

Herencia de la resistencia al acame de raíces en maíz dulce (*Zea mays* L.)

Inheritance of root-lodging in sweet corn (*Zea mays* L.)

García, Moraima¹ y Watson, Clarence E. Jr²

¹INIA Monagas Estación Experimental Caripe; Carretera Caripe Cariaco, Boquerón, Caripe 6210, Monagas Venezuela; Email: mgarcia@inia.gov.ve; Teléfono: 02924149146. ²Mississippi State University, Dep. Of Experimental Statistics, Box 9653, MS 39762, USA; Email: cew1@ra.msstate.edu; Teléfono: 0016013252061; Fax: 001601325 7779

RESUMEN

El acame de raíces en maíz dulce (*Zea mays* L.) es una de las principales causas de pérdidas de rendimiento debido a las dificultades que ocasionan la caída de las plantas al momento de realizar la cosecha mecánica. Los genotipos de maíz superdulces, los cuales son muy demandados por su buena calidad comestible son señalados como muy susceptibles al acame (Tracy, 1997). Los objetivos de este estudio fueron evaluar el modo de herencia de la resistencia al acame en una población de maíz "shrunken-2" (*sh2*) y examinar las posibles relaciones entre características morfológicas relativas al acame en condiciones de campo. Dos líneas, R33 (susceptible) y Mp708 (resistente), fueron cruzadas, posteriormente los progenitores y las progenies resultantes (F1, F2, F3, F4, RC1; R2 y RC3) fueron evaluados en condiciones de campo durante el período 1996-1998, se llevaron registros por planta de, resistencia al acame de raíces a 2 edades del cultivo, altura de planta, altura de la mazorca y diámetro del tallo. El análisis de la media generacional indicó que mucha de la variación genética para la resistencia genética al acame de raíces fue aditiva. La estimación de heredabilidad en un sentido estricto para resistencia al acame fue moderada para los años 1996 y 1998, al menos dos genes influenciaron la resistencia. Resistencia al acame en genotipo *sh2* fue mejorada por selección de pedigrí. Las evaluaciones de acame en campo a las doce semanas, después de la siembra, diferenciaron mejor los genotipos que las evaluaciones realizadas a las 8 semanas.

Palabras Claves: *Zea mays* L.; maíz dulce; resistencia genética; acame de raíces.

ABSTRACT

Root lodging in sweet corn (*Zea mays* L.) is an important cause of yield loss due to difficulty of mechanical harvest. Supersweet corn genotypes which are highly desirable for their good eating quality have been reported as susceptible to lodging (Tracy, 1997). The objectives of this study were to evaluate the mode of inheritance of lodging resistance in a shrunken-2 (*sh2*) sweet corn population and examine possible relationships among morphological characteristics related to lodging under field conditions. Two inbred lines, R33 (susceptible to lodging) and Mp708 (resistant to lodging), were crossed and the parents and resulting progenies (F1, F2, F3, F4, BC1, BC2, and BC3) were evaluated in the field from 1996 to 1998. Data on root-lodging resistance at different stages, plant height, ear height, and stem diameter were taken during on an individual plant basis. Generation mean analysis indicated that much of the genetic variation for root-lodging resistance was additive. Narrow-sense heritability estimates for lodging-resistance were moderate for 1996 and 1998. At least two genes were influencing root-lodging resistance. Root-lodging resistance in *sh2* phenotypes was improved by pedigree selection. Field evaluations for root-lodging at 12 weeks after planting differentiated resistant genotypes better than field evaluations at 8 weeks.

Key words: *Zea mays*, sweet corn, genetic resistance, root lodging

INTRODUCCIÓN

En maíz, el acame de raíces dificulta severamente la cosecha mecánica, ocasionando pérdidas que pueden variar desde 5 hasta 25 % (Súber y Kang, 1978). Por ello, es conveniente que los fitomejoradores incluyan, dentro de los programas de mejoramiento la evaluación de resistencia al acame (Hallauer, 1987). La evaluación de material genético para resistencia al acame está usualmente basado en

una escala visual de la proporción de plantas erectas antes de la cosecha. En maíz son definidos dos tipos de acame: acame de raíces y acame de tallo. El acame de raíces ocurre cuando el tallo cae mas de treinta grados desde la vertical y el acame de tallo ocurre cuando el tallo es quebrado debajo de la mazorca (Poehlman y Sleper, 1985). Thompson (1982) afirma que las plantas erectas reflejan la habilidad de las mismas para resistir condiciones adversas.

