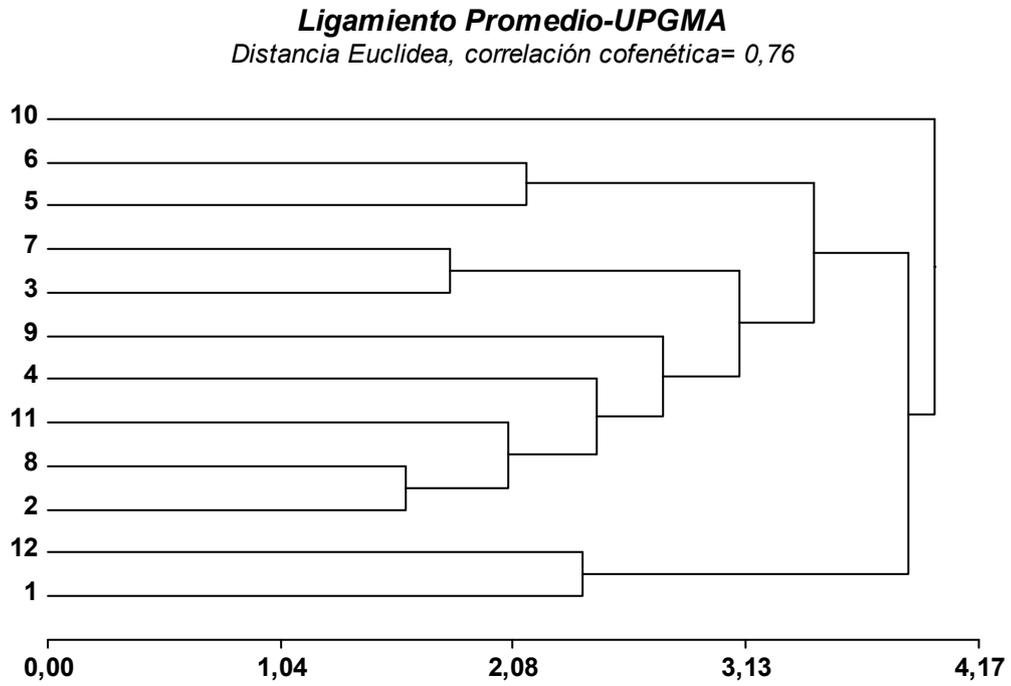
PM= progenitor medio; ¹= progenitor con valor más bajo (low-parent value); ²= progenitor con valor más alto (high-parent value)

7.2.3 Análisis de agrupamiento de las cruzas simples HC

La matriz de correlaciones entre las variables estudiadas en el ensayo conducido en Llavallol durante 2004/05 permitió descartar los caracteres altamente correlacionados. y en base en dichos análisis se identificaron 6 caracteres (*% proteína; % carbohidratos; mg lisina/100 g proteína; % amilopectina; GDD a R₁ y Rendimiento*) apropiados para realizar un análisis de agrupamiento. El análisis se ejecutó seleccionando el algoritmo de conglomeración jerárquica UPGMA o método de ligamiento promedio desarrollado en 1958 por Sokal y Michener. El algoritmo UPGMA produjo conglomerados más afines a la estructura subyacente, ya que la correlación cofenética usando este método (0,76) fue mayor que la encontrada utilizando otras técnicas. El grado de disimilitud entre materiales se midió a través de las distancias Euclídeas.

El dendrograma que muestra el parecido entre los híbridos HC se presenta en la Figura 7.87. En el gráfico puede observarse que los genotipos tendieron a agruparse por la similitud entre los promedios de las variables cuantificadas en el estudio. En primer lugar, la mayor importancia para la asociación la mostraron el % proteína, % carbohidratos, mg lisina/100 mg proteína, % amilopectina y GDD a R₁ lo que queda demostrado por los dos grupos formados por los híbridos doble mutantes HC2 y HC8 así como por HC7 y HC3 a 1,80 de la distancia de ligamiento promedio. Además de agruparse por las características de cada híbrido, hubo también cierta tendencia a asociarse por parentesco, ya que HC7 y HC3 son híbridos recíprocos mientras que HC2 y HC8 comparten sangre de la población fundacional FW. Observando el dendrograma a 3,00 de distancia se hace más evidente la propensión a asociarse por parentesco y por último debido a su rinde. A esa distancia se forman cuatro grupos bien diferenciados= el ubicado en la parte inferior del dendrograma constituido por los híbridos *waxy* HC1 y HC12 de ciclo ultraprecoz y alto rinde que comparten sangre de las poblaciones fundacionales V1 y A255. El grupo situado en el plano medio inferior de la Figura 8.88 está conformado por los doble mutantes HC2, HC8, H11 y HC4 junto al de alta calidad proteica HC9, todos ultraprecoces a floración femenina y con un rinde medio inferior a la media general del ensayo (Llavallol 2004/05) y cuyo fondo genético comparte “sangre” de los materiales fundacionales FW, CT, Lo968o2 y Lo1001o2. En el plano medio superior de la misma Figura se ubica un tercer grupo constituido por los híbridos doble mutantes HC3 y HC7 que son precoces a floración femenina y cuyo rinde promedio supera a la media general del ensayo. Finalmente, en la parte superior del dendrograma se ubica el grupo formado por los genotipos ultraprecoces y de alta calidad proteica HC5 y HC6 cuyo rinde promedio no supera a la media general y cuyo germoplasma comparte “sangre” de los fundacionales Lo968o2, ZN6 y H38.

Figura 7.87: Dendrograma resultante del análisis de agrupamiento para los híbridos HC aplicando el algoritmo UPGMA sobre la matriz de distancias Euclídeas.



7.3 ASPECTOS DE INTERÉS APLICADO

- El rendimiento de las espigas individuales (PGE) se asoció estrechamente con el peso individual de los granos (P_{1000} , PGI) y con el número (NGE) que las líneas CIG e híbridos HC fijaron de ellos. Asimismo, NGE mostró ser fuertemente dependiente del número de hileras o rangos de granos (HGE) y del número de granos por hilera (Gr/H) en todos los materiales ensayados.
- Las líneas endogámicas CIG igualaron e incluso superaron el rango de 255 a 370 granos por espiga (NGE) hallado por Rasse *et al.* (2000) al trabajar con materiales de endocría prolongada. Por su parte, los híbridos simples HC fijaron en promedio 480 a 632 granos por espiga, semejante a los materiales comerciales cultivados en las provincias de Buenos Aires, Entre Ríos y Santa Fe de la República Argentina (Ritchie *et al.*, 1986; Cirilo *et al.*, 2003; Pedrol y Castellarin, 2006).
- La línea de grano vítreo CIG33 exhibió un excelente comportamiento con una productividad de 6.482,7 kg grano/ha seguida por la línea waxy CIG13 (6.077,4 kg grano/ha). La línea waxy CIG8 fue la menos productiva con 2.371,4 kg grano/ha. Por consiguiente, todos los materiales CIG superaron el umbral mínimo económico que debe alcanzar cualquier material endocriado para poder ser empleado en la producción comercial de semilla de híbridos simples (Espinosa *et al.*, 1998).
- Los híbridos simples de uso especial HC alcanzaron un rinde medio de 9.330,0 kg grano/ha a través de doce ambientes. El híbrido waxy HC1 alcanzó una producción media estimada en 11.137,1 kg grano/ha, seguido por el doble mutante HC11 (10.680,6 kg grano/ha) y el otro híbrido waxy HC12 (10.570,0 kg grano/ha). Los materiales menos productivos fueron el doble mutante HC4 (7.533,3 kg grano/ha) y el híbrido de alta calidad proteica HC6 (7.246,1 kg/ha).
- El análisis de la varianza detectó fuertes diferencias de rendimiento debidas al genotipo entre las líneas CIG así como entre sus híbridos simples HC. También se hallaron discrepancias notorias entre los ambientes de evaluación y una apreciable interacción *genotipo x ambiente* para líneas endogámicas e híbridos simples. En estos últimos resultaron significativas las interacciones de primer orden (*híbrido x localidad* e *híbrido x año*) como la de segundo orden (*híbrido x localidad x año*).
- Las trece líneas CIG utilizadas para desarrollar los híbridos simples HC exhibieron produjeron 3.036,4 a 6.674,7 kg grano/ha situándose entre los puestos 4 a 30 de

rendimiento entre los materiales endocriados ensayados en Llavallol (Provincia de Buenos Aires, Argentina).

- La metodología utilizada en la selección de los materiales endocriados favoreció la obtención de genotipos con rendimiento disímil a partir del mismo material fundacional, como por ejemplo los pares de líneas CIG7-CIG10, CIG5-CIG8 y CIG8-CIG13.
- En los híbridos simples se detectó un muy alto grado de heterosis, similar o superior al hallado por otros autores (Navarro y Borrego, 1993; Gutiérrez del Río *et al.*, 2002; de la Cruz Lázaro *et al.*, 2007). El efecto de la heterosis multiplicó hasta en cuatro veces el rendimiento del progenitor menos productivo del cruzamiento y ocho de las doce cruzas HC mostraron una *heterobeltiosis* superior al 100,0%. Los genotipos *waxy* HC1 y HC12, junto al doble mutante HC2, expresaron el mayor efecto heterótico y por ello podrían ser utilizados para obtener híbridos de tres o cuatro vías. Las líneas parentales CIG7 y CIG28 contribuyeron fuertemente al rendimiento de las cruzas simples más heteróticas.
- Los niveles más bajos de heterosis se presentaron en cruzas simples como HC5 y HC9 desarrollados a partir de líneas de alto rendimiento.
- Los híbridos HC2 y HC12 obtenidos mediante la cruce de líneas parentales derivadas de la misma población fundacional alcanzaron niveles de LP-heterosis y *heterobeltiosis* similares o superiores a los expresados por cruzas simples HC derivadas de líneas no emparentadas entre sí.
- Los estudios revelaron que en la herencia del rendimiento y sus componentes prevalece una acción génica de sobredominancia. Asimismo, el análisis de los datos de rendimiento correspondientes a pares de híbridos recíprocos (*HC5-HC9*, *HC10-HC11* y *HC3-HC7*) no permite inferir la existencia de influencia citoplasmática en la transmisión del carácter.
- Las líneas CIG1, CIG16 y CIG33 exhibieron altos rendimientos pero también resultaron estables en el sentido biológico debido a sus reducidos coeficientes de variación ambiental. En cambio, el análisis multivariado (AMMI) reveló que los genotipos CIG6, CIG7, CIG24, CIG28, CIG29 y CIG30 tienen la menor interacción con el ambiente y por lo tanto su rendimiento es más predecible. Asimismo, el análisis multivariado demostró que los ambientes L4 y L5 aportaron la máxima contribución para explicar los patrones de la interacción *genotipo x ambiente* de los materiales de endocria prolongada.

- A pesar de la escasa coincidencia de los métodos de aproximación paramétrica para clasificar la estabilidad de los genotipos en virtud de su rendimiento, la mayoría de ellos coincidieron en identificar a los híbridos HC1, HC3 y HC4 como los más estables.
- El modelo AMMI1 permitió identificar a HC2, HC3, HC9, HC10 y HC12 como materiales bien adaptados a la localidad de Esperanza pero también a los ambientes C3 y C5. El resto de los híbridos mostró preferencia por las localidades de Llavallol y Pergamino así como por el ambiente C4.
- Por sus puntuaciones absolutas sobre el IPCA1, el modelo AMMI señala a los híbridos HC1, HC6, HC9 y HC12 como los de mayor estabilidad. Los híbridos HC1 y HC9 también fueron clasificados como de alta estabilidad de rendimiento mediante el coeficiente de regresión de Finlay y Wilkinson (b_i) interpretado en sentido agronómico y la ecovalencia (W) propuesta por Wricke.
- La localidad de Esperanza (Provincia de Sta. Fe, Argentina) aparece asociada a los rindes más bajos y, a su vez, los ambientes vinculados con ella y con Pergamino (Provincia de Buenos Aires, Argentina) fueron los que más contribuyeron a la IGA.
- El análisis de regresión por sitio SREG-GEE permitió identificar dos mega-ambientes, de los cuales sólo el que contiene a L3, L4, L5, C4, P3 y P4 resultó favorable para los materiales analizados.

Capítulo 8

USO POTENCIAL DE LOS HÍBRIDOS HC EN APLICACIONES INDUSTRIALES



8.1 DESARROLLO DE UNA EMULSIÓN BIOPLÁSTICA PARA LA INDUSTRIA COSMÉTICA A PARTIR DEL ALMIDÓN DEL HÍBRIDO WAXY HC1

El efecto de una nueva emulsión bioplástica que reúne al fosfato tricálcico con el colágeno fue estudiado a través del análisis comparativo de tres glucopolisacáridos diferentes aislados y purificados a partir de fuentes naturales. Su aplicación en fórmulas cosméticas, así como el estudio de los efectos funcionales sobre la piel, constituye una alternativa importante para la industria cosmética..

El colágeno cumple una función importante en la piel, ya que está relacionado con la higroscopicidad y la capacidad de retener agua para proteger el *stratum corneum*. La asociación con calcio provee un nuevo ingrediente activo para ser incluido en los cosméticos con la finalidad de prevenir y tratar la piel seca o áspera.

El almidón fue empleado como matriz para obtener una emulsión bioplástica dentro de la cual se promovió la asociación de polímeros, como el colágeno y el mismo almidón, al calcio en la cual las fuerzas intermoleculares producen la unión o agrupamiento de los componentes.

Las micro-emulsiones incluyen dos fases (orgánica e inorgánica) que desarrolladas en adecuadas condiciones de temperatura y pH impiden la desnaturalización de los componentes orgánicos. La fase inorgánica consiste de una hidroxiapatita natural elaborada en el laboratorio que contiene β - trifosfato de calcio dispersado en solución acuosa de albúmina (fase gelificante). Se obtuvo un gel con una temperatura de sinterización de 1350° C y el producto obtenido se molió a un tamaño de partícula menor

a 10 μm . La fase orgánica consiste de una cadena de péptidos con peso molecular aproximado de 3000 Da a partir de hidrolizados de colágeno Tipo I ($1\alpha 1$ I, $2\alpha 2$ I) solubilizados en condiciones de desionización. Los glucopolisacáridos fueron obtenidos a partir de un maíz *waxy* no transgénico (almidón del híbrido HC1), otro híbrido de maíz dentado con almidón convencional y una variedad de poroto. Los glucopolisacáridos fueron purificados e identificados mediante cromatografía de permeación en gel (Biogel P6, 100-200 mesh, Amersham Biotech.) antes de analizar sus características estructurales como grado de polimerización (DP_n), longitud de cadenas y su distribución, así como la longitud de onda de máxima absorción, utilizando un espectrofotómetro Shimadzu UV-Vis. La emulsión se obtuvo utilizando un medio acuoso preservado, colágeno, glucopolisacáridos y calcio sometidos a un proceso de homogeneización con un equipo Brown.

La microemulsión 1 (M1), obtenida a partir de una mezcla de pequeños α -D Glucanos constituidos por unidades de glucosa ligadas entre sí mediante uniones α -D-(1,4) y α -D-(1,6) con PM aprox. 360-1800 aislados de una variedad de maíz dentado. Su concentración en la emulsión fue de 15%. La microemulsión 2 (M2) consiste en una mezcla de α -D Glucanos de cadena lineal con unidades de glucosa unidas entre sí mediante uniones glucosídicas α -D-(1,4) y PM aprox. 6000-8000, aislados de una variedad de poroto, y en una concentración dentro de la emulsión del 20%. La microemulsión 3 (M3) fue obtenida utilizando el almidón aislado del híbrido HC1 de tipo *waxy* y por lo tanto consiste en una mezcla de α -D Glucanos de estructura ramificada con residuos poliglucosídicos ligados por uniones α -D-(1,4) y α -D-(1,6) con PM superiores a 10000.

Estos estudios fueron realizados de acuerdo a la normativa de Buenas Prácticas Clínicas y Declaración de Helsinki (1964) con sus agregados Tokyo (1975), Venecia (1983), Hong Kong (1989), Seoul (2008) y el Manual de Procedimientos del Laboratorio CLAIM con el cual el GIB (Grupo de Ingeniería Bioquímica, Facultad de Ingeniería, Universidad de Buenos Aires) mantiene un convenio que posibilitó la realización de estos trabajos. Se obtuvo un consentimiento por escrito de cada sujeto participante del estudio. A cada sujeto se le proveyó una copia del acuerdo. Las microemulsiones fueron ensayadas sobre la piel de 15 mujeres saludables con edades comprendidas entre 20 a 65 años.

Estos estudios involucran los efectos a corto plazo de los materiales ensayados y su interacción con la superficie de la piel. En las pruebas a corto plazo, los panelistas fueron

examinados durante un día luego de la aplicación del producto por parte de un técnico debidamente entrenado. Al comienzo del estudio, previo a la aplicación del producto, se tomaron mediciones clínicas e instrumentales básicas para cada característica de la piel. Actualmente, se utilizan cuatro parámetros para evaluar mejoras en la condición de la piel. La firmeza de la piel se midió *in vivo* con un cutómetro y se tomaron imágenes de la superficie de la piel (profilometría). También se evaluó la aspereza empleando un Visioscan CV98 y SELS 2000 (Courage y Khazaka, Alemania), así como también se realizaron mediciones de pH de la superficie de la piel y conductividad superficial que aportaron información sobre el contenido de agua en el *stratum corneum*.

Los resultados obtenidos a través de estos estudios permiten concluir que la microemulsión M3 obtenida a partir del almidón del híbrido *waxy* HC1 resultó ser la más beneficiosa ya que incrementó la firmeza de la piel en un 50%, redujo la aspereza en un 40% (6-12% más que M1 y M2 respectivamente). Asimismo, la microemulsión M3 redujo la aspereza en un 44% (7-15% más que las microemulsiones M2 y M1 respectivamente). Las microemulsiones M1 y M3, obtenidas a partir de almidón de maíz, mejoraron la hidratación de la piel en el orden del 62% (12% más que M2). Los resultados indican una clara superioridad de la microemulsión M3 obtenida a partir de almidón del híbrido *waxy* HC1. También puede afirmarse que las formulaciones ensayadas constituyen productos cosméticos efectivos para mantener y asegurar el bienestar de la piel. Por otra parte, una emulsión bioplástica que fusione el calcio al colágeno es una alternativa interesante para la industria cosmética.

8.2 USO POTENCIAL DE LOS HÍBRIDOS HC PARA PRODUCIR BIOCOMBUSTIBLE

El aumento de la temperatura global junto al agotamiento de las fuentes de petróleo promueve el desarrollo de combustibles renovables y respetuosos con el medio ambiente. Actualmente existe un gran interés en los biocombustibles de origen vegetal= etanol y biodiesel. El etanol (EtOH) puede emplearse de distintas maneras= a. *mezclarse con las naftas en una proporción del 5,7% a 10,0%* (alconafta o gasohol); b. *fabricación de de Etil-tri-Butil-Eter ETBE que es un aditivo suplementario de las naftas que aumenta el nivel de octanaje*; c. *directamente como combustible alternativo mediante la fórmula E-85 que contiene 85% de etanol y 15% de nafta* (Vergagni, 2004).

El EtOH fue utilizado por primera vez como combustible de lámparas a mediados del siglo XIX en EE.UU. y ya en la última década de la misma centuria se analizaba su uso para el

funcionamiento de los motores recientemente creados por Louis Renault, Armand Peugeot, Herbert Austin y Karl Benz. El conocido auto Ford modelo T poseía un carburador que le permitía funcionar con gasolina o etanol producido en las granjas ya que la visión de su creador (Henry Ford) consistía en construir un vehículo apto para las familias trabajadoras y movilizadas por un combustible que potenciara la economía de las granjas rurales (Bothast y Schlicher, 2005). Iniciado el siglo XX, durante la década de 1920, la Standard Oil Company comercializaba en Baltimore una nafta que contenía 25% de etanol y que denominaban gasohol (Vergagni, 2004).

En la actualidad, más del 60% de la producción global de EtOH se deriva de la caña de azúcar y Brasil es el principal productor. Los cereales (maíz, trigo, sorgo, cebada) generan en conjunto el 32% de la producción mundial y el resto proviene de la fermentación de la madera, residuos forestales, alimentos, basura, papel y plásticos.

El gran valor del grano de maíz para la producción de etanol reside en su elevado contenido de carbohidratos, particularmente almidón que puede ser fácilmente procesado para obtener azúcares simples (*sacarificación*) que sirven de sustrato a levaduras o enzimas productoras de etanol (*fermentación*). El grano de maíz puede ser procesado por vía de la molienda húmeda o de la molienda seca con el propósito de su conversión en etanol y co-productos de alto valor alimentario y energético destinados a la nutrición animal.

En Argentina, el 19 de Abril de 2006 se sancionó la Ley 26.093 de Régimen de Regulación y Promoción para la Producción y Uso Sustentable de Biocombustibles, que establece que a partir del 1 de Enero de 2010 todo combustible líquido caracterizado como nafta deberá ser mezclado con la especie de biocombustible denominado bioetanol, en un porcentaje del cinco por ciento (5%) como mínimo de este último, medido sobre la cantidad total del producto final. El cumplimiento de la Ley implica que deberán producirse unos 700 millones de biodiesel y 250 millones de etanol. Sin embargo, hacia fines de 2010 la Ley se cumple de modo parcial debido a que el único bioetanol disponible proviene de los cultivos de caña de azúcar del Norte del país y el volumen producido no alcanza a satisfacer la demanda.

