

RELACIONES FENOTÍPICAS Y GENÉTICAS ENTRE RAZAS PRECOCES DE MAÍZ (*Zea mays ssp. mays*) NATIVAS DE LA PROVINCIA DE MISIONES (ARGENTINA)

Pedro Melchiorre¹; Norberto J. Bartoloni² y Julián A. Cámara Hernández¹

¹ Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Cátedra de Botánica Sistemática, Buenos Aires, Argentina
E-mail: melchior@mail.agro.uba.ar

² Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Cátedra de Métodos Cuantitativos Aplicados, Buenos Aires, Argentina

Recibido: 24/05/2021
Aceptado: 19/07/2021

RESUMEN

Si bien se han descrito las razas de maíz nativas de Misiones y publicados trabajos sobre las relaciones fenéticas y genéticas, no obstante, poco se conoce sobre las relaciones genéticas entre las razas precoces, siendo este el objetivo principal de este trabajo. Con este propósito un grupo de 6 razas de maíz y la descendencia "F₁" derivada de un esquema de cruzamiento dialélico han sido evaluadas sobre la base de 21 caracteres cuantitativos, morfológicos vegetativos, reproductivos y fenológicos mediante el análisis de varianza (ANOVA); análisis discriminante canónico (ADC) y análisis de agrupamiento. Los resultados del ANOVA muestran diferencias altamente significativas entre las razas parentales y las progenies, para casi todas las variables. El ADC indica que las dos primeras variables canónicas (vc) explican el 42% de la variación total. Los caracteres discriminantes más importantes asociados a la primera vc corresponden a las dimensiones de la espiga y granos, mientras los caracteres ligados a la segunda vc son morfológicos vegetativos y reproductivos. Se describieron los grupos raciales definidos por el análisis de agrupamiento. Las relaciones genéticas observadas son diferentes según el parámetro que se considere para el reagrupamiento. Los resultados obtenidos son importantes desde el punto de vista taxonómico y evolutivo y facilitan la elección de material a emplear en los programas de mejoramiento.

Palabras clave: cruzamientos dialélicos, evolución, germoplasma de maíz, mejoramiento de maíz, taxonomía numérica.

PHENETIC AND GENETIC RELATIONSHIPS AMONG EARLY LANDRACES OF MAIZE (*Zea mays ssp. mays*) FROM MISIONES (ARGENTINA)

SUMMARY

Although the native races of Misiones maize's have been described and works on phenetic and genetic relations has been published, nevertheless, little is known about the genetic relationships among early landraces, this being the main objective of this work. With this purpose a group of 6 races of maize and their offspring of their crosses "F₁" derived from a diallel scheme have been evaluated on the basis of 21 morphological vegetative, reproductive and phenological quantitative traits using variance analysis (ANOVA) and discriminant canonic analysis (DCA) and cluster analysis. The results of the ANOVA show highly significant differences among parental races and crossing for almost all variables. The first two canonical variates (cv) explain the 42% of overall variation. The most important discriminating characters associated with de first cv correspond to the the diameter of the ears and grains; while the characters linked to the second cv are morphological vegetative and reproductive. Identified racial groups analysis there are described. Genetic relationships observed from diallel crosses are different according to the parameter considered for regrouping. The results obtained are important from the taxonomic and evolutionary point of view and facilitate the choice of material to be used in breeding programs.

Key Words: diallel crosses, evolution, germplasm of maize, maize breeding, numerical taxonomy.

INTRODUCCIÓN

En el Noreste de la Argentina (NEA), en particular en la provincia de Misiones, existe una gran diversidad de formas de maíz nativas e introducidas (Girola, 1919; Parodi, 1935; 1947, 1966; Brieger *et al.*, 1958; Luna *et al.*, 1964; Torregrosa *et al.*, 1980; Catálogo INTA, 1997; Cámara Hernández *et al.*, 2012). Debido a ello, esta zona es considerada como parte de un segundo centro de variabilidad genética del norte de la Argentina, después de la región andina. El maíz ("avatí" o "Abatí", en guaraní) fue cultivado por los guaraníes y por sus descendientes, desde muchos siglos antes de la conquista del Río de la Plata (Parodi, 1935) y, aún en el presente, se ubica entre sus principales cultivos.