Se evaluaron las características morfológicas del tallo y del sistema radical asociado con el acame en 12 cultivares de maíz por Sarasola *et al.* (1970); ellos encontraron correlaciones positivas y significativas entre diámetro del tallo medido en la base, volumen de la parte aérea de la planta, volumen de las raíces y resistencia a acame. La altura de planta no estuvo correlacionada con volumen de la parte aérea y volumen de raíces.

El desarrollo de una planta de maíz está altamente afectada por las condiciones ambientales. La expresión genética de un determinado carácter puede cambiar de un año a otro, por lo que es necesaria la combinación de características favorables en un mismo genotipo cuando se realizan programas de mejoramiento para aumentar la resistencia al acame (Heber *et al.* 1992). Thompson (1972), observó respuesta a la selección para resistencia al acame, después de seis y siete ciclos de selección recurrente divergente. Las plantas resistentes a acame presentaron resistencia a la punción, tallos más fuertes, proliferación de raíces, altura de mazorca más corta y una producción reducida de granos. Durante el estudio, el autor usó un estricto criterio de selección y solo seleccionó plantas erectas, señalando que esto contribuyó a la estimación de la máxima correlación entre acame de tallo, acame de raíces y características agronómicas pero que esta estricta selección causó una reducida producción de granos. Posteriormente, esos mismos materiales fueron cruzados con dos "testers" no relacionados y evaluados para producción de granos. Con la combinación híbrida se logró aumentar la producción de granos (Thompson, 1982). Efectos genéticos predominantemente aditivos para resistencia al acame de raíces en maíz dulce han sido señalados por diferentes autores (Tammer y Smith, 1987; Helms *et al.*, 1989; Eyherabidey Hallauer, 1991; Stojšin y Kannenberg, 1994; Koinuma *et al.*, 1998). Los mismos indican, que la respuesta a la selección para acame debería ser exitosa. El conocimiento de la herencia de la resistencia al acame en maíz dulce y la posible relación entre acame y características morfológicas podría contribuir grandemente en la selección de materiales resistentes.

Los objetivos de este estudio fueron: (1) evaluar el tipo de herencia para la resistencia al acame en una población *sh2* de maíz dulce, (2) y evaluar la relación entre características morfológicas seleccionadas y resistencia al acame de raíces.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos fueron conducidos en la estación experimental de agricultura y forestal de Mississippi (MAFES), perteneciente a "Mississippi State University", ubicada al norte del estado de Mississippi, USA. Se cruzaron dos líneas endogámicas seleccionadas en base a sus tipos de plantas contrastantes y en su resistencia al acame. Uno de los progenitores, R33, fue una línea de maíz dulce con endospermo corrugado "shrunken-2" (*sh2 sh2*) y susceptible a acame, R33, desarrollado por MAFES. El otro progenitor, Mp708, fue una línea de maíz con endospermo amiláceo "starchy" (*Sh2Sh2*) y resistente a acame. Este último fue desarrollado como fuente de resistencia a cogollero (Williams, 1990). Los cruzamientos y las autopolinizaciones se hicieron durante el estudio para obtener las generaciones F1, F2, F3 y F4. También se hicieron retrocruzamientos con relación al padre susceptible y resistente.

En el experimento de 1996, se utilizó un diseño completamente aleatorizado con submuestras, debido al número limitado de semillas de algunas generaciones. En 1997 y 1998, se utilizó un diseño de bloques al azar con al menos 2 repeticiones. Las parcelas consistieron de hileras de ocho metros de largo y doce plantas por parcela⁻¹. El número de repeticiones⁻¹ fue variable dependiendo de la generación, y la semilla disponible de cada generación. Las parcelas fueron raleadas aproximadamente a las cuatro semanas después de la siembra dejando una planta hoyo⁻¹. Durante el raleo se cortaron las plantas a nivel del suelo para evitar daños al sistema radical de las plantas a evaluar. La fertilización se realizó a las cuatro semanas de siembra con NH₄ NO₃. Se aplicó riego durante los años 1996 y 1998 debido a las condiciones de sequía.

Anualmente y durante los tres años, se realizó la evaluación visual de acame para cada una de las plantas a las 8 y 12 semanas después de la siembra, utilizando para ello una clasificación de 1 al 5 donde la clase 5 indicó un alto nivel de resistencia a acame con plantas completamente erectas (90 grados desde la vertical), mientras que la clase 1 indicó un alto grado de susceptibilidad al acame (0 grados desde la vertical).

A las 12 semanas después de la siembra se midió: altura de plantas, altura de mazorca, diámetro del tallo medido en los puntos más ancho y más estrecho del primer entrenudo. Se consideró como

primer entrenudo, el que se encontraba por encima del primer nudo con raíces adventicias encima del suelo. El diámetro del tallo fue medido usando un vernier.