La predicción del rendimiento de etanol a partir de la cantidad de almidón presente en el grano tiene límites, ya que el cálculo se sustenta en dos presunciones cuestionables= 1) todo el almidón del grano está igualmente disponible para el proceso fermentativo; y 2) el grano de maíz cumple la única función de abastecer almidón sin alterar la fermentación

(Haefele, 2004). En la práctica, el contenido de almidón *per se* no resulta predictivo del grado de fermentación o rendimiento de etanol y la clave de la calidad del grano de maíz para producir etanol reside en su contenido de almidón extraíble (%ES) que depende del genotipo, del ambiente en el que crecen las plantas, del proceso de secado y también de la tecnología aplicada (Singh *et al.*, 1997; Paulsen *et al.*, 2003).

Aunque el modo en que se extrajo el almidón en laboratorio, combinando técnicas de aislamiento, purificación, hidrólisis y cuantificación (Dubois *et al.*, 1956; Curá y Krisman, 1990; Bayé *et al.*, 2006; Corcuera *et al.*, 2007), no representó una simulación del procedimiento industrial rutinario, la cantidad obtenida resultó similar a la que en promedio extraen las plantas de molienda húmeda de Argentina (56,2% s.b.h o 67,0% s.b.s) (Vergagni, 2004; Ingaramo, 2005; Álvarez, 2006) (ver Tablas 8.110 y 8.111). En consecuencia, los resultados pueden ser utilizados para calcular el rendimiento teórico de etanol ($Lt EtOH/tn\ grano$) de cada una de las cruza simples de calidad diferenciada evaluadas a campo y en laboratorio.

Los cálculos de conversión del almidón en etanol se realizaron asumiendo que la hidrólisis y fermentación se realiza con una eficiencia del 100%, aunque en la práctica varios factores, entre ellos, la hidrólisis incompleta del almidón, el consumo de glucosa para el crecimiento de la levadura y la producción inevitable de co-productos durante la fermentación alcohólica, tienen influencia sobre la eficiencia de conversión que usualmente es del 90-95% (Thomas e Ingledew, 1990). En teoría, 1 g de almidón produce 1,1 g de glucosa y 1 mol de ésta se convierte en 2 moles de etanol + 2 moles de CO₂. En consecuencia, 100 g de almidón producen 56,73 g de etanol (=69,61 ml EtOH) (Widstrom *et al.*, 1987; Gulati *et al.*, 1996; Srichuwong *et al.*, 2010). Sin embargo, en el proceso industrial las levaduras no fermentan únicamente a la glucosa hidrolizada a partir del almidón, sino también a otros azúcares fermentables (*fructosa, maltosa y sacarosa*) que están presentes en el grano antes de la molienda y también aquellos probablemente liberados a partir de polisacáridos no almidonosos durante la trituración del grano (Zhao *et al.*, 2009)

Tabla 8.102: Productividad de grano, % almidón extraíble y rendimiento potencial de etanol de los híbridos simples HC por vía de la molienda seca.

HC	Tipo	Textura	Rinde L3 ¹	%ES ²	Lt EtOH/ha	LtEtOH/tn	Gal EtOH/Bu ³	Rango ⁴	Rango ⁵
1	<i>Waxy</i>	<i>blanda</i>	11169,0	62,8	4882,4	437,1	2,94	2	5
2	<i>DR</i>	<i>blanda</i>	10146,0	63,5	4484,6	442,0	2,97	5	1
3	<i>DR</i>	<i>blanda</i>	9130,0	62,0	3940,2	431,6	2,90	9	7
4	<i>DR</i>	<i>blanda</i>	7436,0	61,8	3198,8	430,2	2,89	12	8
5	<i>CP</i>	<i>harinoso</i>	7856,0	62,8	3434,1	437,1	2,94	11	5
6	<i>CP</i>	<i>semivítreo</i>	10046,0	61,8	4321,5	430,2	2,89	6	8
7	<i>DR</i>	<i>blanda</i>	10453,0	63,1	4591,2	439,2	2,95	3	2
8	<i>DR</i>	<i>blanda</i>	9280,0	62,9	4063,1	437,8	2,94	8	4
9	<i>CP</i>	<i>semivítreo</i>	8230,0	63,0	3609,1	438,5	2,95	10	3
10	<i>DR</i>	<i>blanda</i>	10439,0	62,0	4505,1	431,6	2,90	4	7
11	<i>DR</i>	<i>blanda</i>	9631,0	62,3	4176,5	433,7	2,91	7	6
12	<i>Waxy</i>	<i>blanda</i>	11175,0	62,8	4885,0	437,1	2,94	1	5

¹= rendimiento expresado en Kg grano/ha obtenido en Llavallol durante 2004/05; ²= porcentaje de almidón extraíble en el grano (s.b.s); ³= 1 galon/bushel (3,78 lt/25,4 kg maíz); ⁴= rango según producción de EtOH por superficie; ⁵= rango según producción de EtOH por tonelada de grano.

En la Tabla 8.102 se presenta el rendimiento expresado en Kg. grano/ha y la cantidad de almidón extraíble (%ES) junto al rendimiento teórico de etanol de cada híbrido a través de la molienda seca. La proporción de ES resultó similar a la observada por otros autores en la mayoría de las variedades de maíz (Laughnan, 1953; Martínez *et al.*, 1996; Paulsen *et al.*, 2003; Patzek, 2006; Srichuwong *et al.*, 2010). El rendimiento de etanol es directamente proporcional al nivel de extracción de almidón alcanzado en cada genotipo y a la productividad de cada uno de ellos. La mayor producción teórica de etanol por vía seca por unidad de superficie (Kg. o Lt. EtOH/ha) corresponde a los híbridos *waxy* HC1 y HC12 que fueron los más productivos en los ensayos de campo conducidos durante tres años en Llavallol (Pcia. Bs. As.) y otras localidades. Por el contrario, materiales menos rendidores como H4 y HC5, aunque con un contenido similar de almidón extraíble, presentan menor rendimiento teórico de etanol. Cuando se considera la producción de etanol por cada tonelada de grano producida, los mejores híbridos son HC2, HC7 y HC9.

Tabla 8.103: Productividad de grano, % almidón extraíble y rendimiento potencial de etanol de los híbridos simples HC por vía de la molienda húmeda.

HC	Tipo	Textura	Rinde L3 ¹	%ES ²	Lt EtOH/ha	LtEtOH/tn	Gal EtOH/Bu	Rango ³	Rango ⁴
1	Waxy	blanda	11169,0	55,0	4276,0	382,8	2,57	2	5
2	DR	blanda	10146,0	55,6	3926,6	387,0	2,60	5	1
3	DR	blanda	9130,0	54,3	3450,8	378,0	2,54	9	7
4	DR	blanda	7436,0	54,1	2800,2	376,6	2,53	12	8
5	CP	harinoso	7856,0	55,0	3007,6	382,8	2,57	11	5
6	CP	semivítreo	10046,0	54,1	3783,1	376,6	2,53	6	8
7	DR	blanda	10453,0	55,3	4023,7	384,9	2,59	3	2
8	DR	blanda	9280,0	55,1	3559,3	383,5	2,58	8	4
9	CP	semivítreo	8230,0	55,2	3162,2	384,2	2,58	10	3
10	DR	blanda	10439,0	54,3	3945,6	378,0	2,54	4	7
11	DR	blanda	9631,0	54,6	3660,4	380,1	2,55	7	6
12	Waxy	blanda	11175,0	55,0	4278,3	382,8	2,57	1	5

¹= rendimiento expresado en Kg grano/ha obtenido en Llavallol durante 2004/05; ²= porcentaje de almidón extraíble en el grano (s.b.s); ³= rango según producción de EtOH por superficie; ⁴= rango según producción de EtOH por tonelada de grano.

La producción teórica de etanol de cada híbrido simple HC por vía de la molienda húmeda se presenta en la Tabla 8.109. En este caso, se realizó un cálculo conservador considerando que en este proceso el grano es fraccionado en almidón, torta de germen, fibra, *gluten meal*, aceite crudo y otros solubles. En la molienda húmeda, el almidón procede únicamente del endosperma del grano que contiene como máximo el 87,6% del almidón total del grano, por lo que el %ES convertible a etanol queda reducido al rango comprendido entre 54,1-55,6%. La molienda húmeda del maíz produce en promedio 562,5 Kg de almidón/Tn grano (14,5 Kg almidón/*bushel* o fanega; *bushel*= 25,4 Kg) que rinden 372,6 Lt etanol (10,4 lts. EtOH/ *bushel* o fanega) ya que en la práctica la hidrólisis o conversión del almidón tiene una eficiencia del 95,0% (Vergagni, 2004; Bothast y Schlicher, 2005; Patzek, 2006). Cuando se analiza la producción teórica de etanol por unidad de superficie, los híbridos HC12, HC1 y HC7 se destacan por su rendimiento en etanol mientras que los genotipos caracterizados por una menor productividad de granos (HC4 y HC5) aunque con un similar %ES proporcionarían menor cantidad de etanol. Si consideramos el rendimiento de etanol por tonelada de grano, los materiales HC2, HC7 y HC9 sobresalen del resto por su productividad y los genotipos HC4, HC10 y HC3 resultarían ser los menos promisorios de la serie HC en este sentido. Desde el punto de vista del productor agropecuario interesan los materiales de mayor producción de grano por unidad de superficie, pero a la industria de la transformación seguramente le convienen los genotipos con mayor conversión de etanol.

Los resultados incluidos en las Tablas 8.108 y 8.109 indican que la producción de etanol a partir de estos materiales sería 12-14% más elevada si se realizara por vía seca, siendo consistente con los estudios realizados por Vergagni (2004) y Haefele (2004). El mayor rendimiento de etanol que se obtiene en la molienda seca del maíz se debe a que la fermentación se realiza sobre el puré entero y no exclusivamente sobre el almidón extraído del endosperma (Vergagni, 2004).

Independientemente de la tecnología de producción que se utilice, los cálculos basados en el nivel de extracción de almidón en laboratorio y su conversión teórica a etanol permiten identificar a los mismos híbridos como los materiales más promisorios. Al analizar la producción potencial de etanol de la serie de materiales HC puede observarse que los híbridos con mejor desempeño producen un 2,7% más etanol que aquellos menos promisorios y esta diferencia es consistente con los resultados aportados por Haefele *et al.* (2004) y Owens (2005) quienes también encontraron que las variaciones entre genotipos son reducidas en valores absolutos aunque suficientes para generar un impacto importante sobre la ecuación económica del proceso industrial.

Los híbridos simples HC, *-excepto los de alta calidad proteica (CP)-*, tienen almidón *waxy* constituyendo una ventaja comparativa para la producción de EtOH porque la eficiencia de conversión en alcohol mejora al disminuir el contenido de amilosa (Owens, 2005; Wu *et al.*, 2006). Otros estudios realizados en trigos *waxy* también demuestran que la eficiencia de conversión del almidón en etanol de este tipo de materiales es hasta un 5% mayor que la observada en trigos duros o blandos (Zhao *et al.*, 2009). Los gránulos de almidón gelatinizados de los trigos *waxy* son más susceptibles a la ruptura durante la licuefacción por lo que las moléculas de almidón están más expuestas y accesibles a la α -amilasa y los picos de viscosidad son menores. De esta forma, la industria de la molienda seca podría incrementar el contenido de sólidos del puré, disminuir las dosis de α -amilasa o reducir los requerimientos de energía de los sistemas de agitación cuando se utilizan materiales *waxy* como materia prima (Zhao *et al.*, 2009). Por su parte, Martínez *et al.* (1996) observaron que los maíces de alta calidad proteica rinden una mayor cantidad de ES que los materiales convencionales con la ventaja de que su gluten es altamente energético y rico en aminoácidos esenciales, por lo que los co-productos de la molienda (*gluten-meal, DDG, DDGS*) resultan un alimento excelente para cerdos, aves de corral y bovinos. Además, Wu (1989) sugirió que los productos de fermentación de los maíces de alta calidad proteica procesados por vía seca pueden ser utilizados en nutrición humana y que el maíz *waxy* produce mayor cantidad de DDGS (*Distillers Dried Grains With Solubles*) que el maíz dentado.

En el mercado internacional existen actualmente híbridos de maíz con alto contenido de fermentables (HTF=*High Total Fermentables*, *Pioneer Hi-Bred Int. Inc.* o HFC= *Processor Preferred High Fermentable Corn*, *Monsanto Co.*) que permiten a las plantas de molienda seca obtener mayores rendimientos de etanol y una mejora potencial de la rentabilidad. La información publicada por Monsanto Co. indica que para que un material genético sea considerado HTF debe producir al menos 3918 Lt EtOH/ha (=420 galones/acre) y tener un rendimiento mínimo de 9407,4 kg grano/ha (=150 bushels grano/acre). Por lo tanto, al considerar esta información junto a los resultados presentados en la Tabla 8.110 pueden considerarse a los híbridos simples HC1, HC2, HC6, HC7, HC10, HC11 y HC12 como de alto contenido en fermentables o HFC y su índice potencial de conversión de etanol de hasta 442 litros/tn grano prácticamente alcanza al valor máximo de 450 lt/tn grano indicado por MAIZAR (*Fuente= Boletín MAIZAR*, 3 Enero de 2000).

CONCLUSIONES

Los estudios realizados en el contexto de esta Tesis tuvieron como objetivo evaluar la calidad química del grano de maíz, caracteres morfológicos y fisiológicos de importancia agronómica, así como su interacción con el medio ambiente a través de ensayos de campo conducidos en diversas localidades durante varios años. Las determinaciones de campo y laboratorio se realizaron sobre veintiocho nuevas líneas endogámicas de maíz y doce híbridos simples derivados de ellas, así como en los materiales utilizados como testigos. Mediante el empleo de mejora genética convencional asistida por selección en laboratorio empleando técnicas rápidas y de alta precisión fue posible desarrollar materiales con alta calidad de grano y características agronómicas favorables. Las principales conclusiones de este trabajo fueron las siguientes:

1. Las nuevas líneas endogámicas CIG e híbridos HC se caracterizan por su moderna arquitectura de planta asociada a una alta productividad. El número de espigas productivas registrado en la mitad de los híbridos simples HC es similar al observado en los mejores materiales comerciales existentes en Argentina.
2. Los materiales endocriados y las cruza simples derivadas de ellos exhiben un marcado nivel de precocidad a floración femenina. Aproximadamente el 70% de las líneas CIG y el 50% de los híbridos HC alcanzan la emergencia de estigmas tras acumular hasta 680,0 grados-día y por ello pueden clasificarse como *ultra precoces* y *muy precoces* (clases FAO 100 y 200). El resto de los materiales necesita acumular una suma térmica superior para alcanzar la misma fase fenológica y son catalogados como *precoces* y *semi precoces* (clase FAO 300-400). La dominancia del progenitor más precoz del cruzamiento es el sello que caracteriza el mecanismo de herencia de la longitud del ciclo hasta la fase de floración femenina.
3. La mitad de las nuevas líneas endogámicas CIG produce granos con 5,7% a 6,2% de aceite, destacando los genotipos CIG5, CIG18, CIG20 y CIG26 que son materiales de alto contenido en aceite (HOC). Por su parte, el 42,0% de los híbridos HC produce granos con un 6,0% de aceite, por lo que también se los debe clasificar como HOC. La mayoría de las líneas CIG produce granos con al menos un 11,0% de proteínas, pero los genotipos CIG8 y CIG21 sobresalen por alcanzar valores de 12,9% y 13,3%, respectivamente. Las cruza simples HC producen granos con 10,7% a 12,2% de proteína y entre ellas se destacan HC6 y HC8. El contenido proteico de los granos de los híbridos HC supera hasta en un 28% al de los maíces cultivados comercialmente

en Argentina. El análisis de infrarrojo cercano también reveló que los granos de las líneas CIG e híbridos HC tienen un nivel de carbohidratos que varía entre 68,0% a 72,9%. Los resultados del análisis de la varianza permiten concluir que la mayor proporción de la variación total observada para el contenido de aceite y de almidón se debió al efecto del genotipo. Contrariamente, el mayor porcentaje de la variación en el contenido proteico de los granos se debió al componente ambiental y la interacción genotipo x año.

4. El contenido de los cuatro ácidos grasos básicos representó en promedio el 95,1% y 96,6% de los ácidos grasos totales de las líneas CIG e híbridos simples HC, respectivamente. A su vez, el perfil de ácidos grasos de los materiales resultó similar al indicado para la especie en la bibliografía especializada. Sin embargo, dieciocho de las nuevas líneas CIG y ocho cruza simples HC poseen niveles relativamente altos de ácido oleico ($\Omega 9$). Los resultados de RP-HPLC demostraron que las líneas CIG e híbridos HC homocigotos recesivos para el gen *opaco-2* y sus variantes alélicas, así como los dobles mutantes *wxo2*, poseen en su endosperma un contenido de lisina y triptófano que duplica e incluso triplica al de los materiales convencionales. En esos materiales se detectaron hasta 4,6 mg lisina/100 mg proteína y 1,3 mg triptófano/100 mg proteína. El índice de calidad (**IC**) que representa la proporción de triptófano a proteína presente en la muestra revela que la cruza simple HC7 tiene las proteínas de mayor calidad seguida en orden decreciente por HC10, HC4, HC2, HC3, HC8, HC9 y HC6. El almidón puro de las líneas CIG y cruza simples HC con endosperma recesivo no funcional para el gen *waxy* tiene un 97,5 a 100,0% de amilopectina. En algunos de estos materiales se observó que el polisacárido reacciona con el reactivo de Krisman dando un color violeta claro u orquídea que sugiere la presencia de hasta tres dosis del alelo *wx^a*.
5. Los granos de todas las cruza simples, excepto HC1 y HC12, se caracterizan por tener proteínas de alta calidad que superan entre 1,4 a 2,7% al contenido medio estimado para los híbridos cultivados en la actualidad en Argentina. Los híbridos HC2, HC3 y HC4 además poseen almidón enteramente o casi totalmente constituido por amilopectina. Los híbridos HC7 y HC8 sobresalen del resto porque tienen 5,6 a 6,0% de aceite con 36,1 a 39,0% de ácido oleico, un 11,8 a 12,2% de proteínas de calidad y un almidón casi o enteramente constituido por amilopectina. Las cruza simples HC, en particular HC6, HC7 y HC8, podrían presentar ventajas en alimentación de aves, cerdos y ganado lechero. Los maíces con alto contenido de aceite y proteínas de calidad son una excelente alternativa para la cría animal debido a su aporte calórico y

nutricional. Los híbridos con almidón modificado, aunque también pueden ser utilizados en la cría de ganado vacuno, tienen mayor valor como materia prima para la industria alimenticia, cosmética, de biopolímeros y producción de etanol, entre otras aplicaciones.

6. Los ensayos conducidos en Llavallol permitieron determinar que el rendimiento medio de la mayoría de las nuevas líneas CIG supera el umbral mínimo de producción que cualquier material endocriado de maíz debe alcanzar para poder ser utilizado en la producción comercial de semilla de híbridos simples. Algunas líneas superaron el rendimiento de los testigos hasta en un 40,1%. La media general del ensayo multiambiental de híbridos simples HC fue de 9.330,0 Kg. grano/ha, valor que revela que estos materiales superaron el rendimiento medio alcanzado en Argentina por los materiales comerciales de gran cultivo. Entre estas cruzas simples se destaca HC1 debido a su mayor productividad que alcanzó una media de 11.137,1 Kg. grano/ha a través de doce ambientes. Este híbrido así como HC2 y HC12 presentaron el mayor efecto heterótico ya que su producción de grano superó hasta en cuatro veces el rendimiento del progenitor menos productivo del cruzamiento. Las líneas parentales CIG28 y CIG7, que ocupan los puestos 20 y 30 de la clasificación de rendimientos, han contribuido fuertemente al rendimiento de las cruzas simples más heteróticas. En la herencia del rendimiento predominó un tipo de acción génica no aditiva prevaleciendo un efecto genético de superdominancia sin influencia citoplasmática.
7. La mayoría de los estadísticos paramétricos identificaron a los híbridos simples HC2, HC5, HC8, HC10 y HC11 como los más estables con relación a su ciclo a floración femenina. A su vez, los últimos tres expresaron un comportamiento similar en todos los ambientes de evaluación y por lo tanto tienen buena adaptación general. En cambio, el análisis multivariado (AMMI 1) indicó que HC6, HC7 y HC9 tenían un comportamiento más consistente. Además, el análisis de regresión por sitio identificó a HC5 como el híbrido de mayor ciclo y requerimiento térmico a floración femenina y a HC8 como el genotipo más precoz a través de los ambientes del ensayo. Este modelo también reveló que las tres localidades situadas en la provincia de Buenos Aires influyeron de forma similar sobre el comportamiento genotípico relativo y conforman un mismo grupo ambiental o mega-ambiente bien diferenciado de los ambientes propios de la localidad de Esperanza (Pcia. de Sta. Fe).
8. La mayoría de los métodos paramétricos coincidieron en identificar a los híbridos HC1, HC3 y HC4 como los de rendimiento más consistente a través de los ambientes de ensayo. En cambio, el análisis multivariado permitió reconocer a los materiales HC1,

HC6, HC9 y HC12 como los más estables. Además, debido a su excelente rendimiento, los genotipos HC1 y HC12 pueden ser considerados como de adaptación amplia a los ambientes de ensayo.

9. La precocidad de los híbridos HC favorecería su cultivo a gran escala en zonas de veranos cortos y otoños húmedos de la República Argentina. Estos materiales podrían ser recomendados para siembras tardías de las Zonas Pampeana Norte, Pampeana Oeste y Pampeana Sur que tienen un periodo libre de heladas más corto que el resto del área maicera argentina. Entre los híbridos HC, aquéllos que producen almidón modificado pueden ser clasificados como de alto contenido en fermentables o HFC y resultan ideales para la industria de los biocombustibles. La utilización de los granos de estos maíces especiales, con valor agregado, redundará en un mayor beneficio económico en toda la cadena de transformación.