En la provincia de Misiones se delimitaron 15 razas nativas y otras introducidas (Cámara Hernández y Miente Alzogaray, 2003). A partir de muestras originales de esas razas, se realizó una evaluación de las relaciones fenéticas entre las mismas de la cual se pudo identificar dos grandes grupos raciales: un grupo de razas tardías y otro grupo de razas precoces (Melchiorre *et al.*, 2006). Si bien la evaluación fenotípica de una colección de germoplasma es indispensable en una primera etapa del conocimiento de la variabilidad presente, esta no es suficiente para conocer la naturaleza de las diferencias genéticas que caracterizan el material en estudio. La información más detallada sobre cuánto de esa variabilidad no es imputable al ambiente requiere una evaluación genética. Motivo por el cual sobre la base de la clasificación preliminar en razas y de las relaciones fenéticas encontradas, se realizaron cruzamientos según un esquema dialélico completo. La evaluación conjunta de la descendencia F1 y de las poblaciones parentales permite comprender los efectos genéticos involucrados en el control de los caracteres cuantitativos y conocer las posibilidades potenciales que presenta el material para ser utilizado en programas de mejoramiento (Griffing, 1956; Bianchi *et al.*, 1973). En este trabajo la evaluación fenética y genética se limita al grupo de razas precoces dado que previamente se realizó la evaluación fenética y genética del grupo de maíces tardíos (Melchiorre *et al.*, 2020).

Los estudios previos de factores genéticos (Horovitz, 1935) revelaron que las formas de maíz cultivadas en la región guaraníica presentan características propias y definidas que las diferencian de aquellas otras cultivadas en los valles altos andinos del noroeste argentino.

Existen varios trabajos relativamente recientes sobre las razas de maíz autóctonas del Norte de la Argentina.

Estos trabajos ponen su acento sobre la caracterización genética y variabilidad citogenética (Poggio *et al.*, 1998; Rosato *et al.*, 1998; Lía, 2004; Bracco, 2008, 2012; Bracco *et al.*, 2008, 2012, 2016; Fourastié, 2010, 2015; Fourastié *et al.*, 2017; Realini, 2016; Realini *et al.*, 2017, 2018), sobre la quimiometría (Robutti *et al.*, 2000), la androesterilidad (Frayssinet *et al.*, 2001), el premejoramiento de poblaciones locales de maíz (Hourquescos *et al.*, 2003) y la incorporación de germoplasma indígena de maíz en materiales elite (Eyherabide, 2004). Esta información revela y confirma la amplia variabilidad genética existente en las razas nativas de la Argentina y la importancia que tiene su preservación, caracterización, evaluación y utilización como fuente de germoplasma.

La importancia de conservar las poblaciones locales radica en que las mismas se encuentran bien adaptadas al área geográfica de origen (con clima y suelos definidos) y a las necesidades y costumbres de los agricultores aborígenes y colonos. Además, constituyen una fuente potencial de germoplasma importante para su empleo en el mejoramiento genético de esta especie, dado que, durante el proceso evolutivo, se retienen genes o combinaciones de genes favorables para el rendimiento y/ o resistentes a la sequía y a la aparición de nuevas razas de agentes patógenos o insectos. Estos genes pueden ser transferidos a las variedades o híbridos comerciales actuales los que, si bien son más productivos, poseen una base genética restringida que los hace más vulnerables a los cambios que se producen en el medio ambiente.

La evaluación conjunta, fenotípica y genética de poblaciones locales, realizada mediante métodos estadísticos multivariados basados en caracteres cuantitativos ligados a la producción de granos, a la forma de la planta y al ciclo vegetativo, permite realizar una descripción sintética de la variabilidad total y definir en qué medida cada carácter contribuye a explicar las diferencias existentes entre poblaciones (Camussi *et al.*, 1983). Por otro lado, los caracteres cuantitativos utilizados para la descripción y clasificación de los grupos (a diferencia de algunos otros caracteres tradicionalmente usados en la clasificación en razas, como la forma de la espiga, el color y la textura de los granos) están más directamente vinculados con la adaptación a las condiciones agroclimáticas y son más adecuados para determinar el grado de afinidad entre poblaciones raciales. Asimismo, la mayor parte de los cambios involucrados en la microevolución de las poblaciones

ocurren en los caracteres de variación continua (Falconer, 1996).