Análisis estadísticos

Todos los datos fueron sujetos a análisis de varianza (ANOVA) usando modelos de líneas generales (GLM) de programa SAS (SAS Institute, 1988) para determinar si existían diferencias entre entradas. Las medias fueron separadas usando la prueba de mínima diferencia significativa (Steel y Torrie, 1982). Las entradas evaluadas fueron analizadas primero como una serie de elementos combinados en los tres años. Cada año fue también analizado separadamente. Coeficiente de correlación de Pearson entre acame de raíces y características morfológicas también fue calculado para cada experimento el procedimiento de correlación de SAS (SAS Institute, 1988). Los datos correspondientes al año 1996 fueron analizados usando el análisis de medias generacionales de Hayman (1960); sin embargo, se usó la terminología de Gamble (1962). La heredabilidad en un sentido amplio (Ha) fue estimada utilizando los componentes de la varianza de acuerdo a la fórmula siguiente:

$$Ha = \frac{\sigma^2G}{\sigma^2G + \sigma^2E + \sigma^2W}$$

Donde:

- σ^2G = varianza genética,
- σ^2E = error experimental o varianza ambiental y
- σ^2W = varianza entre parcelas

Los componentes de varianza por entrada para cada año fueron estimados usando el procedimiento para estimación de varianzas (VARCOMP) (SAS Institute, 1988). La heredabilidad en un sentido restringido (Hr) fue estimada siguiendo el método de Warner (1952). Fue estimada la varianza dentro de parcelas. La respuesta a la selección fue calculada de acuerdo a lo recomendado por Falconer y Mackay (1996) de acuerdo a la fórmula siguiente:

$$R = i h^2 \sigma^2f$$

Donde:

- I = intensidad de selección
- h^2 = heredabilidad y
- σ^2f = desviación estándar fenotípica.

El número de genes o factores efectivos (N) que influenciaron la resistencia al acame de raíces fue determinado usando la fórmula de Castle y Wright (Castle, 1921) y Sewell Wright (Burton, 1951).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis para resistencia al acame de raíces y características morfológicas de las diferentes generaciones durante tres años fue significativamente diferente entre estradas para altura de plantas, altura de mazorca, diámetro del tallo (medido en los puntos mas estrecho y mas ancho (designados como Diam1 y Diam2, respectivamente), y acame de raíces a las 12 semanas, pero no a las 8 semanas. La interacción entrada x año fue significativa para altura de planta, altura de mazorca y acame de raíces ocurrido a las 12 semanas.

Las medias por año para cada una de las variables evaluadas se presentan en el Cuadro 1.; de acuerdo a los resultados, tanto la altura de planta y de la mazorca disminuyeron a medida que transcurrieron los años, observándose plantas más pequeñas en los experimentos del año 1998, lo cual se esperaba debido a la depresión por endogamia. Las medias para acame de raíces fueron consistentes durante 1996 y 1997. El incremento de la resistencia al acame de raíces observado a las 8 semanas, durante 1998, fue probablemente originado por el incremento en la proporción de plantas resistentes en la población como resultado de la selección. Los valores mas bajos para acame de raíces fueron observados durante 1996, año en el cual se inicio la selección.

Acame de raíces

El análisis de varianza durante 1996 reveló diferencias significativas entre tratamientos para ambas evaluaciones de acame de raíces. No se encontró diferencias significativas entre las dos generaciones F2 (*i.e.*, segregantes y no segregantes para el gen *sh2*) y el progenitor resistente, Mp708, para los valores de acame de raíces a las 8 semanas después de la siembra (Cuadro 2). Las generaciones F1 y RC presentaron valores similares de acame de raíces para el progenitor susceptible, R33. Sin embargo, los resultados variaron cuando las evaluaciones fueron realizadas a las 12 semanas, donde se encontró que el progenitor resistente, Mp708, fue significativamente mas resistentes que las otras generaciones y el progenitor susceptible (F1, F2, F2_sh2, RC y R33, respectivamente) las cuales

no presentaron diferencias significativas. Esto pudo ser causado por los estrictos criterios de selección usados en la segunda evaluación (*i.e.*, 12 semanas) donde se usaron solamente dos clases: 1, plantas caídas y 5 (plantas erectas). La tendencia de los datos sugiere una dominancia parcial para susceptibilidad al acame de raíces. Las generaciones F2 F2 sh2 presentaron patrones similares para acame de raíces. Algunas generaciones que mostraron alta resistencia al acame de raíces a las 8 semanas declinaron su resistencia a las 12 semanas (Cuadro 2). Por lo tanto, las evaluaciones a las 12 semanas fueron usadas para seleccionar las próximas generaciones.