BIBLIOGRAFÍA

Bibliografía

- Abadie T., S. Ceretta. 1997. Exploring crop adaptation through the study of multi-environmental trials (METS). Proc. of Third South American Oats Congress pp. 35-40, INIA, La Estanzuela, Uruguay.
- Acosta H.A., H.S. Villada, G.A. Torres, J.A. Ramírez. 2006. Morfología superficial de almidones termoplásticos agrio de yuca y nativo de papa por microscopía óptica y de fuerza atómica. *Información Tecnológica* vol. 17(3): 63-70.
- Adams M.W. 1967. Basis of yield compensation in crop plants with special reference to maize. *Crop Sci.* 7:505-510.
- Adams M.H., S.E. Watkins, A.L. Waldroup, P.W. Waldroup. 1994. Utilization of high-oil corn in diets for broiler chickens. *J. Appl. Poultry Res.* vol. 3: 146.156.
- Aguiluz A. 1998. Evaluación de híbridos de maíz (*Zea mays* L.) de grano blanco y amarillo en ambientes de Centro América, Panamá y el Caribe en 1996. *Agronomía Mesoamericana* vol (9): 28-37.
- Agrawal P.K., B.D. Agarwal, P. Venkat Raom, J. Singh. 1998. Seed multiplication, conditioning, and storage. En: M.L. Morris (Ed.) *Maize seed industries in developing countries*, 1st ed., pp. 103-124, Lynne Rienner Publishers, Boulder, CO, USA. ISBN 1555877907.
- Ahmadi M., W.J. Wiebold, J.E. Beuerlein, D.S. Eckert, J. Schoper. 1993. Agronomic practices that affect kernel characteristics. *Agron. J.*85:615-619.
- Ajala S.O. 1992. Combining ability for maturity and agronomic traits in some tropical maize (*Zea mays* L.) populations. *Tropical Agriculture* 60:29-34.
- Alberts M.J.A. 2004. A Comparison of Statistical methods to describe Genotype x Environment Interaction and Yield Stability in Multi-location Maize Trials. Tesis (*Magister Scientiae Agriculturae*), Fac. of Agriculture, Department of Plant Sciences (Plant Breeding), University of the Free State, Bloemfontein, South Africa, 100 págs.
- Aldrich S.R., W.O. Scott, E.R. Leng. 1975. *Modern corn production*, 2nd ed., A & L Publications, Champaign, IL, USA.
- Alejos G., P. Monasterio, R. Rea. 2006. Análisis de la interacción genotipo-ambiente para rendimiento de maíz en la región maicera del estado Yaracuy, Venezuela. *Agronomía Trop.* 56(3): 369-384.
- Alexander D.E., R.J. Lambert. 1968. Relationship of kernel oil content to yield in maize. *Crop Sci.* 8: 273-274.
- Alexander D.E. 1988. Breeding special nutritional and industrial types. En: G.F. Sprague & J.W. Dudley (Eds.) *Corn and corn improvement*, 3ra. ed., pp. 869-880, American Society of Agronomy Inc., Madison, WI, USA.
- Allard R.W. 1960. *Principles of Plant Breeding*. John Willey & Sons Inc., New York
- Allison J.C.S., T.B. Daynard. 1979. Effect of change in time of flowering induced by altering photoperiod or temperature on atributes related to yield in maize. *Crop Sci.* 19:1-4.

Bibliografía

- Alvarez A. 2006. Aplicaciones del maíz en la tecnología alimentaria y otras industrias. *En: Maíz y Nutrición. Informe sobre los usos y las propiedades nutricionales del maíz para la alimentación humana y animal*, Recopilación de ILSI Argentina. Serie de Informes Especiales, volumen II, pp. 9-13, Octubre de 2006.
- Alvis A., C.A. Vélez, H.S. Villada, M. Rada-Mendoza. 2008. Análisis físico-químico y morfológico de almidones de ñame, yuca y papa y determinación de la viscosidad de las pastas. *Información Tecnológica* vol. 19(1): 19-28.
- Anderson E.G., H.C. Cutler. 1942. Races of *Zea mays*: Their recognition and classification. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 29: 69-89.
- Anderson E.G. 1945. What is *Zea mays*?. A report in progress. *Chrom. Bot.* 9: 88-92.
- Andrade F.H. 1991. Rendimiento potencial de maíz en Balcarce. Efecto de la radiación y de la temperatura. Actas del Simposio Internacional de Alta Producción de Maíz, pp: 59-68, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Pcia. Bs. As., Argentina.
- _____. 1995. Analysis of growth and yield of maize sunflower and soybean grown at Balcarce, Argentina. *Field Crops Research* 41: 1-12.
- _____, A. Cirilo, S. Uhart, M. Otegui. 1996 *Ecofisiología del Cultivo de Maíz*, 1ra. Edición, Dekalb Press, Balcarce (Buenos Aires), ISBN 987-96163-0-8.
- _____, C. Vega, S. Uehart, A. Cirilo, M. Cantarero, O. Valentinuz. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Sci.* 39:453-459.
- _____, V. Sadras (Eds.). 2000. *Bases para el Manejo del Maíz, el Girasol y la Soja*, Editorial Médica Panamericana, Bs. As, ISBN 987-521-016-1, 443 págs.
- _____, L. Echarte, R. Rizzalli, A. Della Maggiora, M. Casanovas. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Sci.* 42:1173-1179.
- Andres J.M., P.C. Bascialli. 1941. Caracteres hereditarios aislados en maíces cultivados en la Argentina. *Inst. de Genética, Univ. de Buenos Aires, Fac. Agr. Vet.* I: 3-26.
- _____. 1944. Notas sobre genética del maíz. I. Endosperma ceroso en maíces argentinos. *Inst. de Genética, Univ. de Buenos Aires, Fac. Agr. Vet.* II: 115-121.
- Andrus, C.F., G.W. Bohn. 1967. Cantaloupe breeding: Shifts in populations means and variability under mass selection. *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.* 90: 209-22.
- Annicchiarico P. 2002. *Genotype x Environment Interaction*. Challenge And Opportunities for Plant Breeding and Cultivar Recommendations. Food And Agriculture Organization of the United Nations. ISBN 92-5-104870-3.
Disponible en= <http://www.fao.org/DOCREP/005/Y4391E/y4391e00.htm#Contents>
- A.O.A.C. International. 2000. Official methods of analysis of A.O.A.C., 17th edition, W. Horwitz (Ed.), 2 volúmenes, 2200 págs., ISBN 0-935584-67-6.
- Arnold C. 1959. The Determination and Significance Of the Base Temperature in a linear unit system. *Proc. of the Amer. Soc. for Hort. Sci.* 74: 430-445.

Bibliografía

- Aspiazu C. 1971. Pronóstico de fases en cultivos de maíz dentado mediante suma de temperaturas. *Rev. Fac. Agron. y Vet.*, Buenos Aires, 19 (1-2): 61-69.
- _____, R.H. Shaw. 1972. Comparison of several methods of growing degree-unit calculations for corn (*Zea mays* L.). *Journal of Science* vol. 46 (4): 435-442.
- Aulicino M.B., M.J. Arturi, C.A. Naranjo. 1997 Efectos génicos que controlan la precocidad en maíces duros. *Revista de la Facultad de Agronomía*, La Plata 102(2): 137-145.
- Avila G., A.G. Brandolini. 1990. I mais boliviani. Documento per la Cooperazione allo sviluppo, Istituto Agronomico per l'oltremare, Firenze, Italia.
- Axtell J.D. 1981. Breeding for improved nutritional quality. En: K.J. Frey (Ed.) *Plant Breeding II*, pp. 365-432, The Iowa State Univ. Pres, Ames, IO, USA.
- Azcona J., M. Schang, O. Cortamira. 2001. Caracterización nutricional del maíz de alto valor. En: Informe de la Reunión Renessen, Pilar, Buenos Aires, Argentina.
- Azevedo R.A., C. Damerval, J. Landry, P.J. Lea, C.M. Bellato, L.W. Meinhardt, M. Le Guilloux, S. Delhay, A.A. Toro, S.A. Gaziola, B.D.A. Berdejo. 2003. Regulation of maize lysine metabolism and endosperm protein synthesis by opaque and floury mutations. *Eur. J. Biochem.* 270:4898-4908.
- Bailey J.M, W.J. Whelan. 1961. Physical properties of starch. I. Relationship between iodine stain and chain length. *The J. of Biol. Chemistry* 236: 969-973.
- Balconi C., N. Berardo, A. Reali, M. Motto. 1998. Variation in protein fractions and nitrogen metabolism of developing normal and opaque endosperm mutants of maize. *Maydica* 43:195-203.
- Balzarini M., C. Bruno, A. Arroyo. 2007. Análisis de ensayos agrícolas multiambientales. Ejemplos con Ingo-Gen. Estadística y Biometría, Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Agropecuarias, 140 págs., ISBN 987-05-0349-7.
- Banks W.D., D.D. Muir. 1980. Structure and chemistry of the starch granule. En: J. Press (ed.), *Biochemistry of Plants* Vol. 3, pp. 321-369, Academic Press, New York
- Barbosa H.M., D.V. Glover. 1978. Protein and lysine content in double mutant endosperms of maize involving the *floury-2* gene. *Rev. Brasil. Genet. (Bras. J. Genetics)* 1. 4: 235-245.
- Baron V., C.F. Shaykewich, R.I. Hamilton. 1975. Relation of corn maturity to climatic parameters. *Can. J. Soil Sci.* 55: 343-347.
- Barrón Carreño E. 2010. Producción de semilla certificada de maíz por pequeñas organizaciones de productores: el caso de Impulsora Agrícola El Progreso SPR de RL. Programa Elaboración de Casos de Éxito de Innovación en el Sector Agroalimentario, 65 págs. Fundación Produce de Guerrero A.C., Chilpancingo, Guerrero, México.
- Bates F.L., D. French, R.E. Rundle. 1943. Amylose and amylopectin content of starches determined by their iodine complex formation. *J. Am. Chem. Soc.* 65:142 (1943).

Bibliografía

Batista L.A.R., G.A. Tosello. 1982. Influência da fonte polinizadora sobre o conteúdo de óleo em grãos de milho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 17: 1757-1762.

Baye T.M., T.C. Pearson, A.M. Settles. 2006. Development of a calibration to predict maize seed composition using single kernel near infrared spectroscopy. *J. of Cereal Sci.* 43: 236-243.

Beadle G.W. 1939. Teosinte and the origin of maize. *The Journal of Heredity* 30: 245-247.

_____. 1972. The Mystery of Maize. *Field Mus. Nat. Hist. Bull.* 43: 2-11.

_____. 1980. The Ancestry of Corn. *Scientific American* 242: 112-119.

Beal, W.J. 1880. Indian corn. *Mich. State Board Agr. Ann. Rpt.*, 19: 279-289.

Becker H.C. 1981 a. Correlations among some statistical measures of phenotypic stability. *Euphytica* 30: 835-840.

_____. 1981 b. Biometrical and empirical relations between different concepts of phenotypic stability. En: Gallais A. (Ed.) *Quantitative Genetics and Breeding Methods*, pp 307-314, I.N.R.A., Versailles, Francia.

Becker H.C., J. León. 1988. Stability analysis in plant breeding. *Plant Breed.* 101: 1-23.

Bennett M.D. 1983. The spatial distribution of chromosomes. En: P.E. Brandham y M.D. Bennett (eds.), *Kew Chromosome Conference II*, pp. 71-79, Allen & Unwin, London, England.

_____. 1984. The genome, the natural karyotype and biosystematics. En: W.F. Grant (ed.), *Plant biosystematics*, pp. 41-66, Academic Press, New York, USA.

Bennetzen J., E. Buckler, V. Chandler, J. Doebley, J. Dorweiler, B. Gaut, M. Freeling, S. Hake, E. Kellogg, R. Scott Poethig, V. Walbot, S. Wessler. 2001. *Latin American Antiquity* 12(1): 84-86.

Bercke T.G., T.R. Rocheford. 1995. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize. *Crop Sci.* 35: 1542-1549.

Bernatené E.A., V.R. Corcuera, L. Poggio. 2007. Caracterización botánica de híbridos dobles y trihíbridos de maíz de alta calidad de grano. XXXI Jornadas Argentinas de Botánica, Corrientes, Argentina, 20 al 24 de Septiembre de 2007. *Bol. Soc. Argenti. Bot.* vol. 42 (Supl.): 129. ISSN 0373-520X.

Bertrand M. 1991. Mécanismes de l'élaboration du nombre de graines du maïs. Valeur prédictive d'indicateurs écophysiologicals. Thèse Dr. Institut National Agronomique Paris-Grignon, 185 págs.

Bhatia C.R. 1975. Criteria for early generation selection in wheat breeding programmes for improving protein productivity. *Euphytica* 24: 789-794.

Biasutti, C.A., D.A. Peiretti, M.C. Nazar, G.A. Alemanno. 2004. Respuesta a la selección masal por prolificidad en maíz en diferentes ambientes. *Agriscientia* vol. XXI (2):45-50.

Bibliografía

- Biliaderis C.G. 1992. Characterization of starch networks by small strain dynamic rheometry. En: H.F. Zobel, R. Alexander (Eds.) *Advances in Carbohydrate Chemistry*, pp. 87-135, Amer. Assoc. of Cer. Chemists, St. Paul, MN, USA.
- Bjarnason M., S.K. Vasal. 1992. Breeding of quality protein maize (QPM). *Plant Breed. Res.* 9: 181-216.
- Black R.C., J.D. Loerch, F.J. MacArdle, R.G. Creech. 1965. Genetic interactions affecting maize phytylglycogen and the phytylglycogen-forming branching enzyme. *Genetics* 53: 661-668.
- Boelcke O. 1986. *Plantas vasculares de la Argentina, nativas y exóticas. Ilustraciones. Volúmen I. Pteridófitas – Gimnospermas – Monocotiledóneas*, 1^{ra} ed., Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina.
- Bonafous M. 1836. *Histoire naturelle, agricole et économique du maix*. Paris.
- Bonaparte E.E.N.A. 1977. Diallel analysis of leaf number and duration to mid-silk in maize. *Canadian J. of Genetics and Cytology* 19:251-258.
- Bonhomme R., M. Derieux, J.B.Duburcq, F. Ruget. 1984. Variations in ovule number at silking in various corn genotypes. *Maydica* 29: 101-107.
- _____, J.R. Kiniry, G.O. Edmeades, H. Ozier-Lafontaine. 1991. Maize leaf number sensitivity in relation to photoperiod in multilocal field trials. *Agron. J.* 83: 153-157.
- Borrás L., J.A. Curá, M.E. Otegui. 2002. Maize kernel composition and post-flowering source-sink ratio. *Crop Sci.*42:781-790.
- Bothast R.J., M.A. Schlicher. 2005. Biotechnological processes for conversion of corn into ethanol. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 67: 19-25.
- Boyer C.D., D.L. Garwood, J.C. Shannon. 1976. The interaction of the amylose-extender and waxy mutants of maize (*Zea mays* L.) fine structure of amylose-extender waxy starch. *Starch/Stärke*. 28(12): 405-410.
- Boyer C.D., L.C. Hannah. 2000. Kernel mutants of corn. En: A.R. Hallauer (Ed.) *Specialty corn*, 2da. ed., pp. 1-32, CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- Breggar T. 1928. Waxy endosperm in Argentine maize. *J. Hered.* 19:111.
- Brink R.A., F.A. Abegg. 1925. Dynamics of the waxy gene in maize. I. The carbohydrate reserves in endosperm and pollen. *Genetics* 11: 163-199.
- Brochettobraga M.R., A. Leite, P. Arruda. 1992. Partial-purification and characterization of lysine-ketoglutarate reductase in normal and opaque-2 maize endosperms. *Plant Physiol.* 98: 1139-1147.
- Brown, W.L. 1949. Number and distribution of chromosome knobs in United States maize. *Genetics* 34: 524-536.

Bibliografía

- Brown W.L. 1975. A broader germplasm base in corn and sorghum. Proc. Corn Sorghum Res. Conf. 30: 81-89.
- Brown D.M. 1978. Heat units for corn in Southern Ontario. *Ont. Minist. Agric. Food Factsheet, Agdex 111/31*, Order No. 75-077.
- Brown D.M., A. Bootsma. 1993. Crop heat units for corn and other warm season crops in Ontario. *Ont. Minist. Agric. Food Factsheet, Agdex 111/21*, ISSN 0025-7882. Ontario Ministry of Agriculture and Food, Queen's Park, ON, Canada.
- Bullock D.G., P.L. Raymer, S. Savage. 1989. Variation of protein and fat concentration among commercial corn hybrids grown in the southeastern USA. *J. Prod. Agric.* 12:157-160.
- Burkart A. 1969. *Flora ilustrada de Entre Rios (Argentina). Parte II: Gramíneas, La familia botánica de los pastos*. Colección Científica del INTA, Tomo VI(II), Buenos Aires.
- Byerlee D., L. Saad. 1993. *CIMMYT's economic environment to 2000 and beyond - a revised forecast*, CIMMYT, Mexico, DF.
- Calderón-Urrea. 1993. Determinación del sexo en maíz. En: *Maize and Sorghum, EUCARPIA, Breeding and Molecular. Accomplishments and future promises*. Proceedings XVIth Conference, pp.129-135, Istituto Sperimentale per la Cerealicoltura, Bergamo, Italy.
- Cámara Hernández J. 1966. Guía para el estudio de la inflorescencia del maíz, fig. 3, Fac. de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Camussi A., P.L. Spagnoletti Zeuli, P. Melchiorre. 1983. Numerical taxonomy of Italian maize populations: genetic distances on the basis of heterotic effects. *Maydica* 28: 411-424.
- _____, E. Ottaviano, T. Calinski, Z. Kaczmarek. 1985. Genetic distances based on quantitative traits. *Genetics* 111: 945-962.
- Cárcova J., L. Borrás, M.E. Otegui. 2006. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad del maíz. En: A.J. Pascale (ed.) *Producción de Granos. Bases funcionales para su manejo*, 1ra. edición, 2da. reimp., pp. 135-163, Ed. Facultad Agronomía, Univ. de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. ISBN 950-29-0713-2.
- Casañas F., L. Bosch, F. Nuez. 1989. Herencia de la precocidad en una población local y varios conjuntos de líneas de maíz. *Investigación Agraria: Producción y Protección Vegetales* 4:147-158.
- Casini C., M.J. Martínez, J. Dardanelli, C. Borgogno, M. Balzarini, M. Nassetta, C. Silva y D. Avalis. 2002. Relación entre algunos componentes químicos que caracterizan al maní argentino con variables climáticas y de cultivo. *IDIA XXI*, 2(3) pp. 168-171.
- Castañón Nájera G., H. Hidalgo Cano, D. Jeffers. 2003. Heterosis en siete líneas de maíz para tolerancia al achaparramiento y rendimiento de grano. *Bioagro* 15(1): 65-73.

Bibliografía

Castañón Nájera G., L. Latournerie Moreno. 2004. Performance of S₁ maize (*Zea mays* L.) families in different soil pH. *Bragantia* 63(1):63-72.

Ceretta S., T. Abadie, H. Ozerami, M. Arbelbide. 1998. El uso de redes de experimentos para evaluar la adaptación de los cultivos. Universidad de la República, Facultad de Agronomía, CIRAD. Paysandú, Uruguay, pp. 9-13.

CFIA (Canadian Food Inspection Agency). 1994. *The biology of Zea mays (L) maize*. Biology Document, BIO 1994-11. The Plant Biosafety Office, Plant Products Directorate, CFIA, Ottawa, Ontario, Canada.

Chander S., Y. Meng, Y. Zhang, J. Yan, J. Li. 2008. Comparison of nutritional traits variability in selected eighty-seven inbreds from chinese maize (*Zea mays* L.) germplasm. *J. Agric. Food. Chem.* 56(15): 6506-6511.

Chu W.S., V.L. Sheldon. 1979. Soybean oil quality as influenced by planting site and variety. *J. Am. Oil Chemists' Soc.* 56:71-73.

Chutkaew C., R.S. Paroda. 1994. *Baby corn production in Thailand – a success story*. Bangkok, APAARI, FAO.

CIMMYT. 1984. *Development, maintenance and seed multiplication of open-pollinated maize varieties*. Mexico D.F., CIMMYT.

_____. 1986. *Seed conservation and distribution: The dual role of the CIMMYT maize germplasm bank*. México D.F., CIMMYT.

Cirilo A.G. 1994a. Desarrollo, crecimiento y partición de materia seca en cultivos de maíz sembrados en diferentes fechas. Tesis *Magister Scientiae*. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Buenos Aires, Argentina, 86 pgs.

_____, F.H. Andrade. 1994b. Sowing date and maize productivity: II. Kernel number determination. *Crop Sci.* 34: 1044-1046.

_____. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Sci.* 36: 325-331.

_____, A. Masagué, W. Tanaka. 2003. Influencia del manejo del cultivo en la calidad del grano de maíz colorado duro. *Revista de Tecnología Agropecuaria. INTA Pergamino* vol. VIII (24): 6-9.

Clark R.M., E. Linton, J. Messing, J.F. Doebley. 2004. Pattern of diversity in the genomic region near the maize domestication gene *tb1*. *PNAS* 101 (3): 700-707.

_____, S. Tavaré, J.F. Doebley. 2005. Estimating a nucleotide substitution rate for maize from polymorphism at a major domestication locus. *Mol. Biol. Evol.* 22 (11): 2304-2312.

_____, T. Nussbaum Wagler, P. Quijada, J.F. Doebley. 2006. A distant upstream enhancer at the maize domestication gene *tb1* has pleiotropic effects on plant and inflorescence architecture. *Nature Genetics* vol. 38, No. 5: 594-597.