La clasificación de las formas raciales en grupos con características discriminantes comunes favorece la conservación de la variabilidad genética dispersa en las diferentes muestras y la selección posterior de los materiales más representativos. Además, esta categorización facilita la creación de nuevos y mejores genotipos (Rodríguez *et al.*, 1968). En particular, la evaluación de los parámetros genéticos de las poblaciones raciales es importante en los estudios sobre clasificación, origen y evolución de las razas locales de maíz y permite, además, conocer la potencialidad que presenta el material para su utilización en programas de mejoramiento. La evaluación del material utilizado se realizó en una localidad de la provincia de Misiones lo más similar posible al hábitat de procedencia de las muestras originales, y en la ciudad de Buenos Aires, para estimar la posible interacción genotipo-ambiente. En particular el estudio de la interacción genotipo-ambiente ($G \times A$) es de relevancia en la etapa final del mejoramiento genético de una especie, siendo uno de los factores determinantes en la selección de materiales, debido a que la respuesta puede no ser la misma en distintos ambientes.

Por las razones expuestas, los objetivos de este trabajo son: (a) reagrupar las poblaciones afines sobre la base de múltiples caracteres cuantitativos, (b) determinar en qué medida cada carácter contribuye a explicar las diferencias entre las poblaciones raciales, (c) realizar una descripción sintética de la variabilidad total, (d) determinar y comparar las relaciones fenéticas y genéticas, (e) evaluar y comparar los cruzamientos recíprocos con los cruzamientos directos y (f) estimar la interacción genotipo-ambiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

En este trabajo se consideraron seis poblaciones raciales de maíz (precoces y semiprecoces): *Blanco Ancho*, *Blanco Angosto*, *Rosado*, *Azul*, *Overo* y *Variegado* (Cuadro 1). En el ciclo primavera-verano 2005-2006 se hicieron siembras escalonadas en Buenos Aires (Jardín Botánico de la Cátedra de Botánica Agrícola (FAUBA) para efectuar cruzamientos según un esquema dialélico completo (cruzamientos: directos y recíprocos).

A partir de las espigas correspondientes a las progenies de los cruzamientos " F_1 " derivados y de las razas parentales, se obtuvieron las muestras de granos para su evaluación. Además, se incluye en la

evaluación a una variedad comercial como testigo. El cultivo experimental se realizó en Buenos Aires (Jardín Botánico de la Cátedra de Botánica de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (FAUBA) y en Misiones, localidad de Ruiz de Montoya (Depto. Libertador General San Martín). Ruiz de Montoya está ubicada a $26^{\circ} 58' 60''$ de latitud sur, $55^{\circ} 2' 60''$ de longitud oeste y con una altitud de 166 ms.n.m, temperatura anual promedio de $21^{\circ}C$, precipitaciones abundantes y regulares de 1.000-1.800 mm (clima subtropical y suelos rojizos). En Buenos Aires, el Jardín Botánico está ubicado a $34^{\circ} 35'$ de latitud sur, $58^{\circ} 29'$ de longitud oeste, y con una altitud 25 ms.n.m. La temperatura media anual de $16,9^{\circ}C$ y la precipitación media de 1.027,3 mm. En Misiones la siembra, se realizó el 1^o octubre de 2007 según un diseño experimental en bloques completos aleatorizados con 3 repeticiones (38 parcelas por bloque). Cada parcela, de 12 m², consistió de 3 surcos de 5 m de longitud y a la distancia de 75 cm entre surcos. Con algunas excepciones, se sembraron 36 granos por parcela, con 12 granos por surco separados 33,33 cm y a la profundidad de 5 cm. La siembra se realizó en forma manual y con el uso de un marcador de profundidad y de distancia. Los cultivos correspondientes en Buenos Aires se limitaron (por falta de espacio y a veces de granos) a la siembra en surcos con 12-15 granos por cada genotipo. Posteriormente, en las parcelas experimentales de ambos ambientes de evaluación, se señalaron sucesivamente las hojas expandidas número 3, 6 y 12 sobre 12 plantas competitivas por parcela, para facilitar posteriormente el registro del número de hojas y el relevamiento de los demás caracteres morfológicos vegetativos. Los siguientes caracteres considerados fueron los mismos que se estudiaron en trabajos anteriores (Camussi *et al.*, 1983; Melchiorre, 1992; Melchiorre *et al.*, 2017; Melchiorre *et al.*, 2020).