En 1997, las dos evaluaciones de acame de raíces mostraron diferencias significativas y hubo respuesta a la selección para acame de raíces entre

generaciones. Tres líneas F3 (F3_401_1, F3_404_1 y F3_411_2) presentaron los valores más altos de resistencia (5), indicando que todas las plantas en esas tres líneas se mantuvieron erectas a las 12 semanas de plantadas (Cuadro 3).

En los resultados del año 1998 se observaron, mayores valores de acame, a las 8 semanas que a las 12 semanas después del plantío (Cuadro 4). Algunas condiciones ambientales tales como alta temperatura, sequía y fuertes vientos presentes durante este año fueron favorables para seleccionar resistencia al acame de raíces. Muchas de las entradas y el progenitor resistente, Mp708, presentaron valores bajos a las 12 semanas (plantas caídas a más de 30° desde la vertical).

Cuadro 1. Medias para grados de acame de raíces y características morfológicas, 1996 a 1998

Año	Características					
	Altura de planta (cm)	Altura de mazorca (cm)	Diámetro del tallo1 (mm)	Diámetro del Tallo2 (mm)	Grados de acame de raíces [†]	
					8 semanas	12 semanas
1996	221,27	115,18	22,55	22,41	4,10	2,63
1997	197,90	83,20	22,39	24,23	4,08	3,58
1998	176,08	77,09	22,70	21,98	4,79	3,38
mds (0,05)	19,27	6,09	ns	ns	ns	0,45

[†] Grados visuales según escala de 1 (plantas caídas a 0° desde la vertical) a 5 (plantas erectas a 90° desde la vertical) evaluadas a las 8 y 12 semanas después del plantío, respectivamente.

ns = No Significativo ($p > 0,05$)

Cuadro 2. Medias para grados de acame de raíces y características morfológicas por entrada, 1996

Entrada	Características					
	Altura de planta (cm)	Altura de mazorca (cm)	Diámetro del tallo1 (mm)	Diámetro del Tallo2 (mm)	Grados de acame de raíces [†]	
					8 semanas	12 semanas
P1-Mp708	166,44 b	73,19 b	21,66 a	20,81 a	5,00 a	4,67 a
P2-R33	205,25 a	107,00 a	19,73 a	19,36 b	2,38 b	1,00 b
F1	253,70 a	138,70 a	23,65 a	24,08 a	2,90 b	1,80 b
F2	225,56 a	122,08 a	22,21 a	22,19 a	4,21 a	2,47 b
F2sh2	226,76 a	114,22 a	23,59 a	23,39 a	4,38 a	2,59 b
RC1	242,40 a	137,70 a	21,04 a	21,60 a	3,20 b	1,80 b
mds (0,05)	19,27	6,09	ns	ns	ns	0,45

[†] Grados visuales según escala de 1 (plantas caídas a 0° desde la vertical) a 5 (plantas erectas a 90° desde la vertical) evaluadas a las 8 y 12 semanas después del plantío, respectivamente.

Medias seguidas por la misma letra no son significativamente diferentes al 0,05 nivel de probabilidad

Cuadro 3. Medias para grados de acame de raíces y características morfológicas, 1997

Entrada	Características					
	Altura de planta (cm)	Altura de mazorca (cm)	Diámetro del tallo1 (mm)	Diámetro del Tallo2 (mm)	Grados de acame de raíces [†]	
					8 semanas	12 semanas
P1-Mp708	181,7	84,1	19,5	22,0	5	5
P2-R33	154,8	49,0	18,9	19,5	3	3
F1	257,1	120,9	21,5	23,1	5	3
RC1_F2_1	211,9	89,8	23,4	25,1	4	4
RC1_F2_3	221,6	91,9	23,1	24,4	3	3
RC1_F2_4	208,6	90,4	22,5	23,9	4	2
RC2_F1	191,1	75,9	22,1	22,9	4	3
F3_401_1	164,0	73,6	24,7	26,3	5	5
F3_404_1	165,9	74,7	23,1	24,9	5	5
F3_404_4	215,1	91,3	21,8	24,3	4	4
F3_404_9	202,3	81,1	22,3	24,5	4	4
F3_411_2	161,2	55,3	22,6	25,1	5	5
mds (0,05)	43,3	22,9	ns	ns	1,5	1,5

[†] Grados visuales según escala de 1 (plantas caídas a 0° desde la vertical) a 5 (plantas erectas a 90° desde la vertical) evaluadas a las 8 y 12 semanas después del plantío, respectivamente.