Bibliografía

Cloninger F.D., R.D. Horrocks, M.S. Zuber. 1975. Effects of harvest date, plant density and hybrid on corn grain quality. *Agron. J.* 67:693-695.

Coe E.H., M.G. Nueffer, D.A. Hoisington. 1988. The genetics of maize. En: G.F. Sprague y J.W. Dudley (eds.), *Corn and corn improvement*, 3rd. ed., Agronomy Monographs No.18, pp. 81-236. American Society of Agronomy, Madison, WI, USA

Coleman C.E., B.A. Larkins. 1999. The prolamins of maize. En: P.R. Shewry, R. Casey (Eds.), *Seed proteins*, pp. 109-139, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Alemania.

Collins G.N. 1912. The origin of maize. *J. Wash. Acad.* 2: 520-530.

_____. 1918. Maize: its origin and relationships. *J. Wash. Acad.* 8: 42-43.

Compton A.W. 1968. Notes on basic concepts of statistical genetics. English version with revision. Lima, Perú. Universidad Agraria La Molina, Fac. de Ciencias, 79 págs.

Comstock R.E., H.F. Robinson. 1948. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. *Biometrics* 4: 254-66.

_____, P.H. Harvey. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.* 41: 360-67.

_____. 1952. Estimation of average dominance of genes. En: Gowen, J.G.(ed.), *Heterosis*, Iowa State University Press, pp. 494-516, Ames, Iowa.

_____, R.H. Moll. 1963. Genotype-environment interactions. *Symposium on Statistical Genetics and Plant Breeding*. NAS-NRC Pub. 982. Hanson, W.D. y Robinson, H.F. (eds.). Washington pp. 164-196.

Confalone A.E., M. Navarro Dujmovich. 1999. Comparación de modelos de tiempo térmico para maíz. *Revista Brasileira de Agrometeorología* vol. 7(2): 207-211.

Corcuera V.R., J.L. Magoja. 1987. Herencia del ciclo evolutivo en híbridos entre teosinte diploperenne y maíz. Libro de Resúmenes del XVIII Congreso Argentino de Genética. Sesión de Genética y Mejoramiento Vegetal, pp. 31, Buenos Aires, Argentina.

_____. 1988. Diploperennial teosinte-maize hybrids: Inheritance of evolutive cycle. *Maize Genet. Coop. Newslett.* 62: 77, Univ. of Missouri, USA.

Corcuera V.R. 1991. Maize-Balsas teosinte and maize-Guatemala teosinte hybrids: Inheritance of evolutive cycle. *Maize Genet. Coop. Newslett.* 65: 80, Univ. of Missouri, USA.

_____, C.A. Naranjo. 1995. Mecanismos de herencia del contenido proteico en el endosperma de maíz. *Proceedings de la III Reunión Latinoamericana y XVI Reunión de la Zona Andina de Investigadores en Maíz*, Tomo II, pp. 855-864, Cochabamba-S. Cruz de la Sierra, Bolivia.

Bibliografía

Corcuera V.R., C.A. Naranjo. 1996. Efectos de la selección sobre el contenido proteico del endosperma de maíz. XXVII Congreso Argentino de Genética, II Jornada Argentino-Chilena de Genética y XXIX Reunión Anual de la Sociedad de Genética de Chile. Sesión de Mejoramiento Vegetal. *Noticiero de Biología* 4 (3): 116. ISSN 0717-0459.

_____, M.C. Sandoval, C.A. Naranjo. 1997. Evaluación Agronómica de Líneas Tempranas de Maíz Waxy, Flint y Dentado. *Proceedings del VI Congreso Nacional de Maíz*, pp.65-72, Tomo I, Pergamino, Argentina.

_____, E.A. Bernatené, C.A. Naranjo. 2001. The Evolutive cycle of Maize Inbreds developed in Argentina. *Proceedings of the 43rd Annual Maize Genetics Conference*, pp.:63, Lake Geneva, Wisconsin, USA, 15 al 18 de Marzo de 2001.

_____. 2002a. Mejora Genetica por Calidad. I: Ciclo evolutivo. XXXII Congreso Argentino de Genetica, La Plata, Argentina. *Journal of Basic and Applied Genetics (BAG)* vol XIV (supl. 2), pp. 128, ISSN: BAG 1666-0390.

_____. 2002b. New Maize Inbreds in Argentina. I.: Heat Unit Requirements. *Maize Genet. Coop. Newslett.* 76: 42-44, Univ. Of Missouri, USA.

_____. 2003. Evaluación de caracteres de planta en híbridos simples de maíz ceroso con alta calidad proteica. XXIX Jornadas Argentinas de Botánica y XV Reunión Anual de la Sociedad Botánica de Chile, Huerta Grande, Córdoba, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* vol. 38 (Supl.): 243. ISSN 0373-520X.

_____. 2004. Kernel quality, evolutive cycle length and yield of waxy, high protein quality and double recessive inbreds developed in Argentina. *Maize Genet. Coop. Newslett.* 78: 30-31, Univ. of Missouri, USA.

_____, M.E. Salmoral, L. Canon, L. Poggio. 2005a. Características químicas de granos F2 de híbridos simples de maíz de alta calidad. Proceedings del VIII Congreso Nacional de Maíz, 16 a 18 de Noviembre de 2005, Rosario, Argentina, pp. 376-378.

_____, C.A. Naranjo. 2005b. Evaluation and analysis of heat unit requirements for silking in waxy and quality protein maize inbreds developed in Argentina. *Maize Genet. Coop. Newslett* 79: 23, Univ. of Missouri, USA.

_____, E.M. Salmoral, J.C. Salerno, C.R. Krisman. 2007a. Starch molecular fractionation of bread wheat varieties. *Agriscientia* vol. XXIV (1): 11-18.

_____, E.A. Bernatené, L. Poggio. 2007b. Nuevos híbridos de maíz de alta calidad de grano. Caracterización de su ciclo. XXXVI Congreso Argentino de Genética, Pergamino, Argentina. *Journal of Basic & Applied Genetics*, volume XVIII, Supplement, September 2007:S-171.

_____, M. Kandus, J.C. Salerno. 2009. Description of high quality maize single-crosses developed in Argentina. *Maize Genet. Coop. Newslett.* vol. 8 (on line edition): <http://www.agron.missouri.edu/mnl/83/PDF/42corcuera.pdf>

Bibliografía

Córdova H.S. 1991. Respuestas diferenciales para rendimientos de híbridos de maíz evaluados en ambientes contrastantes de Latinoamérica. PCCMCA 1990. En= *Proc. del XXXII Reunión Anual del PCCMA*, pp: 137-164, República de Panamá.

_____, J.L. Queme, P.Rosado. 1992. *Producción artesanal de semilla de maíz para el pequeño agricultor en Guatemala*, 2nd ed. Guatemala City, PRM - ICTA - DIGESA.

Correns, C. 1899. Untersuchungen über die Xenien bei *Zea mays*. *Ber. Deut. Bot. Gesell.* 17: 334-338.

Corn Refiners Association. 1994. *Corn Starch*, 9th ed., Corn Refiners Assoc. Inc., Wash. (DC), USA.

_____. 2006a. *Corn Oil*, 5th ed., Corn Refiners Assoc. Inc., Wash. (DC), USA, 24 págs.

_____. 2006b. *Corn Starch*, 11th ed., Corn Refiners Assoc. Inc., Wash. (DC), USA, 41 págs.

_____. 2007. *Tapping the treasure*, Corn Refiners Assoc. Inc., Wash. (DC), USA, 2 págs.

Cornelius P.L., J. Crossa, M.S. Seyedsadr. 1996. Statistical test ad estimators of multiplicative models for genotype-by-environment interacion. En: Kang M.S. y H.G. Gauch (Eds.) *Genotype-by-environment interaction*, CRC Press, pp. 19-234, Boca Raton, FL, USA.

Correns C. 1899. Untersuchungen über die xenen bei *Zea mays*. *Ber. Deutsch Bot.Ges.* 17: 410-417.

Cortamira O. 2006a. Particularidades nutricionales del grano de maíz en la alimentación de bovinos de carne. En: *Maíz y Nutrición. Informe sobre los usos y las propiedades nutricionales del maíz para la alimentación humana y animal*, Recopilación de ILSI Argentina. Serie de Informes Especiales, volumen II, pp. 28-31, Octubre de 2006.

_____. 2006b. Particularidades nutricionales del grano de maíz en la alimentación de cerdos. En: *Maíz y Nutrición. Informe sobre los usos y las propiedades nutricionales del maíz para la alimentación humana y animal*, Recopilación de ILSI Argentina. Serie de Informes Especiales, volumen II, pp 35-38, Octubre de 2006.

Coscia A. 1980. *Desarrollo maicero argentino (cien años de maíz en la pampa)*, 1ra. edic., Ed. Hemisferio Sur S.A., Buenos Aires, Argentina.

Costa A.F.S. Da. 1994. Influencia das condicoes climáticas no crescimento e desenvolvimento de plantas de milho (*Zea mays* L.) avaliadas em diferentes épocas de plantio. Vicoso, 1994, 109 pgs. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Vicoso, Brasil.

Coutiño Estrada B., A. Ortega Corona, V.A. Vidal Martínez, G. Sánchez Grajalez, S.I. García Acuña. 2008. Selección recurrente para incrementar el contenido de aceite en maíz comiteco. *Rev. Fitotec. Mex.* vol. 31(Núm. Especial 3): 5-8.

Crabb R. 1947. *The hybrid-corn makers. Prophets of plenty*. Rutgers Univ. Press, New Brunswick, NJ, USA, 331 págs.

Bibliografía

- Crafts-Brandner S.J., M.E. Salvucci. 2002. Sensitivity of photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress. *Plant Physiol.* 129(4): 1773-1780.
- Craig, S.A.S., C.C. Maningat, P.A. Seib, R.C. Hosney. 1989. Starch paste clarity. *Cer. Chem.* 66: 173-182.
- Cross H.Z., M.S. Zuber. 1972. Prediction of flowering dates in maize based on different methods of estimating thermal units. *Agron. J.* 64: 351-355.
- Crossa J. 1990. Statistical analysis of multilocation trials. *Advances in Agronomy* 44: 55-85.
- _____, S.K. Vasal, D.L. Beck. 1990. Combining ability estimates of CIMMYT's tropical late yellow maize germplasm. *Maydica* 35 (3): 273-278.
- _____, P.L. Cornelius. 1997. Sites regression and shifted multiplicative model clustering of cultivar trials sites under heterogeneity of variances. *Crop Sci.* 37:406-415.
- _____, W. Yan. 2002. Biplots of linear-bilinear models for studying crossover genotype-environment interaction. *Crop Sci.* 42:619-633.
- Cubero J.I. 1999. Introducción a la mejora genética vegetal, 1ra edición, Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, España, ISBN: 84-7114-812-9, 365 págs.
- _____. 2003. Introducción a la mejora genética vegetal, 2da edición, Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, España, ISBN: 84-8476-099-567 págs.
- Curá J.A., C.R. Krisman. 1990. Cereal grains: A study of their (α 1,4)- (α 1,6) glucopolysaccharides composition. *Starch/Stärke* 42(5): 171-175.
- Curá J.A., D.S. Tolmasky, A. Reid, J.C. Salerno, C.R. Krisman. 1993. α 1,4- α 1,6 glucopolysaccharides contained in developing maize kernels. *Starch/Stärke* 45(6)supl.: 206-209.
- _____, J. Per-Erik, C.R. Krisman. 1995. Amylose is not strictly linear. *Starch /Stärke* 47:207-209.
- Cutforth H.W., C.F. Shaykewich. 1990. A temperature response function for Corn development. *Agric. And For. Meteor.* 50: 159-171.
- Dale N. 1997. Ingredient analysis table: 1997 edition. *Feedstuffs Reference Issue* vol. 69 (30): 24-31.
- Dardanelli J., M. Balzarini, M. Martínez, M. Cuniberti, S. Resnik, F. Ramunda, R. Herrero, H. Baigorri. 2006. Soybean Maturity Groups, Environments, and Their Interaction Define Mega-environments for Seed Composition in Argentina. *Crop Sci.* 46(5): 1939 - 1947.
- Darlington C.D. 1956. *Chromosome botany*, Allen & Unwin, London, England.
- Daughtry C.S.T., J.C. Corchan, S.E. Holloger. 1984. Estimating silking and maturity dates of corn for large areas. *Agron. J.* 76: 415-420.

Bibliografía

Dayde J., S. Lacombe. 2000. Variation of isoflavone content and composition in soybean seeds and related products. Proceedings of the Third International Soybean Processing and Utilization conference, Tujuba, Ibaraki, Japan, 55-58.

de la Cruz Lázaro E., P. Guillen de la Cruz, M.A. Estrada Botello, A. Gómez Vázquez, N.P. Brito Manzano, U. López Noverola. 2007. Efectos heteróticos en cruas de maíz. En: UJAT (Ed.) *Memorias de la Semana de Divulgación y Video UJAT 2007*, Univ. J. Autónoma de Tabasco, pp. 196-200, Tabasco, México.

de la Vega A.J., E. B. de la Fuente. 2003. Elección de genotipos. En: A.J. Pascale (Ed.), *Producción de Granos. Bases funcionales para su manejo*, 1ra. edición, pp. 319-349. Ed. Facultad de Agronomía, Univ. de Buenos Aires, Bs. As., Argentina. ISBN 950-29-0713-2.

De León Castillo H., F. Rincón Sánchez, M.H. Reyes Valdés, D. Sámano Garduño, G. Martínez Zambrano, R. Cavazos Cadena, J. de Dios Figueroa Cárdenas. 2005. Potencial de rendimiento y estabilidad de combinaciones germoplásmicas formadas entre grupos de maíz. *Rev. Fitotec. Mexicana* vol 28(2): 135-143.

Delwiche S.R. 1995. Single wheat kernel analysis by near-infrared transmittance-protein content. *Cereal Chemistry* 72:11-16.

Demingroz D., C. Elvira., J. F. Mano, A. M. Cunha., E. Piskin. y R. L. Reis. 2000. Chemical modification of starch based biodegradable polymeric blends: effects on water uptake, degradation behavior and mechanical properties. *Polym. Degrad. Stabil.* 70: 161-170.

Depetris G.J., F.J. Santini. 2006. Particularidades nutricionales del grano de maíz en la alimentación de bovinos de carne. En: *Maíz y Nutrición. Informe sobre los usos y las propiedades nutricionales del maíz para la alimentación humana y animal*, Recopilación de ILSI Argentina. Serie de Informes Especiales, volumen II, pp: 28-31, Octubre de 2006.

Derieux M., R. Bonhomme. 1990. Heat unit requirements for maize pollen shedding and silking: result of european FAO Network. *Maydica* 35: 41-46.

De Vries H. 1910. Sur la fecondation hybride de l'endosperm dans le mais. *Rev. Gen. Bot.* 12: 129-137.

de Wet J.M.J., J.R. Harlan. 1972. Origin of maize: The tripartite hypothesis. *Euphytica* 21: 271-278.

Dijkhuizen A., J.W. Dudley, T.R. Rocheford, A.E. Haken, S.R. Eckhoff. 1998. Near-infrared reflectance correlated to 100-g wet-milling analysis in maize. *Cer. Chem.* 75(2): 266-270.

Doebley J.F. H.H. Iltis. 1980. Taxonomy of *Zea*. 1. Subgeneric classification with key to taxa. *Am. J. Bot.* 67: 982-993.

Doebley J.F. 1983a. The maize and teosinte male inflorescence: A numerical taxonomic study. *Ann. Mo. Bot. Garden.* 70: 32-70.

_____. 1983b. The taxonomy and evolution of *Tripsacum* and teosinte, the closest relatives of maize. En: D.T., J.K. Gordon Knocke, L.R. Nault & R.M. Ritter (Eds.) *Proceed. Intl. Maize Virus Disease Colloquium and Workshop*, pp. 15-28, The Ohio State Univ., Ohio Agricultural Research and Development Center, Wooster, OH, 266 págs.

Bibliografía

- Doebley J.F. 1984. Maize introgression into teosinte: A reappraisal. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 1100-1113.
- _____, W.T. Renfro, A. Blanton. 1987. Restriction site variation in the Zea chloroplast genome *Genetics* 117:139-147.
- _____. 1990. Mapping the genes that made maize. *Theor. Appl. Genet.* 8: 302-307.
- _____. 1992. Mapping the genes that made maize. *Trends in Genetics* 8: 302-306.
- _____. 2004. The genetics of maize evolution. *Annu. Rev. Genet.* 38: 37-59.
- _____, B.S. Gaut, B.D. Smith. 2006. The molecular genetics of crop domestication. *Cell* 127: 1309-1321.
- Dombrink-Kurtzman M.A., J.A. Bietz. 1993. Zein composition in hard and soft endosperm of maize. *Cer. Chem.* 70:105-108.
- Dorsey-Redding C.D., C.R. Jr. Hurburgh, L.A. Johnson, S.R. Fox. 1991. Relationships among maize quality factors. *Cer. Chem.* 68: 602-605.
- Dowswell C.D., R.L. Paliwal, R.P. Cantrel. 1996. *Maize in the third world*. Boulder, CO, USA, Westview Press.
- Dubois M., K.A. Gilles, J.R. Hamilton, P.A. Roberts, F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugar and related substances. *Analytical Chem.* 28: 350-354.
- Dudley J.W., R.J. Lambert, D. E., I.A. de la Roche. 1977. Genetic analysis of crosses among corn strains divergently selected for percent oil and protein. *Crop Sci.* 17: 111-117.
- _____. 1992. Ninety generations of selection for oil and protein in maize. *Maydica* 37: 81-87.
- _____. 2004. 100 generations of selection for oil and protein in corn. *Plant Breed. Rev.* 24: 79-110.
- _____. 2007. From means to QTL: The Illinois long-term experiment selection experiment as a case study in quantitative genetics. *Crop Sci.* 47(3):20-31.
- Duncan W.G., D.L. Shaver, W.A. Williams. 1973. Insolation and temperature effects on maize growth and yield. *Crop Sci.* 13: 187-191.
- Duque M.C.E. 2007. Curso de Mejoramiento de arroz. Conceptos estadísticos. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT, Colombia). Dictado en Chillán, Chile, Enero 2007, 68 págs.
- Du Toit A.S., M.A. Prinsloo. 2000. Incorporating prolificacy into CERES-Maize prediction of kernel number. En: M.E. Westgate y K.J. Boote (Eds.), *Physiology and modeling kernel set in maize*, pp: 103-113. CSSA Spec. Publ. 29. CSSA and ASA, Madison, WI, USA.
- Duvick D.N. 1977. Genetic rates of gain in hybrid maize yields during the past 40 years. *Maydica* 22: 187-96.

Bibliografía

Duvick D.N. 1997. What is yield?. En: G.O. Edmeades, M. Banziger, H.P. Mickelson y C.B. Pena-Valdivia (Eds.). Developing drought and low N tolerant maize Proc. Symp. pp: 332-335, El Batán, México, 25-29 Mar. 1997, CIMMYT, El Batán, México.

Dwyer L.M., D.W. Stewart, L. Carrigan, B.L. Ma, P. Neave, D. Balchin. 1999a. Guidelines for comparisons among different maize maturity rating systems. *Agronomy Journal* 91(6): 946-949.

_____. 1999b. A general thermal index for maize. *Agronomy Journal* 91(6): 940-946.

Earle F.R., J.J. Curtis, J.E. Hubbard. 1946. Composition of the component parts of the corn kernel. *Cereal Chem.* 23(5): 504-511.

Earle E.R. 1977. Protein and oil in corn: variation by crop years from 1907 to 19672. *Cer. Chem.* 54:70-79.

Earley E.B. 1951. Percentage of carbohydrates in kernels of Station Reid yellow dent corn at several stages of development. *Plant Phys.* 27(1): 184-190.

East E.M., D.F. Jones. 1920. Genetic studies on the protein content of maize. *Genetics* (1920) 5: 543.

Eberhart S.A. 1970. Factors affecting efficiencies of b reeding methods. *Afr. Soils* 15: 669-80.

_____, W.A. Russell. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.* 6: 36-40.

_____, L.H. Penny. 1964. Double cross hybrid prediction in maize when epistasis is present. *Crop Sci.* 4:363-366.

Echarte L.C., S. Luque, F.H. Andrade, V.O. Sadras, A. Cirilo, M.E. Otegui y C.R.C. Vega. 2000. Response of maize kernel number to plant density in Argentinean hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Res.*68:1-8.

_____, F.H. Andrade. 2003. Harvest index stability of Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Res.*82:1-12.

_____, C.R.C. Vega, M. Tollenaar. 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Sci.* 44:1654-1661.

Eckhoff S.R., S.K. Singh, B.E. Zehr, K.D. Raush, E.J. Fox, A.K. Mistry, A.E. Haken, Y.X. Niu, S.H. Zou, P. Buriak, M.E. Tumbelson, P.L. Keeling. 1996. A 100-g laboratory corn wet milling procedure. *Cer. Chem.* 73: 54-57.

_____, S.A. Watson. 2009. Corn and Sorghum starches: Production. En= J. BeMiller & R. Whistler (Eds.) *Starch. Chemistry and Technology*, 3rd edition, pp: 374-439. Academic Press (Elsevier Inc), New York and London. ISBN 0127462759, 9780127462752.