Caracteres morfológicos vegetativos: número de mazorcos (NM), altura hasta la inserción de la espiga distal (AES) (cm), número de hojas a la espiga distal (NHES), altura total de la planta (AT) (cm) y número total de hojas/planta (HT).

Caracteres fenológicos: tiempo hasta la floración masculina (FM) y floración femenina (FF), en días desde la siembra.

Caracteres reproductivos: número de espigas por planta (NE), peso de la espiga distal (PE) (g), producción total de espigas/planta (PET) (g), número de hileras de granos/espiga (NHI), número de cariopsis por

Cuadro 1. Genotipos parentales, número de colección, localidades de procedencia de las muestras y longitud del ciclo vegetativo (LCV).

Nombres locales, en guaraní y Símbolos	Número de colección	Localidad de origen	Departamento	L.C.V.(+) (días)
Blanco Ancho (B1) (Avati moroti)	VAV 6560	Aldea Chiripa Guarani: "Pindó Poty"	Guaraní	77
Blanco Angosto (B2) (Avati para-i), maíz. 3 meses	VAV 6574	Comunidad "Miri" (MBY´A Guarani)	Candelaria Municipalidad Sta. Ana	75
Rosado (R6) (Avai yui)	VAV 6565	Colonia Jeji	Guaraní	76
Azul (AZ7) (Avati ovy),maíz 4 meses	VAV 6564	Colonia Jeji	Guaraní	75
Variegado (VAR8) (Avat tove),maíz 5 meses	VAV 6557	Paraje Paraíso	San Pedro	74
Overo (OV9) (Avati para)	VAV 6559	Paraje Paraíso	San Pedro	76

hilera (CHI), longitud de la espiga (LE) (cm), diámetro de la espiga en el ápice (DEA) (mm), diámetro de la espiga en la base (DEB) (mm), diámetro de la espiga en el punto medio (DEM) (mm), peso de 50 cariopsis (P50C) (g), longitud de 10 cariopsis (LC) (mm), ancho de 10 cariopsis (AC) (mm), espesor de 10 cariopsis (EC) (mm).

Caracteres derivados: Índice 1: DEM/LE; Índice 2: EC/LC.

El relevamiento de cada carácter se realizó sobre cada una de las 12 plantas, previamente señaladas. Para el análisis posterior de los datos se tuvieron en cuenta, solamente, aquellas plantas de las que se disponían de los datos completos (de campo y de laboratorio). Los datos de floración (FM y FF), fueron incluidos también en la matriz original de datos.

Métodos estadísticos

A partir del conjunto de datos obtenidos, sobre plantas individuales, se confeccionó la matriz básica de datos que incluye a los genotipos parentales, a las progenies de los cruzamientos "F1" (directos y recíprocos por separado) y a una variedad comercial utilizada como testigo. Esta matriz fue procesada mediante el análisis de variancia (ANOVA) y las técnicas estadísticas multivariadas (análisis discriminante canónico (ADC) y análisis de agrupamiento (AA). Los ANOVA se efectuaron para cada ambiente individual y el combinado con el fin de comparar los valores promedios obtenidos del cultivo realizado en Buenos Aires y los registrados en Ruíz de Montoya (Misiones).

Adicionalmente, para cada carácter se calculó el coeficiente de variación (CV), expresado como porcentaje. Ello permite hacer comparaciones de los caracteres (aunque tengan diferentes unidades de medida) y da una idea del grado de representatividad de las medias aritméticas.