Medias seguidas por la misma letra no son significativamente diferentes al 0,05 nivel de probabilidad

Cuadro 4. Medias para grados de acame de raíces y características morfológicas por entrada, 1998

Entrada	Características					
	Altura de planta (cm)	Altura de mazorca (cm)	Diámetro del tallo1 (mm)	Diámetro del Tallo2 (mm)	Grados de acame de raíces [†]	
					8 semanas	12 semanas
P1-Mp708	161,4	77,4	25,7	22,7	5	3
RC1_Mp708	150,1	71,4	23,4	20,5	5	4
RC1S2_R33_2	228,5	109,5	26,3	25,1	5	5
RC1S2_R33_5	136,3	67,0	19,7	17,2	5	4
RC3_R33	209,9	86,7	19,6	18,7	5	3
F2_702_1	232,3	1,099	23,8	22,4	5	2
F4_401_1_1	149,6	62,6	24,1	23,4	5	4
F4_404_1_1	168,9	67,4	21,8	20,7	5	5
F4_404_1_2	163,1	64,6	24,0	22,8	5	5
F4_404_1_3	145,3	60,7	24,8	23,6	5	5
F4_404_1_4	144,9	65,1	24,8	22,6	5	4
F4_404_9_1	193,0	61,6	18,9	17,8	5	5
F4_411_2_4	153,4	59,2	22,0	21,3	5	5
F4_413_4_1	223,7	99,6	26,3	25,8	5	4
mds (0,05)	28,4	16,7	2,9	2,8	1,1	1,7

[†] Grados visuales según escala de 1 (plantas caídas a 0° desde la vertical) a 5 (plantas erectas a 90° desde la vertical) evaluadas a las 8 y 12 semanas después del plantío, respectivamente.

Medias seguidas por la misma letra no son significativamente diferentes al 0,05 nivel de probabilidad

Esas plantas podrían ser consideradas como susceptibles de acuerdo con la definición de acame de raíces señalada por Poehlman (1979); sin embargo, debido a las extremas condiciones adversas imperantes valores > 3 podrían ser considerados como resistentes. Generaciones en F4 y RC1S2_R33 exhibieron rangos de acame superiores al progenitor resistente, demostrándose así la respuesta positiva a la selección para resistencia al acame de raíces. La selección estricta realizada durante 1996, donde solo fueron seleccionadas plantas erectas, pudo haber favorecido las generaciones sucesivas.

Características Morfológicas

El análisis de varianza para 1996 reveló diferencias significativas entre entradas para altura de planta y de altura de mazorca. Mp708 presentó las medias más bajas para altura de planta (Cuadro 2). Las generaciones F1, F2, F2 sh2, RCR33 no fueron significativamente diferentes al padre susceptible, R33. Se observaron diferencias significativas entre entradas para altura de mazorca en 1996. Mp708, el progenitor resistente, presentó la menor altura de mazorca. Las otras cinco poblaciones no fueron significativamente diferentes entre ellas para altura de mazorca. De igual manera, no se observaron diferencias significativas entre poblaciones para Diámetro del tallo1 y Diámetro del tallo2. Sin embargo, el progenitor susceptible, R33 mostró los valores más bajos para Diámetro del Tallo1 y Diámetro del tallo2.

El análisis de varianza para 1997 (Cuadro 3) presentó diferencias significativas entre entradas para altura de plantas y mazorca y acame de raíces a las 8 y 12 semanas de plantío. Más de 29 progenies F3 exhibieron plantas más altas que ambos progenitores. Presentando un pronunciado efecto residual heterótico en 1996 (Cuadro 2). La tendencia de los resultados fue similar para altura de planta, probablemente debido a la alta correlación observada entre esas variables en 1996. No se encontraron diferencias significativas entre entradas para ninguno de los dos diámetros del tallo.

Los resultados obtenidos durante 1998 revelan diferencias significativas entre las 60 progenies F4 evaluadas, encontrándose que el progenitor resistente, Mp708 mostró las plantas más bajas. Las medias de las generaciones en F2 exhibieron significativamente mayor altura de mazorca que Mp708. Los valores más bajos de altura

de mazorca fueron observados en las progenies F4_404_1-5; F4_411_2-2 y F4_401_1-2. Las poblaciones F4_413_4_1 y RCS2_R33_2 presentaron los mayores diámetros del tallo en ambas direcciones. El diámetro de esas dos entradas fue casi circular (Cuadro 4). La uniformidad en el diámetro del tallo fue característica de R33. Tallos anchos y asimétricos caracterizaron el tallo de Mp708 (Cuadro 2 y 4).