Bibliografía

- Edmeades G.O., T.B. Daynard. 1979. The development of plant-to-plant variability in maize at different planting densities. *Can. J. of Pl. Sci.* 59: 561-576.
- Engelke G.L. 1997. Advances in corn hybrids bring change. *Feedstuffs* 69(1): 29-36.
- Espinosa C.A., J. Ortíz, A. Ramírez F., N.O. Gómez M., A. Martínez G. 1998. Estabilidad y comportamiento de líneas *per se* y cruzas de maíz en la producción de semilla. *Agric. Tec. Méx.* 24(1): 27-36.
- Eubanks M. 1995. A cross between two maize relatives: *Tripsacum dactyloides* and *Zea diploperennis* (Poaceae). *Economic Botany* 49(2): 172-182.
- _____. 1997. Molecular analysis of crosses between *Tripsacum dactyloides* and *Zea diploperennis* (Poaceae). *Theor. and Appl. Genet.* 94: 707-712.
- _____. 2001. The origin of maize: evidence for *Tripsacum* ancestry. *Plant Breed. Rev.* 20: 16-66.
- Eyherabide G.H., N.M. Percibaldi, F.S. Borrás, D.A. Presello. 2005. Mejoramiento de la calidad nutricional del aceite de maíz mediante el desarrollo y selección recurrente intrapoblacional. Proceedings del VIII Congreso Nacional de Maíz, 16 a 18 de Noviembre de 2005, Rosario, Argentina, pp: 336-339.
- _____. 2006. Mejoramiento genético de maíz y su trayectoria en la Argentina. En: Maíz y Nutrición. Informe sobre los usos y las propiedades nutricionales del maíz para la alimentación humana y animal. Recopilación de ILSI Argentina. Serie de Informes Especiales, volumen II, Octubre de 2006, pp 14-21.
- Fabijanac D., B. Varga, Z. Svecnjak, D. Grbesa. 2006. Grain yield and quality of semiflint maize hybrids at two sowing dates. *Agriculturae Conspectus Scientificus* 71(2): 45-50.
- Falconer D.F., T.F.C. Mac Kay. 1996. Introduction to quantitative genetics, pp 122-144. Chapter 8. Longman Ltd., Essex, England.
- FAO/WHO/ONU. 1985. Energy and protein requirements. Report of a joint FAO/WHO/ONU expert consultation, Technical report series 724, WHO: Geneva.
- FAO. 1993. *Maize in human nutrition*. 168 págs., Roma, Italia. ISBN= 9251030138
- FAO, Regional Office for Asia and the Pacific. 2003. Selected indicators of food and agriculture development in Asia-Pacific region. 207 págs., RAP Publication 2003/10, Bangkok, Tailandia. Disponible en= <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/004/ad452e/ad452e00.pdf>
- Feng Z.L., J. Lui, F.L. Fu, W.C. Li. 2008. Molecular mechanisms of weet and waxy in maize. *Int. J. of Pl. Breed. and Genetics* 2 (2): 93-100.
- Ferraris G., L. Couretot, H. Rosanigo. 2004. Desarrollo Rural Pergamino. Ensayo Comparativo de híbridos comerciales en el área de Colón-Rojas. Campaña 2004/05. Comportamiento de híbridos en Regional Buenos Aires Norte. Maíz. Resultados de las Unidades Demostrativas. Año 2004/05. pp: 183-195.

Bibliografía

Ferraris G., L. Couretot, H. 2005. Ensayo comparativo de híbridos comerciales de Maíz en el área de Colón-Wheelwright. En: Maíz. Resultados de las Unidades Demostrativas. Proyecto Regional Agrícola. CERBAN. pp: 37-43.

Finlay K.W., G.N. Wilkinson. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Aust. J. Agric. Res.* 14: 742-754.

Fisher K.S., F.E. Palmer. 1984. Tropical maize. En: P.R. Goldsworthy y N.M. Fisher (eds.). *The physiology of tropical field crops*, pp 213-248, John Wiley & Sons, New York.

Flint-García S.A., E.S. Buckler, P. Tiffin, E. Ersoz, N.M. Springer. 2009. Heterosis is prevalent for multiple traits in diverse maize germplasm. *PLoS ONE* 4(10): e7433.doi: 10.1371/journal.pone.0007433.

Fraguio M., J. Martínez-Quijano. 2005. Mercados Regionales de maíz. MAIZAR. Boletín Técnico No. 2, pp: 43-50.

Francis T.R., L.W. Kannenberg. 1978. Yield stability studies in short-season maize. I. A descriptive method for grouping genotypes. *Can. J. Plant Sci.* 58: 1029-1034.

Freeman G.H., J.M. Perkins. 1971. Environmental and genotype-environmental components of variability. VIII. Relation between genotypes grown in different environments and measures of these environments. *Heredity* 27: 15-23.

Frenoux Jm. R., E.D. Prost, J.L. Belleville, J.L. Prost. 2001. A polyunsaturated fatty acid diet lowers blood pressure and improves antioxidant status in spontaneously hypertensive rats. *J. Nutr.* 131: 39-45.

Frey K.J., 1971. Improving crop yields through plant breeding. En: Eastin, J.D. & R.D. Munson (eds.), *Moving off the yield plateau*, Am. Soc. Agron., pp 15-58, Madison, WI, USA.

Frey N.M. 1981. Dry matter accumulation in kernels in maize. *Crop Sci.* 13:436-439.

Fu H., H. K. Dooner. 2002. Intraspecific violation of genetic colinearity and its implications in maize. *PNAS* 99(14): 9573-9578.

Fussell B. 1992. *The story of corn*. New York, NY, USA, Alfred A. Knopp (ed).

Fuwa H., D.V. Glover, K. Miyaura, N. Inouchi, Y. Konishi, Y. Sushimoto. 1987. Chain length distribution of amylopectins of double and triple mutants containing the waxy gene in the inbred Oh 43 maize background. *Starch-Staercke* (1987) vol. 39 (9):295

Gadioli J.L., D. Dourado-Neto, A. García y García, MdV. Basanta. 2000. Air temperature, maize yield and phenological characterization associated to heat units. *Sci. Agric.* 57(3): 312-321.

Gail M., R. Simon. 1985. Testing for qualitative interactions between treatment effects and patient subsets. *Biometrics* 41: 361-372.

Galinat W.C. 1971. The origin of maize. *Ann. Rev. Genet.* 5: 447-478.

Bibliografía

- Galinat W.C. 1978. The inheritance of some traits essential to maize and teosinte. En: D.B. Walden (ed.), *Maize Breeding and Genetics*, pp 93-112. New York: John Wiley & Sons.
- _____. 1988. The origin of corn. En: G.F. Sprague y J.W. Dudley (eds.), *Corn and corn improvement*, 3rd ed., Agronomy Monographs No.18, pp 1-31, American Society of Agronomy, Madison, WI, USA.
- Galovic, V., S. Mladenovic-Drinic, J. Navalusic, M. Zlokolica. 2006. Characterization methods and fingerprinting of agronomical important crop species. *Genetika* vol. 38, No. 2:83-96.
- Gardner C.O. 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Sci.* 1: 241-45.
- _____. 1963. Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. En: Hanson, W.D. y H.F. Robinson (eds.), *Statistical genetics and plant breeding*, pp 225-52, NAS-NRCPubl. 982.
- Garwood D.L., R.J. Lambert. 1967. Protein differences in reciprocal crosses. *Maize Genetic Coop. News Lett.* 41(1967): 65.
- _____., E.J. Weber, R.J. Lambert, D.E. Alexander. 1970. Effect of different cytoplasm on oil, fatty acids, plant height and ear height in maize (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 10: 39-41.
- _____., R.J. Lambert. 1976. Phenotypic dosage effects of the AE and Wx loci on mature kernel phenotype. *Maize Genet. Coop. News Lett.* 50 (1976): 99-100.
- Gauch H.G. Jr. 1988. Model selection and validation for yield trials with interaction. *Biometrics* 44: 705-715.
- _____., R.W. Zobel. 1996. AMMI analysis of yield trials. En: *Genotype by environment interaction*. Kang M.S. & H.G. Jr. Gauch (eds.), pp. 85-122.
- _____. 2006. Statistical analysis of yield trials by AMMI and GGE. *Crop Sci.* 46: 1488-1500.
- Gaut B.S., J.F. Doebley. 1997. DNA sequence evidence for the segmental allotetraploid origin of maize. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 6809-6814.
- Gaziola S.A., E.S. Alessi, P.E.O. Guimarães, C. Damerval, R.A. Azevedo. 1999. Quality protein maize: a biochemical study of enzymes involved in lysine metabolism. *J. Agric. Food Chem.* 47: 1268-1275.
- Gear J.R.E. 2006. El cultivo de maíz en la Argentina. En: *Maíz y Nutrición. Informe sobre los usos y las propiedades nutricionales del maíz para la alimentación humana y animal*. Recopilación de ILSI Argentina. Serie de Informes Especiales, volumen II, pp. 4-8, Editorial Publitec, Bs. As., Argentina.
- Geay Y., D. Bauchart, J.F. Hocquette, J. Culliolli. 2001. Effect of nutritional factors on biochemical, structural and metabolic characteristics of muscles in ruminants, consequences on dietetic value and sensorial of meat. *Reprod. Nutr. Dev.* 41: 1-26.

Bibliografía

Genter C.F., J.F. Eheart, W.N. Linkous. 1956. Effects of location, hybrid, fertiliser and rate of planting on the oil and protein content of corn grain. *Agronomy J.* 48(1):63-71.

_____. 1957. Oil and protein relationships between inbred lines and their single cross progeny. *Agronomy J.* 49: 283 - 285.

Gevers HO. 1975. A note on the correlation between lysine and tryptophan content in maize kernel endosperms. *Cer. Chem.* 52(1): 115-118.

Giauffret C., J. Lothrop, D. Dorvillez, B. Gouesnard, M. Derieux. 2000. Genotype x environment interactions in maize hybrids from temperate or highland tropical origin. *Crop Sci.* 40: 1004-1012.

Gilmore E., J. Rogers. 1958. Heat units as a method of measuring maturity in corn. *Agronomy J.* 50(5): 611-615.

Glover D.V. 1976. Improvement of protein quality in maize, En: H.L. Wilcke (Ed.), *Improving the nutrient quality of cereals II. Rep. Second Workshop on Breed. and Fortificatio*, pp. 69-97, U.S. Agency for Int. Dev., Washington, D.C.

_____, P.L. Crane, P.S. Misra, E.T. Mertz. 1977. La genética de los mutantes del endosperma de maíz en relación con calidad y cantidad de proteína. En: *Maíz de Alta Calidad Proteínica. Compendio de las ponencias presentadas en el Simposio Internacional CIMMYT-PURDUE*, pp. 244-258, Ed. Limusa, México.

Goodman M.M., R. McK Bird. 1977. The races of maize IV: Tentative grouping of 219 Latin American races. *Econ. Bot.* 23: 265-273.

_____. 1988. The history and evolution of maize. *CRC Critical Reviews in Plant Sciences* 7: 197-220.

_____, E. Paterniani. 1969. The races of maize: III. Choices of appropriate characters for racial classification. *Econ. Bot.* 23:265-273.

González, G.E. 2004. Afinidades genómicas y mapeo cromosómico en maíz y especies relacionadas, a través de estudios de citogenética clásica y de hibridación *in situ*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, orientación Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires.

Gottlieb L.D. 1977. Electrophoretic evidence and plant systematics. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 64: 161-180.

Grami, B., B.R. Stefansson. 1977. Paternal and maternal effects on protein and oil content in summer rape. *Can. J. Plant Sci.* 57: 945-949.

Guan H.P., J. Preiss. 1993. Differentiation of the properties of the branching isozymes from maize (*Zea mays*). *Pl. Physiol.* 102: 1269-1273.

Guignard L. 1901. La double fecondation dans le Mais. *J. Bot. (Paris)* 15: 37-50.

Gulati M., K. Kohlmann, M.R. Ladisch, R. Hespell, R.J. Bothast. 1996. Assessment of ethanol production options for corn products. *Bioresource Technology* 58: 253-264.

Bibliografía

- Guo M., M.A. Rupe, C. Zinselmeier, J. Habben, B.A. Bowen, O.S. Smith. 2004. Allelic variation of gene expression in maize hybrids. *The Plant Cell* 16: 1707-1716.
- Gutiérrez del Río E., A.P. Gil, A.E. Banda, E. de la Cruz Lázaro. 2002. Aptitud combinatoria y heterosis para rendimiento de líneas de maíz en la cámara lagunera, México. *Rev. Fitotecnia Mexicana* 25 (003): 271-277.
- Gutierrez-Rojas A., M.P. Scott, O.R. Leyva, M. Menz, J. Betrán. 2008. Phenotypic characterization of quality protein maize endosperm modification and amino acid contents in a segregating recombinant population. *Crop Sci.* 48: 1714-1722.
- Haefele D., F. Owens, K. O'Bryan, D. Sevenich. 2004. Selection and optimization of corn hybrids for fuel ethanol production. En: *Proc. ASTA 59th Annual Corn and Sorghum Research Conference*, CD-ROM. Am. Seed Trade Assoc., Alexandria, VA, USA.
- Hall M.B. 2007. Methodological challenges in carbohydrate analysis. *Rev. Brasileira de Zootecnia* 36 supl. especial: 359-367.
- Hallauer A.R. 1965. Inheritance of flowering in maize. *Genetics* 52:129-137.
- _____. 1978. Recurrent selection programs. *Illinois Corn Breed. Sch.* 14: 28-45.
- _____. 1981. Selection and breeding methods. En: K.J. Frey (ed.), *Plant Breeding II*, 1ra. ed., pp 3-55, Iowa State Univ. Press, Ames, IO, USA.
- _____. 1990. Methods used in developing maize inbreds. *Maydica* 35: 1-16.
- _____. J.B. Miranda Filho. 1988. Quantitative genetics in maize breeding. Second edition. Ames, Iowa State University Press, pp 89-204.
- Harris R.W., C.O. Gardner, W.A. Compton. 1972. Effects of mass selection and irradiation in corn measured by random S₁ lines and their testcrosses. *Crop Sci.* 12: 594-98.
- Hartkamp A.D., J.W. White, A. Rodríguez Aguilar, M. Bänziger, G. Srinivasan, G. Granados, J. Crossa. 2000. *Maize Production Environments Revisited: A GIS-based Approach*, CIMMYT, Mexico D.F., Mexico.
- Hayes H.K. 1918. Natural self-fertilization in corn. *J.Amer. Soc. Agron.* 10: 123-126.
- _____. 1926. Present day problems of corn breeding. *Jour. Am. Soc. Agron.* 18: 344-363.
- _____. I.J. Johnson. 1939. The breeding of improved selfed lines of corn. *Jour. Am. Soc. Agron.* 31:710-724.
- Heckenberger M., M. Bohn, D. Klein, A.E. Melchinger. 2005. Identification of essentially derived varieties obtained from biparental crosses of homozygous lines. *Crop Sci.* 45: 1132-1140.
- Hector J.M. 1936. *Introduction to the botany of field crops, vol 1. Cereals*. South African Agricultural Series vol. XVI, Central News Agency Ltd., Johannesburg, South Africa.

Bibliografía

- Helentjaris T., D. Weber, E. Wright. 1988. Identification of the genomic locations of duplicate nucleotide sequences in maize of restriction fragment length polymorphisms. *Genetics* 118: 353-363.
- Hernandez H.H., L.S. Bates. 1969. A modified method for rapid tryptophan analysis of maize. *CIMMYT Res. Bull.* 13., CIMMYT, México D.F., México.
- Hiorth, G. 1985. Genética Cuantitativa. I: Fundamentos Biológicos. Univ. Nac. de Cordoba, Fac. Cs. Agropecuarias. Ed. Hemisferio Sur. ISBN: 950-43-0675-6, 486 págs.
- Hixon R.M., G.F. Sprague. 1942. Waxy starch of maize and other cereals. *Ind. Eng. Chem.* 34: 959-62.
- Hodges T., 1991. Temperature and water stress effects on phenology. En: T. Hodges (ed.) Predicting Crop Phenology, pp 7-13, CRC Press, Boca Raton, Fl. USA.
- Hoover R. 2001. Composition, molecular structure and physicochemical properties of tuber and root starches: a review. *Carbohydrate Polymers* 45: 253-267.
- _____. 2002. Effect of heat-moisture treatment on the structure and physicochemical properties of tuber and root starches. *Carboh. Polym.* 49(4): 425-437.
- Hopkins C.G. 1899. Improvement in the chemical composition of the corn kernel. *Jour. Am. Chem. Soc.* 21: 1039-1057.
- Hourquescos M.J., G.H. Eyherabide, J.I. Robutti, N.M. Percibaldi, F.S. Borrás. 1999. Características de interés industrial en híbridos simples de maíz. Informe Técnico No. 320, EERA INTA Pergamino.
- Huang S., A. Frizzi, C.A. Florida, D.E. Kruger, M.H. Luethy. 2006. High lysine and high tryptophan transgenic maize resulting from the reduction of both 19- and 22-kD α -zeins. *Pl. Mol. Biol.* 61:525-535.
- Hull F.H. 1945. Recurrent selection and specific combining ability in corn. *J. Am. Soc. Agron.* 37: 134-45.
- Hyman G., P. Jones, G. Lema. 1998. *Latin America Crop Distribution Database*. CD-ROM. Cali Colombia: CIAT.
- ILSI Argentina. 2006. Perfil de la composición de la producción del maíz cultivado en la Argentina. *Serie de Informes Especiales de ILSI Argentina, Volúmen II: Maíz y Nutrición*, pp: 53-61.
- Iltis H.H., J.F. Doebley, R.M. Guzman, R. Pazy. 1979. *Zea diploperennis* (Gramineae): a new teosinte from Mexico. *Science* 203: 186-188.
- _____. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae). 2. Sub-specific categories in the *Zea mays* complex and a generic synopsis. *Am. J. Bot.* 67: 994-1004.
- _____. 1983. From teosinte to maize: the catastrophic sexual transmutation. *Science* 222: 886-894.

Bibliografía

- Ingaramo J. 2005. La industria del maíz en la Argentina. MAIZAR Boletín 1 (Marzo 2005): 27-29.
- Inglett G.E. 1970. Kernel structure, composition and quality. En: G.E. Inglett (Ed.) *Corn: Culture, Processing, Products*, pp: 123-150, The Avi Publishing Co., Westport, CONN, USA.
- Izquierdo N.G. 2007. Factores determinantes de la calidad de aceites en diversas especies. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 292 págs.
- Jacobs B.C., C.J. Pearson. 1991. Potential yield of maize, determined by rates of growth and development of ears. *Field Crops Res.* 27: 281-298.
- James M.G., K. Denyer, A.M. Myers. 2003. Starch synthesis in the cereal endosperm. *Curr. Opinion in Pl. Biol.* 6: 215-222.
- Jellum M.D., J.E. Marion. 1966. Factors affecting oil content and oil composition of corn (*Zea mays* L.) grain. *Crop Sci.* 6: 41-42.
- Jellum M.D. 1970. Plant introductions of maize as a source of oil with unusual fatty acid composition. *J. Agric. Food Chem.* 18: 365-370.
- Jenkins M.T. 1929. Correlation studies with inbred and crossbred strains of maize. *Jour. Agr. Res.* 59: 677-721.
- _____. 1934. Methods of estimating the performance of double crosses in corn. *Journ. Am. Soc. Agron.* 26: 199-204.
- _____. 1935. The effect of inbreeding and selection within inbred lines of maize upon the hybrids made after successive generations of selfing. *Iowa State Col. Jour. Sci.* 9: 429-450.
- _____. 1940. The segregation of genes affecting yield of grain in maize. *Jour. Am. Soc. Agron.* 32: 55-63.
- _____., A.M. Brunson. 1932. Methods of testing inbred lines of maize in crossbred combinations. *Jour. A. Soc. Agron.* 24: 523-530.
- Jeutong F., K.M. Eskridge, W.J. Waltman, O.S. Smith, 2000. Comparison of bioclimatic indices for prediction of maize yields. *Crop Sci* 40: 1612-1617.
- Jiang Y., Y. J. Zhu, L. M. Wei, J. R. Dai, T. M. Song, Y. L. Yan, S. J. Chen. 2007. Analysis of protein, starch and oil content of single intact kernels by near infrared reflectance spectroscopy (NIRS) in maize (*Zea mays* L.). *Plant Breeding* 126(5):492-497.
- Ji-Hong L., M.J. Guiltinan, D.B. Thompson. 2007. Mutation of the maize *sbe1a* and *ae* genes alters morphology and physical behavior of *wx*-type endosperm starch granules. *Carbohydr. Res.* 342 (17): 2619-2627.
- Jinahyon S., W.A. Russell. 1969. Evaluation of recurrent selection for stalk-rot resistance in an open-pollinated variety of maize. *Iowa State J. Sci.* 43: 229-37.

Bibliografía

Jones D.F. 1918. The bearing of heterosis upon double fertilization. *Bot. Gaz.* 65: 324-333.

_____. 1920. Selection in self-fertilized lines as the basis for corn improvement. *Jour. Am. Soc. Agron.* 12: 77-100.

_____. 1937. Continued inbreeding in maize. *Genetics* 24: 462-473.

Jones, D.F., H.I. Everett. 1949. Hybrid field corn. *Conn. Agric. Exp. Sta. Bull.* 532.

_____, H.L. Everett. 1949. Hybrid field corn. *Conn. Agric. Expt. Sta. Bull. No.* 532.

Jones R.J., J. Roessler, S. Ouattar. 1985. Thermal environment during endosperm cell division in maize: Effects on number of endosperm cells and starch granules. *Crop Sci.* 25: 830-834.

Jovanovic P. Lj.; Dokic, Lj. P; Maric, B.J. 2005. Fatty acid composition of maize germ oil from high-oil hybrids wet-milling processing. *Acta Periodica Technologica* 36: 43-49.

Jugenheimer R.W. 1958. *Hybrid maize breeding and seed production*, FAO Agricultural Development Paper, No. 62, Roma, Italia, 369 págs.