Análisis discriminante canónico

Los métodos multivariados de análisis de datos permiten, en general, sintetizar y simplificar la información contenida en una tabla de datos, operando una reducción de la dimensión del problema, para hacerla más rápidamente accesible (Morineau, 1992). En particular, mediante el análisis discriminante canónico, las variables originales son transformadas en variables canónicas (vc), que son combinaciones lineales de las variables originales, ortogonales y estandarizadas. Éstas permiten maximizar las diferencias entre poblaciones en relación con las diferencias dentro de las mismas, al considerar a cada individuo como la unidad experimental. Asimismo, las vc se utilizaron para estimar las distancias fenotípicas y genéticas (Camussi y Ottaviano, 1979; Camussi *et al.*, 1983, 1985).

Análisis de agrupamiento

A partir de las variables canónicas se obtuvieron las matrices de distancias fenotípicas y genéticas, previa obtención de los parámetros genéticos. Para el cálculo de distancias se empleó el coeficiente de distancia euclidiana. El agrupamiento de las poblaciones parentales y las progenies de los cruzamientos se realizó (en ambos casos) por medio del método UPGMA (*Unweighted Pair-*

Group method using arithmetic average) (Sneath y Sokal, 1973).

Análisis genético

La estimación de los parámetros genéticos (para las cinco primeras variables canónicas) se basó en el modelo genético lineal de Gardner y Eberhart (1966):

$$\xi_{j'j} = \mu_i + \frac{1}{2}(v_{ji} + v_{j'i}) + \gamma(\bar{h}_i + h_{ji} + h_{j'i} + s_{j'j})$$

con

$$\gamma = \begin{cases} 0 & \text{para } j = j' \\ 1 & \text{para } j \neq j' \end{cases} ; j, j' = 1, 2, \dots, m > 3$$

donde $\xi_{j'j}$ es un parámetro que representa el efecto o esperanza de un cruzamiento entre las poblaciones j -ésima y j' -ésima, μ_i es la esperanza promedio para las poblaciones parentales, v_{ji} es el efecto poblacional de la j -ésima población como uno de los padres, \bar{h}_i es la heterosis promedio de todos los cruzamientos, h_{ji} es el efecto de heterosis debido a la j -ésima población (una contribución constante de la j -ésima población a la heterosis de todos los cruzamientos en los cuales esa población entra como uno de los padres) y $s_{j'j}$ es la heterosis específica para el cruzamiento entre las poblaciones j -ésima y j' -ésima.

La descripción de los grupos resultantes del análisis fenotípico y genético se realizó sobre la base de categorías establecidas a partir de los valores promedios de las variables originales (Cuadro 2). Las categorías fueron obtenidas restando del valor medio mayor, el valor medio menor correspondiente y dividido por cuatro (número de categorías). Las espigas más representativas y las muestras de granos utilizadas para las mediciones son conservadas en el Laboratorio de Recursos Genéticos *N.I. Vavilov* de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires.

Los agrupamientos fueron obtenidos con: NTSYS package (Rohlf, 1993).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de la varianza

Las diferencias entre las razas parentales, las progenies de los cruzamientos y la variedad comercial (utilizada como testigo), fueron altamente significativas para casi todas las variables consideradas. Los valores promedios de coeficiente de variación (CV) considerados bajos (8-18%), corresponden a la altura total (AT), N° total de hojas/planta (HT), peso de cincuenta granos (P50C), a las dimensiones de la espiga (NHI, DEA, DEB, DEM) y de los granos (LC, AC, EC). Los valores de CV intermedios altos (28-37,8%), se refieren al peso de la

Cuadro 2. Medias de las variables originales correspondientes a las poblaciones parentales y a los cruzamientos (directos).