Correlación entre características morfológicas y acame de raíces

En el Cuadro 5 se presentan las correlaciones entre acame de raíces a las 8 y 12 semanas para altura de planta, altura de mazorca, diámetro del tallo1 y diámetro del tallo2. Como se puede observar altura de planta y mazorca fueron correlacionadas negativamente con acame de raíces a las 12 semanas durante los tres años del estudio. Los resultados difieren de los señalados por Sarasola *et al.* (1970) quien evaluó 11 cultivares de maíz y no encontró una relación entre altura de planta y resistencia al acame.

Los mayores valores fueron observados durante 1996 ($r = -0,41$ y $r = -0,40$, respectivamente), encontrándose una moderada correlación entre acame a las 8 y 12 semanas durante 1996 y 1998. Los diferentes efectos ambientales y el estado de desarrollo de la planta al momento de la evaluación, pudieron afectar el grado de acame de raíces. En 1997, altura de planta y de raíces presentaron correlaciones moderadas y negativas con grados de acame de raíces a las 12 semanas ($r = -0,34$ y $r = -0,27$, respectivamente). No hubo diferencias significativas entre acame a las 8 semanas y acame a las 12 semanas.

La mayoría de las características evaluadas estuvieron significativamente correlacionadas con acame de raíces a las 12 semanas, excepto altura de planta, en 1998. Grados de acame de raíces a las 8 semanas y a las 12 semanas estuvieron moderadamente correlacionados, probablemente debido a las altas temperaturas y las condiciones de ambiente seco prevalecientes en ese año y a la respuesta a la selección para resistencia al acame de raíces en las generaciones F4.

Modo de Herencia

Las heredabilidades variaron con el año (Cuadro 6). Esto pudiera ser el resultado de diferentes

condiciones ambientales así como también al efecto de selección para resistencia al acame de raíces. Los mayores valores de heredabilidad en un sentido amplio fueron encontrados para acame de raíces a las 12 semanas, incrementándose de 0,38 a 0,65 en 1996 y 1998, respectivamente. Estos resultados demostraron que la varianza genética para acame de raíces se incrementó con la selección, si consideramos que el método de componente de varianza incluyó todas las entradas (F1, F2, F23, F4, RCs, R33 y Mp708) y la selección para acame fue aplicada todos los años. Solamente fue encontrada una moderada heredabilidad en un sentido restringido para acame de raíces a las 12 semanas.

El método de Warner (1952), no fue efectivo para el cálculo de heredabilidad en un sentido restringido para acame de raíces a las 8 semanas. Un valor negativo fue obtenido en 1996 (-2,25) y un valor mas grande que 1,0 durante 1998. Estos resultados sugieren que, las evaluaciones 8 semanas después de plantío pudo haber sido demasiado temprano para evaluar efectivamente acame de raíces.

Las medias para grado de acame de raíces incrementaron con al selección realizada desde 1996

hasta 1998 (2,6 a 3,5, respectivamente) (Cuadro 6). Se presentaron diferencias entre la respuesta a la selección predicha y a la observada, probablemente como consecuencia de la variación en las condiciones ambientales durante el estudio. Las condiciones ambientales ocurridas durante 1997 no fueron favorables para seleccionar resistencia a acame de raíces, lo que ocasionó una inflación en los valores (4,6) estimados para predecir la respuesta a la selección. Durante 1998, los valores observados (3,5) fueron inferiores a los valores esperados. La inflación de los grados de acame en 1997, pudieron haber sido escapes causados por una sobre estimación de los valores estimados para 1998. En general el progreso en la selección fue favorable para acame de raíces a las 12 semanas considerando que ocurrió un progreso en la media de la población de 0,9 unidades desde 1996 hasta 1998 lográndose mejorar la resistencia al acame de raíces mediante el método de Pedigrí. Algunas progenies F4 presentaron valores superiores a la media de las progenies F4 y al progenitor resistente. (Cuadro 4).

F1 y R33 exhibieron las mayores varianzas dentro de parcelas, en 1996 (Cuadro 7). Estos valores no eran esperados si consideramos que estas no eran

Cuadro 5. Coeficientes de correlación entre grados de acame de raíces y características morfológicas, durante 1996-1998.