_____. 1961. Breeding for oil and protein content in maize. *Euphytica* 10: 152-156.

_____. 1976. *Corn: Improvement, seed production and uses*, John Willey & Sons, New York, London, 670 págs.

_____. 1981. *Maíz: Variedades mejoradas, métodos de cultivo y producción de semillas*. Ed. Limusa, México D.F., México, 841 págs.

_____. 1985. *Corn improvement, seed production and uses*, Robert E. Krieger Publishing, Malabar, FL, USA.

Kandus M.V., C. González, R. Boggio-Roncero, J.C. Salerno, D. Almorza. 2007. Evaluación de la aptitud combinatoria de líneas endocriadas de maíz (*Zea mays* L.) de tipo flint con y sin sistemas de letales balanceados. XXXVI Congreso Argentino de Genética, Pergamino, Prov. Bs. As. *Journal of Basic & Applied Genetics*, volume XVIII, Supplement, S-114. ISSN= BAG 1666-0390.

_____. 2009. Caracterización de líneas de maíz flint (*Zea mays* L.) portadoras de sistemas de letales balanceados y evaluación e su aptitud combinatoria con líneas públicas. Tesis de Magister en Genética Vegetal, Fac. Cs. Agrarias, Universidad Nacional de Rosario-INTA, Prov. de Santa Fé, Argentina, 161 págs.

Kang M.S. 1990. Understanding and utilization of genotype by environment interaction in plant breeding. En: Kang, M.S. (ed.) *Genotype-by-environment interaction in plant breeding*. pp 52-68.

_____. 1998. Using genotype-environment interaction for crop cultivar development. *Advances in Agronomy* 62:199-252.

_____, M. Balzarini, J. Guerra. 2004. Genotype-by-environment interaction. En: A. Saxton (ed.), *Genetic analysis of complex traits using SAS*. pp 69-94. BBU Press. SAS Institute, Cary NC. ISSN 1-59047-507-0.

Bibliografía

- Kauffmann K.D., J.W. Dudley. 1979. Selection indices for corn grain yield, percent protein and kernel weight. *Crop Sci.* 19: 583-588.
- Kereliuk G.R., F.W. Sosulski, M.S. Kaldy. 1995. Carbohydrates of North American corn (*Zea mays*). *Food Res. Int.* 28(3): 311-315.
- Kiesselbach T.A. 1922. Corn Investigations. *Nebr. Agr. Exp. Sta. Res. Bul.* 20.
- _____. 1949. The structure and reproduction of corn. *Neb. Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* 161: 1-96.
- Klucinec J.D., D.B. Thompson. 1998. Fractionation of high-amylose maize starches by differential alcohol precipitation and chromatography of the fractions. *Cer. Chem.* 75: 887-896.
- Knipe K.R., S.C. Mason. 1991. Lysine and protein content of normal and opaque-2 maize grain as influenced by irrigation and nitrogen. *Crop Sci.* 31:177-181.
- Knutson C.A., M.J. Grove. 1994. Rapid method for estimation of amylose in maize starches *Cer. Chem.* 71(5): 469-471.
- _____. 2000. Evaluation of variation in amylose-iodine absorbance spectra. *Carbohydr. Polymers* 42(1): 65-72.
- Koul A.K., R.L. Paliwal. 1964. Morphology and cytology of a new species of *Coix* with 32 chromosomes. *Cytologia*, 29: 375-386.
- Kóvacs-Schneider M., A. Bálint, I. Geczki, G. Kóvacs. 1986. Breeding maize for oil and protein content of the grain. *Novenytermeles* vol. 35(5): 383-389.
- Kramer H.H., R.I. Whistler, E.G. Anderson. 1956. A new gene interaction in the endosperm of maize. *Agron. J.* 48: 170-172.
- Kris-Etherton P.M. 1999. Monounsaturated fatty acids and risk of cardiovascular disease. *Circulation. J. Am. Heart Assoc.* 100: 1253-1258.
- Krisman C.R. 1962. A method for the colorimetric estimation of glycogen with iodine. *Analyt. Biochem.* 4: 17-23.
- Krivanek A.F., H. De Groote, N.S. Gunaratna, A.O. Diallo, D. Friesen. 2007. Breeding and disseminating quality protein maize (QPM) for Africa. *Afr. J. of Biotech.* 6(4): 312-324.
- Kriz A.L. 2009. Enhancement of amino acid availability in corn grain. En: T. Nagata, H. Lörz & J.H. Widholm (Eds.), *Molecular genetic approaches to maize improvement*, Biotechnology in Agriculture and Forestry Series, vol. 63, pp. 79-89, Springer Berlin Heidelberg, ISSN 0934-943X.
- Kumar M., J.K.S. Sachan. 1991. Maize and its Asiatic relatives. En: K.R. Sarkar, N.N. Singh & J.K.S. Sachan (eds.) *Maize genetics perspectives*, pp 32-52. New Delhi, Indian Society of Genetics and Plant Breeding.
- Lacount D.W., J.K. Drackley, T.M. Cicela, J.H. Clark. 1995. High oil corn as silage or grain for dairy cows during an entire lactation. *J. Dairy Sci.* 78: 1745-1754.

Bibliografía

Lambert R.J., D.E. Alexander. 1998. A high oil pollinator enhancement of kernel oil and effects on grain yields of maize hybrids. *Agron. J.* 90: 211-215.

_____. 2000. High oil corn hybrids. En: A.R. Hallauer (Ed.) *Specialty corns*, 2da. ed., CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 479 págs. ISBN: 0-8493-2377-0.

Lamelas, C.M., D.E. Gamboa, A.J. Pascale, C.L. Suárez. 1992. Requerimientos térmicos del subperíodo siembra-panojamiento de cultivares de maíz sembrados en Tucumán-Argentina. Actas del V Congreso Nacional de Maíz y II Reunión Suramericana de Maiceros, Nov. 1992, Pergamino (Prov. Bs. As., Argentina), pp 128-II-138-II.

Landstrom B. 1967. *Columbus*. Mac Millan Press, New York, USA, 207 págs.

Laughnan J.R. 1953. The effect of the sh₂ factor on carbohydrate reserves in the mature endosperm of maize. *Genetics* 38: 485-499.

Lazenby W.R. 1898. The flowering and pollination of Indian corn. *Proc. Soc. Prom. Agr. Res.*, pp:123-129.

Lee S.H., K.Y. Park, H.S. Lee, E.H. Park, H.R. Boerma. 2001. Genetic mapping of QTLs conditioning soybean sprout yield and quality. *Theor. Appl. Genet.* 103: 702-709.

Lee E., T. Derksen, L. Kannenberg. 2003. Genetic components of phenotypic stability in maize. *Crop Sci.* 43: 2018-2027.

Leibovitz Z., C. Ruckenstein. 1983. Our experiences in processing maize (corn) germ oil. *J. Am. Oil Chemists´Soc.* 60: 395-399.

Lertrat K., N. Thongnarin. 2008. Novel approach to eating quality improvement in local waxy corn: Improvement of sweet taste in local waxy corn variety with mixed kernels from super sweet corn. *Acta Hort.* 769: 145-150.

Letchworth M.B., R.J. Lambert. 1998. Pollen parent affect on oil, protein and starch concentration in maize kernels. *Crop Sci.* 38: 363-367.

Lewontin R.C. 1957. The adaptation of populations to various environments. Cold Spring Harbour Lab. Symp. *Quant. Biol.* 22:395-408.

Lin C.S., M.R. Binns, L.P. Lefkovitch. 1986. Stability analysis: Where do we stand?. *Crop Sci.* 26:894-900.

Lindstrom E.W. 1939. Analysis of modern maize breeding principles and methods. *Seventh Internat. Cong. Genet. Proc.*:191-196.

Lofland M.B., F.W. Quackenbush, A.M. Brunson. 1954. Distribution of fatty acids in corn oil. *J. of the American Oil Chemists´Soc.* 31(10): 412-414.

Lone A.A., P.A. Sofi, M.Z. Warsi, S.H. Wani. 2009. Stability analysis in maize (*Zea mays* L.) for anthesis-silking interval and grain yield. *Maize Genet. Coop. Newslett.* 83: 47, Univ. of Missouri, USA.

Longley A.E. 1939. Knob positions on corn chromosomes. *J. Agric. Res.* 59: 475-490.

Bibliografía

- Longley A.E., T.A. Kato. 1965. Chromosome morphology of certain races of maize in Latin America. Internat. Center Improvement. *Maize and Wheat Res. Bull. I*. Chapingo, Mexico.
- Lopes U.V., J.D. Galvao, C.D. Cruz. 1995. Inheritance of flowering time in maize. I. Diallel analysis. *Pesq. Agropec. Bras.* 30(10):1267-1271.
- Lops M.A., K. Takasaki, D.E. Bostwick, T. Helentjaris, B.A. Larkins. 1995. Identification of opaque2 modifier loci in quality-protein-maize. *Mol. Gen. Genet.* 247: 603-613.
- Lou X.Y., J. Zhu, Q.D. Zhang, R.C. Zang, Y. B. Chen. 1998. A genetic study on the effects of *opaque-2* and polygenes on kernel quality traits in maize. En: L.S. Chen, S.G. Ruan & J.Zhu (Eds.) *Advances Topics in Biomathematics: Proceedings of the Int. Conference on Mathematical biology*, pp. 143-148, World Scientific Publishing Co, Singapore, China.
- _____, Z.L. Yu, Y.J. Zhao. 2005. Genetic control of the opaque-2 gene and background polygenes over some kernel traits in maize (*Zea mays* L.). *Genetica* 124:291-300.
- Luque S.F.; A.G. Cirilo, M.E. Otegui. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Res.* 95: 383-397.
- Maddonni G., M.E. Otegui, A. Cirilo. 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crops Res.* 71:183-193.
- Magari R., M. Kang. 1993. Genotypic selection via a new yield stability static in maize yield trials. *Euphytica* 70: 105-111.
- Magnago M. 2009. Análisis de la aptitud combinatoria general y específica de líneas de maíz (*Zea mays* L.) portadoras de sistemas de letales balanceados. Tesis para optar por el título de Licenciado en Genética, Fac. Cs. Exactas, Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Misiones, Prov. de Misiones, Argentina, 55 págs.
- Magoja J.L. 1978a. Estudios genéticos sobre las proteínas del maíz. *Rev. Fac. Agron. (UNLP)* LIV:203-221.
- _____. 1978b. Cambios estructurales del grano de maíz condicionados por el sistema regulador del nivel proteico. Correlaciones entre proteínas y componentes del grano. *Rev. Fac. Agron. (UNLP)* LIV: 223 - 235.
- _____. 1980. Estudios genéticos sobre las proteínas del endosperma de maíz. *Com. Direc. Inv. UNLZ* Año 3, No. 6.
- _____, G.N. Benito. 1981. Inheritance of some characters in maize-perennial teosinte hybrids. *Maize Genets. Coop. Newslett.* 55: 58-60, Univ. of Missouri, USA.
- _____, A.A. Nivio. 1983. High-quality protein maize with normal genotype: Results after eight generations of selection. *Maize Genets. Coop. Newslett.* 57: 75-77, Univ. of Missouri, USA.
- _____, M. Streitemberger. 1984. High-quality protein maize with normal genotype: lysine content of selected inbreds. *Maize Genets. Coop. Newslett.* 58: 121-122, Univ. of Missouri, USA.

Bibliografía

Mangelsdorf P.C., R.G. Reeves. 1931. Hybridization of maize, tripsacum, and euchlaena. *J. Hered.* 22: 328-343.

_____. 1938. The Origin of maize. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 24: 303-312.

_____. 1947. The origin and evolution of maize. En: M.Demerec (Ed.) *Advances in genetics*. I, pp. 161-207, New York, NY, USA, Academic Press.

_____, C.E. Smith Jr. 1949. New archeological evidence on evolution in maize. *Bot. Mus. Leafl. Harvard Univ.* 13: 213-247.

_____. 1958. Ancestor of corn. *Science* 128: 1313-1320.

_____. 1974. *Corn. Its Origin, Evolution and Improvement*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass, USA. ISBN 0-674-17175-6, 262 págs.

Mangolin C.A., C.L. de Souza Jr., A.A.F. García, A.F. García, S.T. Sibov, A.P. de Souza. 2004. Mapping QTLs for kernel oil content in a tropical maize population. *Euphytica* vol. 137(2): 251-259.

Martín C., A.M. Smith. 1995. Starch biosynthesis. *The plant cell* (ON-LINE) vol. 7 (7) ISSN: 1059-1524.

<http://www.pubmedcentral.nih.gov/picrender.fcgi?artid=160895&blobtype=pdf>.

Martin de Portela M. 2006. Componentes nutricionales del grano de maíz. *Serie de Informes Especiales de ILSI Argentina, Volúmen II: Maíz y Nutrición*, pp: 44-50.

Martínez O.J., M.M. Goodman, D.H. Timothy. 1983. Measuring racial differentiation in maize using multivariate distance measures standardized by variation in F2 populations. *Crop Sci.* 23: 775-778.

Martínez B.F., P.E. Sevilla, M. Bjarnason. 1996. Wet milling comparison of quality protein maize and normal maize. *J. Sci. Food and Agric.* 71(2):156-162.

Masindeni R.D. 2006. Evaluation of Barbara groundnut (*Vigna subterranea*) for yield stability and yield related characteristics. Tesis (*Magister Scientiae Agriculturae*), Faculty of Natural and Agricultural Sciences, Department of Plant Sciences (Plant Breeding), University of the Free State, Bloemfontein, South Africa, 103 págs.

Mason S.C., N.E. D´Croz Mason. 2002. Agronomic practices influence maize grain quality. En: A.S. Basra y L.S. Randhawa (Eds.) *Quality improvement in field crops*, Food Products Press/The Haworth Press Inc., NY, USA, ISBN: 9781560221012, 431 págs.

Matsouka Y., Mitchell, S.E., Kresovich, S., Goodman, M., Doeley, J. 2002. Microsatellites in *Zea*- variability patterns of mutations, and use for evolutionary studies. *Theor. Appl. Genet.* 104: 436-450.

Matsuki J., T. Yasui, K. Kohyama, T. Sasaki. Effects of environmental temperatures on structure and gelatinization properties of wheat starch. *Cer. Chem.* 80 (4): 476-480.

Mazur B.J., E. Krebbers, S. Tingey. 1999. Gene discovery and product development for grain quality traits. *Science* 285:372-375.

Bibliografía

Mazur B.J. 2007. Developing transgenic grains with improved oil, protein and carbohydrates. En: J.A. Goode y D. Chadwick (Eds.) *Rice biotechnology: Improving yield, stress tolerance and grain quality*, Wiley & Sons Inc., ISBN: 9780471496618, 261 págs.

Mc Clintock B. 1933. The association of non-homologous parts of chromosomes in the midprophase of meiosis in *Zea mays* L. *Zellforsch Mikrosk Anat* 19:191-237.

_____. 1948. Mutable loci in maize. *Carnegie Inst. of Washington Yearbook* 47: 155-169.

_____. 1951. Mutable loci in maize. *Carnegie Inst. of Washington Yearbook* 50: 174-181.

_____. 1960. Chromosome constitutions of Mexican and Guatemalan races of maize, *Carnegie Inst. Washington Year Book* 59: 461-472.

Mc Masters M. 1944. Glutinous corn and sorghum starches. *Ind. & Eng. Chemistry* 36: 958-963.

Medina S., C. Marín, V. Segovia, A. Bejarano, Z. Venero, R. Ascanio, E. Meléndez. 2002. Evaluación de la estabilidad del rendimiento de variedades de maíz en siete localidades de Venezuela. *Agronomía Trop.* 52(3): 255-275.

Melgarejo M. 2006. El maíz: su importancia histórica en la cultura americana. En: *Maíz y Nutrición. Informe sobre los usos y las propiedades nutricionales del maíz para la alimentación humana y animal*. Recopilación de ILSI Argentina. Serie de Informes Especiales, volumen II, Octubre de 2006, pp: 4-8.

Mendoza-Elos M., E. Andrio Enríquez, J.M. Juárez Goiz, C. Mosqueda Villagomez, L. Latournerie Moreno, G. Castañón-Nájera, A. López Benítez, E. Moreno Martínez. 2006. Contenido de lisina y triptofano en genotipos de maíz de alta calidad proteica y normal. *Universidad y Ciencia* vol. 22, No. 022, pp: 1543-161, ISSN: 0186-2979.

Mertz E.T., L.S. Bates, O.E. Nelson. 1964. Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm. *Science* 145: 279-280.

Miao Y., D.J. Mulla, P.C. Robert, J.A. Hernandez. 2006. Within-field variation in corn yield and grain quality responses to nitrogen fertilization and hybrid selection. *Agron. J.*98:129-140.

Miedema P. 1982. The effects of low temperature on *Zea mays*. *Advances in Agronomy* 35: 93-128.

Miguez F., L. B. Windauer. 2004. Efecto de la fertilización con sulfato de amonio sobre el rendimiento, el contenido de proteína y de aceite en grano de maíz. *Revista de la Univesidad Católica Argentina* vol. 22. Versión on-line, ISSN 1668-1940.

Miller E.C. 1919. Development of the pistillate spikelet and fertilization in *Zea mays* L., *J. Agr. Res.* 18: 255-266.

Miller P.A., B. Brimhall. 1951. Factors influencing the oil and protein content of corn grain. *Agron. J.* 43: 305-311.

Bibliografía

Miracle M.P. 1966. Maize in Tropical Africa. The Univ. of Wisconsin Press, Wisconsin, WI, USA.

Misra P.S., E.T. Mertz, D.V. Glover. 1977. Características de las proteínas que se encuentran en los mutantes endospermicos sencillo y doble del maíz. En: *Maíz de alta calidad proteínica. Compendio de las ponencias presentadas en el Simposio Internacional CIMMYT-PURDUE*, pp: 315-330, 1^{ra} ed., Ed. Limusa, México.

Mittelmann A., J.B. de Miranda Filho, G.J. Mello Monteiro de Lima, C. Hara-Klein, R.T. Tanaka. 2003. Potential of the ESA23B maize population for protein and oil content improvement. *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)* vol. 60(2): 319-327.

Molina M.C., C.A. Naranjo. 1987. Cytogenetic studies in the genus *Zea*. I. Evidence for five as the basic chromosome number. *Theor. Appl. Genetics* 73: 542-550.

Moll R.H., W.S. Salhuana, H.F. Robinson. 1962. Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize. *Crop Sci.* 2: 197-198.

_____, J.H. Lonquist, J. Vélez Fortuno, E.C. Johnson. 1965. The relationship between heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics* 52: 139-144.

_____, Abdul Raii, C.W. Stuber. 1977. Frequency distributions of maize before and after reciprocal recurrent selection. *Crop Sci.* 17:794-96.

Montiel M.D., J.C. Elizalde. 2004. Factores que afectan la utilización ruminal del grano de sorgo en vacunos. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 24(1-2): 1-20.

Moore G., K.M. Devos, Z. Wang, M.D. Gale. 1995. Cereal genome evolution. Grasses, line up and form a circle. *Current Biology* 5(7): 737-739.

Moraes L., F. Vartorelli. 2006. Particularidades nutricionales del grano de maíz en la alimentación de aves. En: *Maíz y Nutrición. Informe sobre los usos y las propiedades nutricionales del maíz para la alimentación humana y animal*. Recopilación de ILSI Argentina. Serie de Informes Especiales, volumen II, Octubre de 2006, pp 39-41.

Moro G.L., J.E. Habben, B.R. Hamaker, B.A. Larkins. 1996. Characterization of the variability in lysine content for normal and opaque 2 maize endosperm. *Crop Sci.* 36: 1651-1659.

Motto M., R.H. Moll. 1983. Prolificacy in maize. A Review. *Maydica* 28:53-76.

_____, H. Hastings, M. Lauria, V. Rossi. 2005. Gene discovery to improve quality-related traits in maize. En: R. Tuberoso, R.L. Phillips, M. Gale (Eds.). *Proceeds. of the Intl. Congress "In the Wake of the Double Helix: From the Green Revolution to the Gene Revolution"*, pp: 173-192, Avenue Media, Bologna, Italia.

Mua J.P., D.S. Jackson. 1995. Fractionation of regular corn starch: A comparison of aqueous leaching and aqueous dispersion methods. *Cer. Chem.* 72(5): 508-511.

Naranjo C., M.C. Molina, L. Poggio. 1990. Evidencias de un número básico x=5 en el género *Zea* y su importancia en estudios del origen del maíz. *Acad. Nac. Cs. Ex. Fis. y Nat.*, Buenos Aires, Monografía 5: 43-53.