Genotipos	CARACTERES									
	AES (cm)	NHES	AT (cm)	HT	FM (días)	FF (días)	NE	PE (g)	PET (g)	NHI
B1	103,41	16	178,9	21,5	23,81	26,22	1,59	105,91	143,35	13,56
B2	69,95	13,6	145,1	18,4	19,9	21,6	1,5	78,46	99,91	12
R6	123,05	16	189,2	20,4	22,5	24,5	1,59	108,1	150,27	12,27
AZ7	126,13	15,07	219,3	21,2	19,4	21,73	2,2	104,78	194,24	12,93
V8	94	15,71	169,7	21,1	24,29	26,29	2	80,88	134,04	12,57
OV9	104,86	15,43	180	21,1	24,91	26,34	1,23	106,79	118,97	13,94
B1XB2	99,27	15,03	187,9	20,5	21,33	22,52	1,67	137,86	190,26	13,09
B1XR6	117,58	15,55	197,5	20,7	19,48	21,74	1,55	164,47	220,19	13,68
B1XAZ7	109,87	15,87	196,3	21,3	23,13	25,04	1,22	117,94	130,43	12,7
B1XV8	98,52	15,41	174,5	20,9	24	26,15	1,67	119,09	164,41	13,33
B1XOV9	100,77	15,77	177,7	21,5	21,6	23,13	1,47	140,35	182,67	14
B2XR6	94,8	14,53	176,8	19,6	22,57	24	1,53	104,08	135,59	12,87
B2XAZ7	92	14,35	182,7	20	17,58	20,15	1,62	94,85	131,6	11,62
B2XV8	86,88	14,47	164,7	19,8	20,56	21,88	1,88	99,42	152,21	11,69
B2XOV9	83,83	13,91	163,9	19,4	17,49	20,17	1,54	127,99	169,14	12
R6XAZ7	109,38	16,38	190,6	20,9	23,14	25	1,52	115,05	152,59	11,81
R6XV8	84,13	13,9	162	19	20,4	22,47	1,43	122,43	156,93	13,27
R6XOV9	114,62	15,88	192,1	21,2	20,03	21,47	1,71	142,09	202,92	13,71
AZ7XV8	120,33	16,11	207,3	21,6	24,67	26,56	2,11	117,18	211,95	11,11
AZ7XOV9	121,9	16,31	206	21,9	22,62	24,76	2,24	150,54	257,67	12,14
V8XOV9	91,12	15,18	167,9	20,8	23,88	25,7	1,85	125,2	191,92	12,79

Genotipo	CHI	LE (cm)	DEA (mm)	DEB (mm)	DEM (mm)	P50 (g)	LC (mm)	AC (mm)	EC (mm)	EC/LC	DEM/LE
B1	33,3	199,7	30,46	41,2	35,75	12,08	84,19	86,37	44,49	0,53	0,18
B2	28,45	183,8	26,14	32,6	30,92	12,06	75,25	82,05	51,59	0,69	0,17
R6	32,59	171,3	29,34	38,3	35,36	12,36	86,45	82	43,57	0,51	0,21
AZ7	34	191,2	30,23	37,2	35,52	13,5	90,73	83,8	44,95	0,5	0,2
V8	25,43	167	29,99	38,1	36,31	13,62	88,29	89,14	45,81	0,54	0,22
OV9	28,89	163,8	31,75	40,2	37,96	11,28	75,97	83,31	46,86	0,62	0,24
B1XB2	38,06	218,2	32,29	42,1	38,98	13,11	87,42	84,76	48,57	0,56	0,18
B1XR6	41,65	208,2	34,48	44,6	40,53	13,01	90,74	85	40,45	0,45	0,2
B1XA7	34,13	187,3	28,83	38	34,37	12,51	88,17	82,35	43,97	0,5	0,19
B1XV8	39,3	205,2	29,63	38,8	35,47	10,56	83,74	79,96	42,59	0,51	0,18
B1XOV9	37,07	188	34,74	46	41,59	12,46	89,83	89,37	40,75	0,46	0,22
B2XR6	31,03	189,8	29,67	36,8	34,96	13,68	84,57	83,77	51,1	0,61	0,19
B2XA7	28	188,5	28,81	33,9	33,13	14,18	83,23	86,92	53,1	0,64	0,18
B2XV8	32,53	195,8	29,42	35,8	34,02	12,08	80	83,72	46,44	0,58	0,18
B2XOV9	35,6	194,6	29,52	37,2	35,19	14,59	89	86,71	48,16	0,54	0,18
R6XA7	35,14	181,3	29,18	36,2	33,61	12,66	83,71	83,43	42,97	0,52	0,19
R6XV8	37,93	192,2	30,97	38,3	36,68	12	89,37	81,63	40	0,45	0,19
R6XOV9	37,47	193,6	31,46	44,2	39,9	12,36	91	85,97	43,23	0,48	0,21
AZ7XV8	37,94	224,4	26,91	32,9	32,08	13,67	86	81,94	46,99	0,55	0,14
AZ7XOV9	35,62	185,8	34,03	43,4	40,3	15,45	91,52	92,66	42,09	0,46	0,22
V8XOV9	33,33	245,2	28,12	37,3	35,55	13,46	89,09	88,15	44,65	0,51	0,19