	Acame de raíces a las 8 semanas			Acame de raíces a las 12 semanas		
	1996	1997	1998	1996	1997	1998
Altura de planta	- 0,22 *	0,07	0,14	- 0,41 **	- 0,34 **	- 0,12
Altura de mazorca	- 0,25 *	0,14	0,01	- 0,40 **	- 0,27 *	- 0,28*
Diámetro tallo1	0,26 *	0,11	0,16	0,13	0,04	0,23**
Diámetro tallo2	0,17	0,09	0,18 *	0,03	0,12	0,24**
Acame de raíces 8 semanas	-	-	-	0,54**	0,21	0,63**

*, ** Significativamente diferentes de cero al 0,05 y 0,01 nivel de probabilidad, respectivamente

Cuadro 6. Heredabilidad en un sentido amplio y restringido, y respuesta a la selección para grados de acame de raíces medidos 12 semanas después del plantío, durante 3 años.

Año	Acame de raíces a las 12 semanas			
	Heredabilidad [£]		Respuesta a la selección	
	Sentido amplio	Sentido restringido	Valores estimados	Valores observados
1996	0,38	0,38	-	2,6
1997	0,49	-	3,1	3,7
1998	0,65	0,51	4,6	3,5

£ Ha = Heredabilidad en un sentido amplio, método componentes de varianza

Hr = Heredabilidad en un sentido restringido, Método de Warner (1952)

poblaciones segregantes. La F1 desviada negativamente del valor de los progenitores, para ambas evaluaciones indicaron existe una acción genética no aditiva envuelta en la resistencia al acame de raíces la cual fue también ratificada cuando se calculó el grado de dominancia.

Los resultados del análisis de medias generacionales incluyendo F2 y F2 sh2 durante el 1996 son presentados en el Cuadro 8. Los efectos aditivos parecieron ser los más importantes en la contribución en el control genético para el acame de raíces. Resultados similares fueron señalados por Stojsin y Kannenberg (1994) y Koinuma *et al.* (1998). Los efectos aditivos fueron mas significativos y mayores para acame de raíces a las 12 semanas que para acame de raíces a las 8 semanas. En ambos casos, los efectos dominantes fueron negativos y más pequeños que los efectos aditivos.

Las poblaciones F2 no seleccionadas y F2 seleccionadas para *sh2*, fueron sometidas, separadamente al análisis de medias generacionales con relación al acame de raíces a las 8 y a las 12 semanas para comparar posibles diferencias en los efectos genéticos cuando se hizo la selección para los endospermo *sh2* (Cuadro 8). Los efectos aditivos fueron predominantes en ambos análisis sugiriendo que el gen *sh2* no está ligado a los posibles genes involucrados a la resistencia al acame de raíces.

El cálculo del número de factores efectivos o genes que influyen la resistencia a acame de raíces (Castle, 1921 y Burton, 1951) para las poblaciones en F2 con y sin selección para el gen *sh2*, mostraron que al menos dos loci parecieron estar influenciando la resistencia al acame de raíces en la población examinada (Cuadro 9). Según Falconer y Mackay (1986), los resultados pudieran ser afectados por el ligamiento de genes, especialmente cuando se estudian características cuantitativas.

Cuadro 7. Estimación de medias generacionales, varianzas dentro de parcelas y parámetro genéticos para grados de acame de raíces en 1996.

Entrada	Grados de acame de raíces [†]			
	8 semanas		12 semanas	
	Media (cm)	Varianza	Media (cm)	Varianza
P1-Mp708	5,00	0,00	4,71	1,14
P2-R33	2,38	2,27	1,00	0,00
F1	2,90	2,32	1,80	2,84
RC1	3,20	1,70	1,80	3,20
F2 (no seleccionados)	4,24	1,12	2,57	3,90
F2 (<i>sh2</i>)	4,40	0,80	2,62	3,96
\bar{a}		- 1,13		1,30
F1-MP	- 0,78		- 1,05	

[†] Grados visuales según escala de 1 (plantas caídas a 0° desde la vertical) a 5 (plantas erectas a 90° desde la vertical) evaluadas a las 8 y 12 semanas después del plantío, respectivamente.

Cuadro 8. Análisis de medias generacionales para las poblaciones F2 no seleccionadas y poblaciones F2 seleccionadas para el gen *sh2* en maíz, 1996.