Bibliografía

- Narváez-González E.D, J.D. Figueroa, S. Taba, E. Castaño, R.A. Martínez-Peniche. 2007. Efecto del tamaño del gránulo de almidón de maíz en sus propiedades térmicas y de pastificado. *Rev. Fitotec. Mex.* 30:269-277.
- Navarro E., F. Borrego. 1993. Efectos génicos y heterosis en poblaciones parentales y poblaciones derivadas de maíz (*Zea mays* L.). *Agronomía Mesoamericana* 4: 7-10.
- Nelson O.E., E.T. Mertz, L.S. Bates. 1965. Second mutant gene affecting the amino acid pattern of maize endosperm proteins. *Science* 150: 1469-1470.
- Neuffer M.G., E.H. Coe, S.R. Wessler. 1996. *Mutants of maize*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cambridge, ISBN: 0-87969-444-0, 468 págs.
- Nelson O., D. Pan. 1995. Starch synthesis in maize endosperm. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46: 475-96.
- Nielsen R.L., P.R. Thomison, G.A. Brown, A.L. Halter, J. Wells, K.L. Wuethrich. 2002. Delayed planting effects on flowering and grain maturation of dent corn. *Agronomy J.* 94(3): 549-558.
- Okporie E.O., I.U. Obi. 2004. Development of acid tolerant, high yielding and high nutritional maize variety after two years of mass selection. *Sci. Agric., Food, Tech and Environ.* 4: 23-30.
- _____, H.O. Oselebe. 2007. Correlation of protein and oil contents with five agronomic characters in maize (*Zea mays* L.) after three cycles of reciprocal recurrent selection. *World J. of Agric. Sci.* 3(5):639-641.
- Olivera Carrión M. 2006. Aporte nutricional de las principales formas de consumo del maíz en la alimentación humana. En: *Maíz y Nutrición. Informe sobre los usos y las propiedades nutricionales del maíz para la alimentación humana y animal*. Recopilación de ILSI Argentina. Serie de Informes Especiales, volumen II, Octubre de 2006, pp 56-62.
- Ordás A. 1991. Heterosis in crosses between American and Spanish populations of corn. *Crop Sci.* 31: 931-935.
- Orman B.A., R.A. Jr Schumann. 1991. Comparison of near-read spectroscopy calibration methods for the prediction of protein, oil and starch in maize grain. *J. Agric. Food Chem.* 39(5): 883-886.
- Ortega E.I., L.S. Bates. 1983. Biochemical and agronomic studies of two modified hard endosperm *opaque-2* maize (*Zea mays*) populations. *Cereal Chem.* 60: 107-111.
- Ortiz de Bertorelli L. 1982. Estudio comparativo de algunas características físicas, químicas y proteicas de los maíces Venezuela-1, Arichuna, Obregon y Venezuela-1 Opáco-2. *Rev. Fac. Agron. (Maracay)* XII(1-2):389-419.
- Otegui M.E., F.H. Andrade, E.E. Suero. 1995. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crop Res.* 40: 87-94.

Bibliografía

Otegui M.E., F.H. Andrade, E.E. 2000. New relationships between light interception, ear growth and kernel set in maize. En: M.E. Westgate y K.J. Boote (Eds.) *Physiology and modeling kernel set in maize*, pp:89-102. CSSA Spec. Publ. 29. CSSA and ASA, Madison, WI, USA.

Owens F. 2005. Corn genetics and animal feeding value. Pioneer Hi-Bred International: Johnston, IA, USA.

Paiva E., A. Kriz, M.J.V.V.D. Peixoto, J.C. Wallace. 1992. Quantitation and distribution of gamma-zein in the endosperm of maize kernels. *Cer. Chem.* 68: 276-279.

Paliwal R.L. 2001a. Usos del maíz. En: Marathée J.P. (Ed.) *El maíz en los trópicos: Mejoramiento y producción*. Colección FAO: Producción y protección vegetal-28, Roma, Italia. ISBN: 9253044578.

Disponible en: <http://www.fao.org/docrep/003/x7650s/x7650x08.htm>

_____. 2001b. Mejoramiento del maíz con objetivos especiales. En: Marathée J.P. (Ed.) *El maíz en los trópicos: Mejoramiento y producción*. Colección FAO: Producción y protección vegetal-28, Roma, Italia. ISBN: 9253044578. Disponible en: http://www.fao.org/docrep/003/x7650s/x7650s20.htm#P0_0

_____. 2001c. Introducción al maíz y su importancia. En: Marathée J.P. (Ed.) *El maíz en los trópicos: Mejoramiento y producción*. Colección FAO: Producción y protección vegetal-28, Roma, Italia. ISBN: 9253044578. Disponible en: <http://www.fao.org/DOCREP/003/X7650S/X7650S00.HTM>

Panase V.G. 1940. The application of genetics to plant breeding. II. The inheritance of quantitative characters of plant breeding. *Jour. Genet.* 40: 283-302.

Panthee D.R., V.R. Pantalone, D.R. West, A.M. Saxton, C.E. Sams. 2005. Quantitative trait loci for seed protein and oil concentration, and seed size in soybean. *Crop Sci.* 45: 2015-2022.

Papucci S, A. González, M. Cruciani, G. Tuttolomondo, G. Peralta, H. Pedrol. 2004. Comportamiento de híbridos de Maíz en Zavalla (Campaña 03/04). *Revista Agromensajes de la Facultad* 13 (08/2004), Fac. de Cs. Agrarias UNR.

Pardo A.M., M.D. Magnano, M.V. Kandus, D. Almorza, R. Boggio. 2009. Correlaciones entre caracteres productivos y su heredabilidad en híbridos de maíz (*Zea mays* L.) provenientes de líneas BLS (Balanced lethal system). XXXVIII Congreso Argentino de Genética, S. M. de Tucumán, Argentina. *Lilloa* 45 (supl.): 72, ISSN: 0075 – 9481.

Parodi L., M. Dimitri. 1987. Gramíneas. En: *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. Tomo I, Volumen II-3ra. edición. Descripción de plantas cultivadas. Editorial ACME S.A.C.I., Buenos Aires, 1112 págs.

Patzek T.W. 2006. A statistical analysis of the theoretical yield of ethanol from corn starch. *Nat. Res. Research* 15(3): 205-212.

Paulis J.W., A.J. Peplinsky, J.A. Bietz, T.C. Nelsen, R.R. Bergquist. 1993. Relation of kernel hardness and lysine to alcohol-soluble protein composition in quality protein maize hybrids. *J. Agric. Food Chem.* 41(12): 2249-2253.

Bibliografía

Paulsen M.R., L.O. Pordesimo, M. Singh, S.W. Mbuvi, B. Ye. 2003. Maize starch yield calibrations with near infrared reflectance. *Biosystems Engineering* 85(4): 455-460.

Pedrol H., J. M. Castellarán, F. Salvagiotti. 2004. Importancia del maíz en la rotación de los cultivos. Sustentabilidad y Diversificación de Riesgos Productivos. *IDIA XXI* 6(4): 141-146.

_____. 2006. Producción por planta en maíz. Diferencias por oferta de recursos (agua y radiación) y cultivares. Oliveros 2005/06. *Para mejorar la producción* 32: 19-25, INTA EEA Oliveros, Pcia. Santa Fé, Argentina.

_____, F. Ferragutti, O. Rosso. 2009. Fechas de siembra y rendimientos de maíz en Oliveros (Santa Fé), campaña 2008/09. *Para mejorar la producción* 41: 41-49, INTA EEA Oliveros, Pcia. Santa Fé, Argentina.

Penny L.H., G.E. Scott, W.D. Guthrie. 1967. Recurrent selection for European corn borer resistance in maize. *Crop Sci.* 7: 407-9.

Pereira R.C., L.C. Davide, C.A. Pedrozo, N.P. Carneiro, I.R.P. Souza, E. Paiva. 2008. Relationship between structural and biochemical characteristics and texture of corn grains. *Genet. Mol. Res.*7(2): 498-508.

Pinthus M.J. 1973. Estimate of genotypic value: A proposed method. *Euphytica* 22: 121-123.

Pixley K.V., M.S. Bjamason. 1993. Combining ability for yield and protein quality among modified-endosperm opaque-2 tropical maize inbreds. *Crop Sci.* 33: 1229-1234.

Plaisted R., A. Cubillos. 1972. Selection of parents on the basis of components of yield. *Am. J. of Potato Res.* 49(5): 182-186.

Poggio L., C.A. Naranjo. 1995. Origen del maíz: evidencias citogenéticas. Proceedings de la Reunión Latinoam. Zona Andina Inv. Maíz, pp 969-980.

_____. 2004. Citogenética. En: Echenique V., Rubinstein C. y Mroginski L. (Eds.). *Biología y Mejoramiento Vegetal*, pp 69-79, Ediciones INTA, Buenos Aires.

Pons L. 2003. Heart-friendly corn oil?. New high-oleic corn varieties make it possible. Agricultural Research Service. USDA.

Disponibile en= <http://www.ars.usda.gov/is/ar/archive/aug03/corn0803.htm>

Powel E.L. 1973. Starch amylopectin (waxy corn and waxy sorghum). En: R.L. Whistler & J.N. BeMiller (Eds.). *Industrial gums*, pp. 567-76, 2nd ed., Academic Press, Orlando (FL), USA.

Primo Yúfera E. 1997. *Química de los alimentos*. 1^{ra} ed., Editorial Síntesis, Madrid, 461 págs.

Prine G.M. 1971. A critical period for ear development in maize. *Crop Sci.* 11: 782-786.

Purchase J.L., H. Hatting, C.S. Van Deventer. 2000. Genotype x environment interaction of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in South Africa: II. Stability analysis of yield performance. *S. Afr. J. Plant Soil* 17: 101-107.

Bibliografía

Ramírez D., H. Córdova. 1992. *Patrones de siembra en la producción de semilla de maíz híbrido*. Saltillo, México, Pub. Centro de Semillas UAAAN.

Randolph E.F. 1976. Contribution of wild relative of maize to the evolutionary history of domesticated maize: a synthesis of divergent hypotheses. *J. Econ. Bot.* 30: 321-345.

Rasse D.P., J.T. Ritchie, W.W. Wilhelm, J. Wei, E.C. Martin. 2000. Simulating inbred-maize yields with CERES-IM. *Agron. J.*92:672-678.

Reddy V.H., T.B. Daynard. 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* 28: 339-355.

Reddy I., P.A. Seib. 2000. Modified waxy wheat starch compared to modified waxy corn starch. *J. of Cer. Sci.* 31 (1): 25-39.

Richey F.D. 1924. Effects of selection on the yield of a cross between varieties of corn. *U.S. Dept. Agr. Bul.* 1209.

_____. 1947. Corn breeding: Gamete selection, the Oenothera method of related miscellany. *Jour. Am. Soc. Agron.* 39:403-411.

Rincon-Tuexi J.A., S. Castro Nava, J.A. López Santillán, A.J. Huerta, C. Trejo López, F. Briones Encinia. 2006. Temperatura alta y estrés hídrico durante la floración en poblaciones de maíz tropical. *Int. J. of Exp. Botany (Phyton)* 75:31-40.

Ritchie J.T., J.R. Kiniry, C.A. Jones, P.T. Dyke. 1986. Model inputs. En: C.A. Jones y J.R. Kiniry (Eds.) CERES-MAIZE. A simulation model of maize growth and development. Texas A&M, University Press, College Station.

Ritchie S., J. Hanway. 1993. How a Corn Plant develops. Special Report No. 98. Iowa State University of Science and Technology. Cooperative Extension Service. Ames, Iowa. URL= www.iastate.edu

Ritchie J.T., G. Alagarswamy. 2003. Model concepts to express genetic differences in maize yield components. *Agron. J.* 95:4-9.

Robbelen G. 1977. Possibilities and limitations of breeding for nutritional improvement of cereals, pp. 47-57. En: Nutritional evaluation of cereal mutants, IAEA, Vienna.

Robutti J.L. 2004. Calidad y usos del maíz. *IDIA XXI* 6(4): 100-104.

Rodríguez Pérez J.E., J. Sahagún Castellanos, H.E. Villaseñor Mir, J. D. Molina Galán, A. Martínez Garza. 2002. Estabilidad de siete variedades comerciales de trigo (*Triticum aestivum* L.) de temporal. *Revista Fitotecnia Mexicana*, abril-junio, vol 25(2): 143-151.

Ron A.M. de, A. Ordás. 1987. Genetic study of non-ear characters in maize. *Plant Breeding* 98:262-271.

Rood S.B., D.J. Major. 1981. Inheritance of tillering and flowering-time in early maturing maize. *Euphytica* 30:327-334.

Rooney R.W., R.L. Pflugfelder. 1986. Factors affecting starch digestibility with special emphasis for sorghum and corn. *J. Anim. Sci.* 63(5): 1607-1623.

Bibliografía

- Rosa J.G., D.M. Forsyth, D.V. Glover, T.R. Cline. 1977. Normal, Opaque-2, Waxy, Waxy Opaque-2, Sugary-2 and Sugary-2 Opaque-2 Corn (*Zea mays* L.) endosperm types for rats and pigs. Studies on protein quality. *J. Anim. Sci.* 44:1011-1020.
- Rosulj M., S. Trifunovic, I. Husic. 2002. Nine cycles of mass selection for increasing oil content in two maize (*Zea mays* L.) synthetics. *Genetics & Molecular Biology* 25(4): 449-461.
- Rowe P.R., R.H. Andrew. 1964. Phenotypic stability for a systematic series of corn genotypes. *Crop Sci.* 4:563-564.
- Ruget F., L.B. Duburcq. 1983. Développement reproducteur des bourgeons axillaires chez le maïs: stade de différenciation, nombre de fleurs. *Agronomie* 3: 797-808.
- Ruíz De Galarreta Gómez J.I. 1993. Agrupación de poblaciones locales de maíz (*Zea mays* L.) mediante caracteres morfológicos y parámetros ambientales. Tesis Doctoral, Servei de Publicacions, Universitat de Lleida, ISBN: 84-89727-64-3, 161p.
- Russell W.A. 1974. Comparative performance for maize hybrids representing different eras of maize breeding. *Proc. Corn Sorghum Res. Conf.* 29: 81-101.
- _____, S.A. Eberhart. 1975. Hybrid performance of selected maize lines from reciprocal recurrent selection and test-cross selection programs. *Crop Sci.* 15: 1-4.
- Sabata R.J., S.C. Mason. 1992. Corn hybrid interactions with soil nitrogen level and water regime. *J. Prod. Agric.* 5:137-142.
- Saeed M.T., M. Saleem, M. Afzal. 2000. Genetic analysis of yield and its component in diallel crosses (*Zea mays* L.). *Int. J. of Agric. & Biol.* 4(2): 376-378.
- Sager R. 1951. On the mutability of the waxy locus in maize. *Genetics* 36: 510-540.
- SAGPYA. 2003. *Exportaciones de granos según destinos*. Boletín de Agosto, Buenos Aires.
- Sajilata M.G., S.S. Rekha, P.R. Kulkarni. 2006. Resistant starch – A review. *Comprehensive Rev. in Food Sc. and Food Safety* vol. 5: 1-17.
- Saleem M., M. Ahsan, M. Aslam, A. Majeed. 2008. Comparative evaluation and correlation estimates for grain yield and quality attributes in maize. *Pak. J. Bot.* 40(6):2361-2367.
- Sánchez F.C., Salinas, M.Y., Vázquez, C.M.G., Velázquez, C.G.A., Aguilar, G.N. 2007. Efecto de las prolaminas del grano de maíz (*Zea mays* L.) sobre la textura de la tortilla. *ALAN Archivos Latinoam. de Nutr.* 57(3):295-301.
- Sangoi L., M.A. Gracietti, C. Rampazzo, P. Bianchetti. 2002. Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant density. *Field Crops Research* 9(1): 39-51.
- Satorre E.H., R.L. Benech Arnold, G.A. Slafer, E.B. de la Fuente, D.J. Miralles, M.E. Otegui, R. Savin. 2006. *Producción de Granos. Bases funcionales para su manejo*, A.J. Pascale (ed.), 1ra. edición, 2da. reimp., Ed. Facultad Agronomía, Univ. de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. ISBN 950-29-0713-2.

Bibliografía

Schwab E.C., R.D. Shaver, J.G. Lauer, J.G. Coors. 2003. Estimating silage energy value and milk yield to rank corn hybrids. *Animal Feed Sci. and Technology* 109: 1-18.

Schmidt R.J., F.A. Burr, M.J. Auterman, B. Burr. 1990. Maize regulatory gene opaque-2 encodes a protein with a leucine-zipper motif that binds to zein DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 46-50.

Schoch T.J., E.C. Maywald. 1956. Fractionation of starch by selective precipitation with butanol. *Analytical Chemistry* 28: 382-389.

Schopmayer H.H., G.E. Felton, C.L. Foerd. 1943. Waxy cornstarch as a replacement for Tapioca. *Ind. & Eng. Chem.* 35: 1169-72.

Scott M.P., J.W. Edwards, C.P. Bells, J.R. Schussler, J.S. Smith. 2006. Grain composition and amino acid content in maize cultivars representing 80 years of commercial maize varieties. *Maydica* 51: 417-423.

Sell J.L. 1997. Ultimos avances en alimentación de aves. XIII Curso de Especialización FEDNA, 12 págs., Madrid, España.
Disponible en: http://www.etsia.upm.es/fedna/capitulos/97CAP_XII.pdf

Semel Y., J. Nissenbaum, N. Menda, M. Zinder, U. Krieger, N. Issman, T. Pleban, Z. Lippman, A. Gur, D. Zamir. 2006. Overdominant quantitative trait loci for yield and fitness in tomato. *PNAS* 103(35): 12981-12986.

Sené M., C. Thévenot, D. Hoffmann, F. Bénétrix, M. Causse, J.L. Prioul. 2001. QTL's for grain dry milling properties composition and vitreousness in maize recombinant inbred lines. *Theor. and Appl. Genetics* 102: 591-599.

Serna-Saldívar S.O., M.H. Gómez, L.W. Rooney. 2001. Food uses of regular and specialty corns and their dry-milled fractions. En: A.R. Hallauer (Ed.). *Specialty corns*, pp. 303-338. Boca Raton, FL, USA, CRC Press, 467 págs, ISBN 0-8493-2377-0.

Shamel A.D. 1905. The effect of inbreeding in plants. *U.S. Dept. Agr. Yearbook*, pp 377-392.

Shannon J.C., D.L. Garwood, C.D. Boyer. 2009. Genetics and physiology of starch development. En: J. Be Miller & R. Whistler (Eds.) *Starch: Chemistry and Technology*, pp 23-82, 3rd edition, Academic Press, NY, USA. ISBN= 978-0-12-746275-2.

Showemimo F. A. 2007. Grain yield responsa and stability indices in sorghum (*Sorghum bicolor* (L) Moench). *Communications in Biometry and Plant Science* vol. 2 (2): 68-73.

Shull G.H. 1908. The composition of a field of maize. *Am. Breed. Assoc. Rpt.* 4: 296-301.

_____. 1909. A pure line method of corn breeding. *Am. Breed. Assoc. Rpt.* 5: 51-59.

_____. 1910. Hybridization methods in corn breeding. *Am. Breed. Mag.* 1:98-107.

Signor C., S. Dousse, J. Lorgeou, J. Derris, R. Bonhamme, P. Carolo, A. Chareosset. 2001. Interpretation of G x E interaction for early maize hybrids over 12 years. *Crop Sci.* 41: 663-669.

Bibliografía

- Singh N., P. Buriak, L. Du, V. Singh, S.R. Eckhoff. 1996. Wet milling characteristics of waxy corn hybrids obtained from different planting locations. *Starch-Stärke* 48(9): 335-337.
- Singh V., A.E. Haken, Y.X. Niu, S.H. Zou, S.R. Eckhoff. 1997. Hybrid dependent effect of lactic acid on corn starch yields. *Cer. Chem.* 74: 249-253.
- Smith D.C. 1966. Plant breeding: Development and success. En: K.J. Frey (ed.) *Plant Breeding*,
- Smith J.S.C., O.S. Smith. 1986. Environmental effects on zein chromatograms of maize inbred lines revealed by reversed-phase high-performance liquid chromatography. *Theor. Appl. Genet.* 71: 607-612.
- _____.1987. Associations among inbred lines of maize using electrophoretic, chromatographic, and pedigree data. I. Multivariate and cluster analysis of data from "Lancaster Sure Crop" derived lines. *Theor. Appl. Genet.* 73: 654-664.
- _____.1989a. The description and assessment of distances between inbred lines of maize: I. The use of morphological traits as descriptors. *Maydica* 34: 141-150.
- _____.1989b. 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: 151-160.
- Soengas P., B. Ordás, R.A. Malvar, P. Revilla, A. Ordás. 2003. Heterotic patterns among Flint maize populations. *Crop Sci.* 43: 844-849.
- Somogyi M. 1952. Note on sugar determination. *J. Biol. Chem.* 195: 19-23.
- Song T.M., F. Kong, C.J. Li, G.H. Song. 1999. Eleven cycles of single kernel phenotypic recurrent selection for percent oil in Zhongzong no. 2 maize synthetic. *J. of Genetics and Breeding* 53: 31-35.
- Spanner D., D.E. Mather, R.L. Hamilton. 1992. Genetic and agronomic evaluation of short season quality protein maize. *Canadian J. Plant Sci.* 72:1171-1181.
- Spielbauer G., P. Armstrong, J. Baier, W. Allen, B. William, K. Richardson, B. Shen, A.M. Settles. 2009. High-Throughput Near-Infrared Reflectance Spectroscopy for Predicting Quantitative and Qualitative Composition Phenotypes of Individual Maize Kernels. *Cer. Chem.* 86(5): 556-564.
- Sprague G.F. 1946. Early testing of inbred lines of corn. *Jour. Am. Soc. Agron.* 38:108-117.
- _____, J.W. Dudley (Eds.). 1988. *Corn and Corn Improvement*, 3rd ed., (Agronomy No. 18), Am. Soc. of Agronomy Inc., Madison, WIS, USA.
- _____, S.A. Eberhart. 1977. Corn breeding. En: Sprague, G.F. (ed.), *Corn and corn improvement*, pp: 305-62, Am. Soc. Agron., Madison, WI, USA.