Genotipos

B1: Blanco Ancho
B2: Blanco Angosto
R6: Rosado

AZ 7: Azul
V8: Variegado
OV9: Overo

Caracteres

AC (mm): ancho de 10 cariopsis.
AES (cm): altura hasta la inserción de la espiga distal.
AT (cm): altura total de la planta.
CHI: número de cariopsis por hilera.
DEA (mm): diámetro de la espiga en el ápice.
DEB (mm): diámetro de la espiga en la base.
DME (mm): diámetro de la espiga en el punto medio.
EC (mm): espesor de 10 cariopsis.

FF (días): floración femenina.

FM (días): floración masculina.

HT: número total de hojas/plantas.

IN1: índice 1: DME/LE.

IN2: índice 2: EC/LC.

LC (mm): longitud de 10 cariopsis.

LE (cm): longitud de la espiga.

NE: número de espigas por planta.

NHES: número de hojas a la espiga distal.

NHI: número de hileras de granos/espiga.

P50C (g): peso de 50 cariopsis.

PE (g): peso de la espiga distal.

PET (g): peso total de espigas/planta.

espiga distal (PE) y los valores altos de CV (37,8-47,5) corresponden al peso total de espigas/planta (PET), número de espigas/planta (NE) y a la longitud de las espigas (LE). Valores intermedios bajos (CV: 18-28%), se observaron en los caracteres altura (AES) y número de hojas hasta la inserción de la espiga distal (NHES), número de granos/hilera (CHI), a los días a floración masculina y femenina (FM, FF) y en los índices IN1: DME/LE e IN2: EC/LC. Mientras que el valor promedio de CV más alto se observó en la Protandria (P).

Los resultados del ANOVA realizado para la comparación de las medias correspondientes a los datos obtenidos en el Jardín Botánico (Buenos Aires) y en Ruíz de Montoya (Misiones) (Cuadro 3) indican, que existen diferencias significativas entre sitios de cultivo (excepto para el DEA, P50C y AC) y entre genotipos (excepto para el AC), como así también la existencia de interacción

genotipo por ambiente (GxA) exceptuando al PET, NHI, LE, DME y EC. La interacción GxA puede atribuirse a la diferente respuesta de los genotipos frente a factores ambientales que afectan el crecimiento y el desarrollo de una planta. Entre esos factores se encuentran efectos predecibles: edáficos (química y física del suelo), climatológicos, (radiación solar, hora luz) y los efectos no predecibles: climatológicos (lluvias, humedad relativa del aire, temperatura) y biológicos (insectos, enfermedades, agentes simbióticos, micorrizas) que son muy diferentes en cada uno de los sitios de cultivo. De la comparación de los promedios originales de cada variable entre sitios de cultivo (Cuadro 4), surge que los valores promedios de los caracteres morfológicos vegetativos de las plantas (AT, AES, NHES, HT), los caracteres fenológicos (FM y FF) y otros sobre el ancho y el espesor de la cariopsis (AC, EC) y los índices (EC/LC y DEM/LE)

Cuadro 3. Comparación de medias entre sitios de cultivo: Misiones y Buenos Aires, resultados de ANOVA y niveles de significancia.

Caracteres	Sitio (S)	Genotipo (G)	SxG
AES	xx	xx	xx
NHES	xx	xx	xx
AT	xx	xx	xx
HT	xx	xx	xx
FM	xx	xx	xx
FF	xx	xx	xx
PE	xx	xx	xx
PET	xx	x	ns
NHI	xx	xx	ns
CHI	xx	xx	xx
LE	xx	x	ns
DEA	ns	xx	xx
DEB	xx	xx	xx
DME	xx	xx	ns
P50C	ns	xx	xx
LC	xx	xx	xx
AC	ns	ns	ns
EC	xx	xx	xx
DEM/LE	xx	xx	xx
EC/LC	xx	xx	xx

* Los caracteres utilizados en los Cuadros 3 y 4 son los detallados en el Cuadro 1.