Efectos	Grados de acame de raíces a las 12 semanas	
	F2 no seleccionadas	F2 seleccionadas para <i>sh2</i>
Medio	2,46 **	2,47 **
Aditivos	1,79 **	1,80 **
Dominante	- 0,97	- 0,96

** Diferente significativamente de cero al nivel 0,01 de probabilidad

Cuadro 9. Número de genes o factores efectivos influenciando resistencia al acame de raíces en las Poblaciones F2 seleccionadas y no seleccionadas para plantas no seleccionadas para maíz dulce, *sh2*, 1996

Fórmula	Número de factores efectivos	
	F2 no seleccionadas para <i>sh2</i>	F2 seleccionadas para <i>sh2</i>
Castle-Wright	1,63	1,54
Sewall Wright	1,90	1,77

CONCLUSIONES

Basados en los resultados se puede concluir que:

- Se logró mejorar la resistencia al acame en genotipos *sh2* por el método de selección de pedigrí.
- Mp708 fue una buena fuente de resistencia a acame de raíces.
- La Heredabilidad en un sentido amplio fue moderada para la resistencia al acame de raíces.
- Los efectos aditivos fueron los principales factores que contribuyeron al control genético de acame de raíces en esta población.
- Al menos dos loci estuvieron influenciando el acame de raíces en la población.
- La altura de plantas y de mazorca presentaron una moderada y negativa correlación con resistencia a acame.
- Evaluaciones tardías permitieron una mejor discriminación de genotipos que evaluaciones tempranas.

Falconer, D. S., and T. F. Mackay. 1996. Introduction to quantitative genetics. 4th ed. Longman, New York, NY.

Gamble, E. E. 1962. Gene effects in corn (*Zea mays* L.) I. Separation and relative importance of gene effects for yield. Can. J. Plant Sci. 42:339-348.

Hayman, B. I. 1960. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. II. Genetics 31:133-146.

Hallauer, A. R. 1987. Maize. In W. R. Fehr (ed.) Principles of cultivar development. Macmillan Publishing Company. New York.

Hebert, Y., Y. Barriere, and J. C. Bertholeau. 1992. Root lodging resistance in forage maize: genetic variability of root system and aerial part. Maydica 37:173-183.

Helms, T. C., A. R. Hallauer, and O. S. Smith. 1989. Genetic drift and selection evaluated from recurrent selection programs in maize. Crop Sci. 29:602-607.

Koinuma, K., F. Ikegaya, and E. Ito. 1998. Heterotic effects for root lodging resistance in F₁ hybrids among dent flint inbred lines of silage maize. Maydica 43:13-17.

Poehlman, J. M. 1979. Breeding field crops. 2nd ed. AVI Publishing Company, Inc. Westport, Connecticut.

Poehlman, J. M., and D. A. Sleper. 1995. Breeding field crops. 4th ed. Iowa State University Press. Ames, Iowa.

Sarasola de, M. A., E. J. Alliot, and A. A. Sarasola. 1970. Vuelco del maíz. II. Sus relaciones con

LITERATURA CITADA

Burton, G. W. 1951. Quantitative inheritance in pearl millet (*Pennisetum glaucum*). Agron. J. 43:409-417.

Castle, W. E. 1921. An improved method of estimating the number of genetic factors concerned in case of blending inheritance. Science 54:223.

Eyherabide, G. H., and A. R. Hallauer. 1991. Reciprocal full-sib recurrent selection in maize: II. Contribution of additive, dominance, and genetic drift effects. Crop Sci. 31:1442-1448.

- altura, diámetro inferior del tallo, volumen aéreo, volumen radical e índice parte aérea-raíz de las plantas. *Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA.* 7:77-88.
- SAS Institute, Inc. 1988. *SAS/STAT user's guide*, version 6.3, 3rd ed. SAS Institute, Inc., Cary, NC.
- Steel, R. G. D., and J. H. Torrie. 1982. *Principles and procedures of statistics.* 2nd ed. McGraw-Hill, New York, NY.
- Stojsin, D., and W. Kannenberg. 1994. Genetic changes associated with different methods of recurrent selection in five maize populations: I. Directly selected traits. *Crop Sci.* 34:1466-1472.
- Tanner, A. H., and O. S. Smith. 1987. Comparison of half-sib and S₁ in Krug Yellow Dent maize populations. *Crop Sci.* 27:509-513.
- Thompson, D. L. 1972. Recurrent selection for lodging susceptibility and resistance in corn. *Crop Sci.* 12:631-634.
- Thompson, D. L. 1982. Grain yield of two synthetics of corn after seven cycles of selection for lodging resistance. *Crop Sci.* 1207-1210.
- Tracy, W. F. 1997. History, genetics, and breeding of supersweet (shrunken2) sweet corn. p. 190-236. *In* J. Janick (ed.) *Plant breeding reviews.* Vol. 14. John Wiley and Sons, Inc., New York, NY.
- Warner, J. N. 1952. A method of estimating heritability. *Agron. J.* 44:427-430.
- Zuber, M. S., and M. S. Kang. 1978. Corn lodging slowed by sturdier stalks. *Crop Soils* 30:13-15.