Bibliografía

- Springer N.M., R.M. Stupar. 2007. Allelic variation and heterosis in maize: How do two halves make more than a whole?. *Genome Res.* 17: 264-275
- Srdic J., Z. Pajic, S. Drinic-Mladenovic. 2007. Inheritance of maize grain yield components. *Maydica* 52: 261-264.
- Srichuwong S., J. Gutesa, M. Blanco, S.A. Duvick, C. Gardner, J.L. Jane. 2010. Characterization of corn grains for dry-grind ethanol production. *J. of ASTM Intl.* 7(2) (online version), 10 pages., Paper ID: JAI102568, DOI: 10.1520/JAI102568.
- Steel R.G., J.H. Torrie. 1980. *Principles and procedures of statistics*. Mc Graw-Hill, New York.
- Steele L. 1978. The hybrid corn industry in the United States. In D.B. Walden, ed. *Maize breeding and genetics*. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.
- Stewart D.W., L.M. Dwyer, L.L. Carrigan. 1998. Phenological temperature response of maize. *Agronomy J.* 90: 73-79.
- Stuber, C.W. 1994. Heterosis in plant breeding. *Plant Breed. Rev.* 12: 227-251.
- Sturtevant, E.L. 1881. The superabundance of pollen in Indian corn. *Am. Nat.* 15: 1000.
- _____. 1899. Varieties of corn. *USDA Off. Exp. Sta. Bull.* 57: 1-103.
- Sung T.M. 1984. Xenia effects in modified endosperm texture opaque-2 maize. *Maize Genet. Coop. Newslett.* 58:22-23, Univ. of Missouri, USA.
- Suwantaradon K., S.A. Eberhart. 1974. Developing hybrids from two improved maize populations. *Theor. Appl. Genet.* 44: 206-10.
- Suzuki K. T. Tsukaguchi, H. Takeda, Y. Egawa. 2001. Decrease of pollen stainability of green bean at high temperatures and relationship to heat tolerance. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 126: 571-574.
- Swinkels J.J.M. 1992. Composition and properties of commercial native starches. *Starch/Staerke* 37: 1-5.
- Takeda Y., S. Hizukuri, B.O. Juliano. 1986. Purification and structure of amylose from starch. *Carbohydr. Res.* 148: 299-308.
- Tanksley S.D. 1993. Mapping polygenes. *Annu Rev. Genet.* 27: 205-233.
- Thomas K.C., W.C. Ingledew. 1990. Fuel alcohol production: Effects of free amino nitrogen on fermentation of very-high-gravity wheat mashes. *Appl. Environ. Microbiol.* 56: 2046-2050.
- Thomison P.R. 2002. Specialty maize production: Management guidelines for optimizing yield and grain quality. En: M.B. Mc Donald y S. Contreras (Eds.) *Proceedings International Seed Seminar: Trade, Production and Technology*, pp: 154-164, Pontificia Universidad Católica de Chile, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Dept. de Ciencias Vegetales, Santiago de Chile, Chile.

Bibliografía

Thomison P.R., A.B. Geyer, L.D. Lotz, H.J. Siegrist, T.L. Dobbels. 2003. Top Cross high oil corn production. *Agron. J.* 95: 147-154.

Ting Y.C., 1985. Meiosis and fertility of anther culture-derived maize plant. *Maydica* 30: 161-169.

Tolmasky D.S., C.R. Krisman. 1987. The degree of branching in (α 1,4)(α 1,6) linked glucopolysaccharides is dependent on intrinsic properties of the branching enzymes. *Europ. J. of Biochem.* 168: 393-397.

Tollenaar M. 1977. Sink-source relationships during reproductive development in maize. A review. *Maydica* 22: 49-75.

_____, L.M. Dwyer, D.W. Stewart. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield development in Ontario. *Crop Sci.* 32: 432-438.

_____, J. Wu. 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Sci.* 39: 1597-1604.

_____, L.M. Dwyer, D.W. Stewart. 2000. Physiological parameters associated with differences in kernel set among maize hybrids. En: M.E. Westgate y K.J. Boote (Eds.) *Physiology and modeling kernel set in maize* pP:115-130. CSSA Spec. Publ. 51. CSSA, Madison, WI, USA.

_____, A. Ahmadzadeh, E.A. Lee. 2004. Physiological basis of heterosis for grain yield in maize. *Crop Sci.* 44: 2086-2094.

Troyer A.F., R.W. Rosenbrook. 1983. Utility of higher plant densities for corn performance testing. *Crop Sci.* 23: 863-867.

_____. 1996. Breeding widely adapted, popular maize hybrids. *Euphytica* 92: 163-174.

Tsai C.Y., I. Dweikat, D.M. Hubert, H.L. Warren. 1992. Interrelationship of nitrogen nutrition with maize (*Zea mays*) grain yield, nitrogen use efficiency and grain quality. *J. Sci. Food Agric.* 58:1-8.

Tziotis A., K. S. K. Seetharaman, K. Wong, J.D. Klucinec, J. Jane, P.J. White. 2004. Structural properties of starch fractions isolated from normal and mutant corn genotypes using different methods. *Cer. Chem.* 81(5): 611-620.

Uhart S.A., F.H. Andrade. 1995a. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning and kernel set. *Crop Sci.* 35: 1376-1383.

_____, F.H. Andrade. 1995b. Nitrogen deficiency in maize: II. Carbon-nitrogen interaction on kernel number and grain yield. *Crop Sci.* 35: 1384-1389.

Urbano A., O. Vega, J.A. Vega. 1991. Parámetros de estabilidad del rendimiento en maíz. *Rev. Fac. Agron. (Maracay)* 18: 21-38.

USDA. 2003. *World Agricultural Supply and Demand Estimates*. Wasde-403, October 10, 2003.

Bibliografía

- USDA. 2003. *World Agricultural Production*. October 12.
- USDA. 2007. *World Corn Supply and Use*. Wasde-442-23, January 2007.
- U.S. Grains Council. 1999. 1998-1999 Value-enhanced corn quality report. U.S. Grains Council, Washington D.C., USA.
- Vallejo Cabrera F.A., E.I. Estrada Salazar. 2002. Mejoramiento genético de plantas. Universidad Nacional de Colombia-Sede Palmira, ISBN: 958-8095-11-5, 402 págs.
- Van Hung P. 2008. Characteristics of starch and starch-based food products – Role of amylose and amylopectin. En: K.N. Papadopoulos (Ed.) *Food Chemistry Research Developments*, pp. 141-166, Nova Science Publishers Inc., New York.
- Vasal S.K., E. Villegas, R. Bauer. 1979. Present status of breeding quality protein maize. En: *Proc. Symp. On Seed Protein Improv. in Cereals and Grain Legumes*, pp. 127-48, Neuherberg, Fed. Repub. Ger., 4-8 Sept. 1978.
- _____, M. Bjarnason, B. Gelaw, P. Goertz. 1980. Genetic modifiers and breeding strategies in developing hard endosperm *opaque-2* materials. En: W.G. Pollmer & R.H. Phillips (Eds.) *Improvement of quality traits of maize for grain and silage use*, pp. 37-71, Martinus Nijhoff, La Haya.
- _____, H. Córdova. 1996. Heterosis en maíz: acelerando la tecnología de híbridos de dos progenitores para el mundo en desarrollo. *Curso Internacional de Actualización en Fitomejoramiento y Agricultura Sustentable*, UAAAN. Buenavista, Saltillo, Coah. pp. 32-54.
- Vasanthan T. 2001. Overview of laboratory isolation of starch from plant materials. *Curr. Protoc. Food Analyt. Chem.* E2.1.1-E2.1.6. Online ISBN: 9780471142911.
- Vásquez D.R., B. Abadia, L.C. Arreaga. 2004. Aplicación de la espectroscopia de reflectancia en el infrarrojo cercano (NIRS) para la caracterización nutricional del pasto Guinea y del grano de maíz. *Revista CORPOICA* 5(1): 49-55.
- Vavilov N.I. 1931. Mexico and Central America as the principal center of origin of cultivated plants of the new World. *Appl. Bot., Genet. and Plant Breed. Bul.* 26: 179-199.
- Vega C.R.C., F.H. Andrade, V.O. Sadras. 2001. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Res.*72: 163-175.
- Vergagni G.A. 2004. La industria del etanol a partir del maíz. ¿Es factible su desarrollo en la Argentina?. MAIZAR-V&A Desarrollos empresarios, 90 págs., Bs. As., Argentina.
- Vietmeyer N.D. 2000. A drama in three long acts: the story behind the story of the development of quality-protein maize. *Diversity* 16: 29-32.
- Vignaux N., S.R. Fox, L.A. Johnson. 2006. A 10-g laboratory wet-milling procedure for maize and comparison with larger scale laboratory procedures. *Cer. Chem.* 83: 482-490.
- Vijendra Das L.D. 1970. Chromosome associations in diploid and autotetraploid *Zea mays* L. *Cytologia* 35: 259-261.

Bibliografía

- Villegas E., E. Ortega, R. Bauer. 1984. Métodos químicos usados en el CIMMYT para determinar la calidad de las proteínas de los cereales. México D.F., CIMMYT.
- Villegas E., S.K. Vasal, M. Bjamason, E.T. Mertz. 1992. Quality protein maize-what is it and how was it developed. En: E.T. Mertz (Ed.) *Quality protein maize*, pp. 27-48, Am. Assoc. Cereal Chem., St. Paul, MN, USA.
- Vivek B.S., A.F. Krivanek, N. Palacios-Rojas, S. Twumasi-Afriyie, A.O. Diallo. 2008. Mejoramiento de maíz con calidad de proteína. Protocolos para generar variedades QPM. México D.F., CIMMYT, 66 págs. ISBN= 9789706481641.
- Voltas J., F. van Eeuwijk, E. Igartua, L.F. García del Moral, J.L. Molina-Cano, I. Romagosa. 2002. Genotype by environment interaction and adaptation in barley breeding: Basic concepts and methods of analysis. En: Slafer G.A., J.L. Molina-Cano, R. Savin, J.L. Araus, I. Romagosa (Eds.). *Barley Science: Recent Advances from Molecular Biology to Agronomy of Yield and Quality*, pp 205-241, The Harworth Press Inc., New York, USA.
- Von Linné C., 1753. *Species Plantarum*, edic. 1,2: 971.
- _____. 1754. *Genera Plantarum*, edic. 3: 419.
- Wallace J.C., M.A. Lopes, E. Paiva, B.A. Larkins. 1990. New methods for extraction and quantitation of zeins reveal a high content of gamma-zein in modified opaque-2 maize. *Plant Physiol.* 92: 191-196.
- Wang Y.J., E. Kanemasu. 1960. A critique of the heat unit approach to plant response studies. *Ecology* 41 (4): 785-790.
- Wang Y.J., P.J. White, L. Pollack, J.L. Jane. 1993. Amylopectin and intermediate materials in starches from mutant genotypes of the Oh43 inbred line. *Cer. Chem.* 70(5): 521-525.
- Wang T.L., T.Y. Bogracheva, C.L. Hedley. 1998. Starch: as simple as A, B, C?. *J. of Exp. Botany* vol. 49 (320): 481-502.
- Wang R.L., A. Stec, J. Hey, L. Lukens, J. Doebley. 1999. The limits of selection during maize domestication. *Nature*, 398: 236 – 239.
- Wang X.L., B.A. Larkins. 2001. Genetic analysis of amino acid accumulation in *opaque-2* maize endosperm. *Plant Physiol.* 125: 1766-1777.
- _____, Y.M. Woo, C.S. Kim, B.A. Larkins. 2001. Quantitative trait locus mapping of loci influencing elongation factor 1 alpha content in maize endosperm. *Plant Physiol.* 25: 1271-1282.
- Warrington I.J., E. Kanemasu. 1983. Corn growth response to temperature and photoperiod. I. Seedling emergence, tassel initiation and anthesis. *Agronomy J.* 75 (5): 749-754.
- Wassom J.J., J.C. Wong, E. Martinez, J.J. King, J. DeBaene, J.R. Hotchkiss, V. Mikkilineni, M.O. Bohn, T.R. Rocheford. 2008a. QTL associated with maize kernel oil, protein and starch concentrations; kernel mass; and grain yield in Illinois high oil x B73 backcross-derived lines. *Crop Sci.* 48: 243-252.

Bibliografía

Wassom J.J., V. Mikkilineni, M.O. Bohn, T.R. Rocheford. 2008b. QTL for fatty acid composition of maize kernel oil in Illinois High Oil x B73 backcross-derived lines. *Crop Sci.* 48: 69-78.

Watson S.A. 1987. Structure and composition. En: S. A. Watson & P.E. Ramstad (Eds.), *Corn: Chemistry and Technology*, pp. 53-82, Am. Assoc. Cereal Chem., St. Paul, MN, USA.

_____. 1988. Corn marketing, processing and utilization. En: G.F. Sprague & J.W. Dudley (Eds.), *Corn and corn improvement*, 3rd. ed., pp. 882-940, Am. Soc. of Agronomy. Madison, WI, USA.

Weatherwax P., 1919. Gametogenesis and fecundation in *Zea mays* as the basis for Xenia and Heredity in the Endosperm. *Bull. Torrey Club* 46: 73-90.

_____. 1923. *The story of the corn plant*. Chicago, University Press.

_____. 1955. History and origin of corn. I. Early history of corn and theories as to its origin. En: *Corn and corn improvement*, pp. 1-16, New York, Academic Press, NY, USA.

Weber E. 1987. Lipids of the kernel. En: S.A. Watson & P.E. Ramstad (Eds.), *Corn Chemistry and Technology*, pp. 311-343, Am. Assoc. of Cereal Chemistry, St. Paul., MN, USA.

Wehling R.L., D.S. Jackson, D.G. Hooper, A.R. Ghaedian. 1993. Prediction of wet-milling starch yield from corn by near-infrared spectroscopy. *Cer. Chem.* 70: 720-723.

Wellhausen E.J., L.M. Roberts, E. Hernández. 1951. Razas de maíz en México, su origen, características y distribución. Oficina de Estudios Especiales. Secretaria de Agricultura y Ganadería. México. Folleto Técnico No. 5, México D.F., 237 págs.

Wendel J., C. Stuber, M. Edwards, M. Goodman. 1986. Duplicated chromosome segments in maize (*Zea mays* L.) further evidence for hexokinase isoenzymes. *Theor. Appl. Genet.* 72: 178-185.

Westcott B. 1985. Some methods of analysing genotype-environment interaction. *Heredity* 56: 243-253.

Whistler R.L., J.R. Daniel. 1984. Molecular structure of starch. En: R.L. Whistler, J.N. BeMiller & E.F. Paschall (Eds.). *Starch: Chemistry and Technology*, 2nd ed., pp. 153-82, Elsevier Science & Technology Books, New York, NY, USA, ISBN 0-127462-70-8.

_____. 1997. Starch. En: R.L. Whistler, J.N. BeMiller (Eds.) *Carbohydrate Chemistry for Food Scientists*, 1st ed., pp. 117-151, Eagan Press, St. Paul, MN, USA, ISBN 0-913250-92-9.

White P.J. 2000. Properties of corn starch. En: A.R. Hallauer (Ed.) *Specialty corns*, 2da. ed., CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 479 págs.

Bibliografía

- Widstrom N.W., M.E. Carr, M.O. Bagby, L.T. Black. 1987. Harvest methods for estimated ethanol yields from relative fermentable carbohydrate accumulation in maize hybrids. *Agron. J.* 79(4): 758-760.
- Wilhelm W.W., B.E. Johnson, J.S. Schepers. 1995. Yields, quality, and nitrogen use of inbred corn with varying number of leaves of leaves removed during detasseling. *Crop Sci.* 35:209-212.
- Wilhelm E.P., R.E. Mullen, P.L. Keeling, W.G. Singletary. 1999. Heat stress during grain filling in maize. Effects on kernel growth and metabolism. *Crop Sci.* 39: 1733-1741.
- Wilkes HG. 1967. Teosinte: The closest relative of maize. *The Bussey Institution*, Harvard University, Cambridge, MA, USA, 159 págs.
- Wilkes H.G. 1979. Mexico and Central America as a center for the origin of maize. *Crop Improv.* (India) 6: 1-18.
- _____. 1985. Teosinte: the closest relative of maize revisited. *Maydica*, 30: 209-223.
- Wilkes H.G., M.M. Goodman. 1995. Mystery and missing links: the origin of maize. En: S. Taba (Ed.) *Maize genetic resources*, pp. 1-6, CIMMYT, Mexico, DF.
- Williams P.C. 1979. Screening wheat for protein and hardness by near-infrared spectroscopy. *Cereal Chemistry* 56:169-172.
- Williams P., K. Norris. 2001. Near-Infrared technology in the Agricultural and Food Industries. 2nd. Edition. American Association of Cereal Chemists Inc., St. Paul, MN, USA.
- Winzer N., M. Di Renzo, S. Olmos. 2004. Métodos para estimar variabilidad genética. En: Echenike V., C. Rubinstein, L. Mroginski (Eds.). *Biotecnología y Mejoramiento vegetal*, Parte VI Métodos de análisis de la variabilidad, capítulo 2, pp 119-210, Ediciones INTA, Buenos Aires, ISBN 987-521-138-9.
- Wood J.D., R.I. Richardson, G.R. Nute, A.V. Fisher, M.M Campo, E. Kasapidou, P.R. Sheard, M. Enser. 2004. Effects of fatty acids on meat quality: a review. *Meat Sci.* 66: 21-32.
- Worku M., H. Zelleke, G. Taye, B. Tolessa, L. Wolde, W. Abera, A. Guta, H. Tuna. 2002. Yield stability of maize (*Zea mays* L.) genotypes across locations. En: Friesen D.K. and A.F.E. Palmer (Eds.). *Integrated Approaches to Higher Maize Productivity in the New Millennium: Proceedings of the Seventh Eastern and Southern Africa Regional Maize Conference, 5-11 February, 2002, Nairobi, Kenya*: CIMMYT (International Maize and Wheat Improvement Center) and KARI (Kenya Agricultural Research Institute).
- Wricke G. 1962. Über eine methode zur erfassung der ökologischen Streubreite in feldversuchen. *Z. Pflanzenzüchtg.* 47: 92-96.
- Wu Y.V. 1989. Protein-rich residue from ethanolic fermentation of high-lysine, dent, waxy and white corn varieties. *Cer. Chem.* 66(6): 506-509.

Bibliografía

- Wu R.L., X.Y. Lou, C.X. Ma, X.L. Wang, B.A. Larkins, G. Casella. 2002. An improved genetic model generates high-resolution mapping of QTL for protein quality in maize endosperm. *PNAS* 99(17): 11281-11286.
- Wu X., R. Zhao, D. Wang, S.R. Bean, P.A. Seib, N.R. Tuinstra, M. Campbell, A. O'Brien. 2006. Effects of amylose, corn protein and corn fiber contents on production of ethanol from starch-rich media. *Cer. Chem.* 83(5): 569-575.
- Wych, R.D. 1988. Production of hybrid seed corn. In G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, 3rd ed., pp 565-607. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.
- Xie F., L. Yu, B. Su, P. Liu, J. Wang, H. Liu, L. Chen. 2009. Rheological properties of starches with different amylose/amylopectin ratios. *J. of Cer. Sci.* 49(3): 371-377.
- Yamada T., M.Taki. 1976. Fractionation of maize starch by gel-chromatography. *Starch/Stärke* 28(11): 374-377.
- Yamada T., T. Komiya, M. Akaki, M. Taki. 1978. A Novel type of corn starch from a strain of maize. *Starch/Stärke* 30(5):145-148.
- Yan W.L., A. Hunt, Q. Sheng, Z. Szlavnic. 2000. Cultivar evaluation and megaenvironment investigation based on the GGE Biplot. *Crop Sci.* 40: 597-605.
- _____, I. Rajkang. 2002. Biplot analysis of test sites and trait relations of soybean in Ontario. *Crop Sci.*42: 11-20.
- _____, N.A. Tinker. 2006. Biplot analysis of MET data: principles and applications. *Can. J. of Plant Science* 86: 623-645.
- Yao Y., D.B. Thompson, M.J. Guiltinan. 2004. Maize starch-branching enzyme isoforms and amylopectin structure. In the absence of starch-branching enzyme IIb, the further absence of starch-branching enzyme Ia leads to increased branching. *Plant Physiol.* 136: 3515-3523.
- Yermanos D.M., S. Hemstreet, M.J. Garber. 1967. Inheritance of quality and quantity of seed-oil in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Crop Sci.* 7: 417-422.
- Yu X., C. Houtman, R.H. Atalla. 1996. The complex of amylose with iodine. *Carbohydr. Res.* 292: 129-141.
- Yuan R.C., D.B. Thompson. 1998. Rheological and thermal properties of aged starch pastes from three waxy maize genotypes. *Cer. Chem.* 75: 117-123.
- Zehr B.E., S.R. Eckhoff, S.K. Singh, P.L. Keeling. 1995. Comparison of wet-milling properties among maize inbred lines and their hybrids. *Cer. Chem.* 72: 491-497.
- Zehr B.E., S.R. Eckhoff, W.E. Nyquist, P.L. Keeling. 1996. Heritability of Product Yields from Wet-milling Maize Grain. *Crop Sci.* 36:1159-1165.

Bibliografía

Zhang X., N. Szydlowski, D. Delvallé, C. D'Hulst, M.G. James, A.M. Myers. 2008. Overlapping functions of the starch synthases SSII and SSIII in amylopectin biosynthesis in Arabidopsis. *BMC Pl. Biol.* 8: 96. Disponibile en: <http://www.biomedcentral.com/1471-2229/8/96>.

Zhao C., T. Ning, N. Jiao, B. Han, Z. Li. 2005. Effects of genotype and environment on protein and starch quality of wheat grain. *The J. of Applied Ecology* 16(7): 1257-1260.

Zhao R., X. Wu, B.W. Seabourn, S.R. Bean, L. Guan, Y.C. Shi, J.D. Wilson, R. Madl, D. Wang. 2009. Comparison of waxy vs. nonwaxy wheats in fuel ethanol fermentation. *Cer. Chem.* 86(2): 145-156.

Zobel R.W., M.J. Wright, H.G. Gauch. 1988. Statistical analysis of a yield trial. *Agron. J.* 80: 388-393.