resultaron mayores en el cultivo realizado en Buenos Aires que los promedios obtenidos del cultivo de Ruíz de Montoya (Misiones). Mientras que, a la inversa, los valores promedios de los caracteres sobre el número de espigas por planta (NE), peso de la espiga distal (PE), peso total de espigas por planta (PET), longitud de las espigas (LE), número de hileras (NHI), cariopsis por hilera (CHI), diámetro en el punto medio (DEM) y la longitud de las cariopsis (LC), resultaron relativamente mayores para Misiones que los promedios obtenidos en Buenos Aires. Estos resultados son similares al grupo de razas tardías (Melchiorre *et al.*, 2020) y ponen en evidencia la importancia de realizar la evaluación del material en una localidad con ambiente lo más similar posible al hábitat de procedencia de las muestras originales.

En relación al número de macollos/planta observados sobre el total de plantas de cada parcela se observaron 57% de plantas con un macollo, 26% de plantas con dos

Cuadro 4. Comparación de las medias originales de cada variable entre sitios de cultivo: Misiones y Buenos Aires.

Caracteres	Genotipos parentales y cruzamientos	
	Misiones	Buenos Aires
AES	-	+
NHES	-	+
AT	-	+
HT	-	+
FM	-	+
FF	-	+
NE	+	-
PE	+	-
PET	+	-
NHI	+	-
CHI	+	-
LE	+	-
DEA	+	-
DEB	+	-
DEM	+	-
P50C	-	+
LC	+	-
AC	-	+
EC	-	+
DEM/LE	-	+
EC/LC	-	+

Promedio: (+) mayores (-) menores.

macollos y un 10% con 3 macollos/planta.

Los resultados del ANOVA confirmaron la existencia de una elevada variabilidad morfológica del material considerado.

Análisis discriminante canónico

Una de las ventajas del empleo del análisis discriminante canónico (ADC) para el estudio de las diferencias entre las poblaciones raciales es que permite resumir la variabilidad total en pocas variables sintéticas (variables canónicas (vc) y que a su vez estas vc pueden ser utilizadas para calcular las distancias fenotípicas, las diferentes clases de efectos genéticos y así las distancias genéticas, para la clasificación fenotípica y/o genética del grupo (Ottaviano y Camussi, 1981). En este trabajo las cinco primeras variables canónicas (vc) (Cuadro 5, parte inferior), acumulan el 70% de la variación total y las dos primeras vc explican el 42% de las diferencias

Cuadro 5. Coeficientes de correlación entre las variables originales y las cinco primeras variables canónicas (VC) (*canonical loadings*). Se detallan solamente los valores más significativos y se multiplican por 100: la magnitud de los coeficientes sugieren que caracteres son los más importantes. En la parte inferior se muestran los autovalores y los porcentajes acumulados.

Caracteres	Variables canónicas				
	1	2	3	4	5
AES		-54	-38		
NHES	34	-42	-34		
AT		-54	-35		
HT	34	-31			-30
FM				-33	-47
FF					-47
NE					
PE		-37			
PET		-41		35	
NHI	35	13			
CHI		-40	31		
LE					
DEA	42				49
DEB	65				38
DEM	56			36	40
P50				67	
LC		-58	36	40	
AC				55	
EC	-41	46			
EC/LC	-35	68	-41		
DEM/LE	40				
Eigenvalue	1,39	0,68	0,54	0,44	0,37
Cum. Prop. (%)	28	42	53	62	70

* Los caracteres utilizados en el Cuadro 5 son los detallados en el Cuadro 1.

entre las Operational Taxonomic Units (OTUs). Los caracteres discriminantes más importantes asociados a la 1ª vc (Cuadro 5, parte superior) son los correspondientes a las dimensiones de la espiga (DEB, DEM). Los caracteres discriminantes más importantes ligados a la segunda vc son la altura hasta la inserción de la espiga distal (AES), la altura total de la planta (AT), la longitud de los granos (LC) y principalmente a la relación EC/LC.

En el diagrama de dispersión (Figura 1), los puntos (valores medios de la primera y segunda vc) representan a las progenies y a las poblaciones parentales. Las relaciones entre ellos están dadas por la posición que

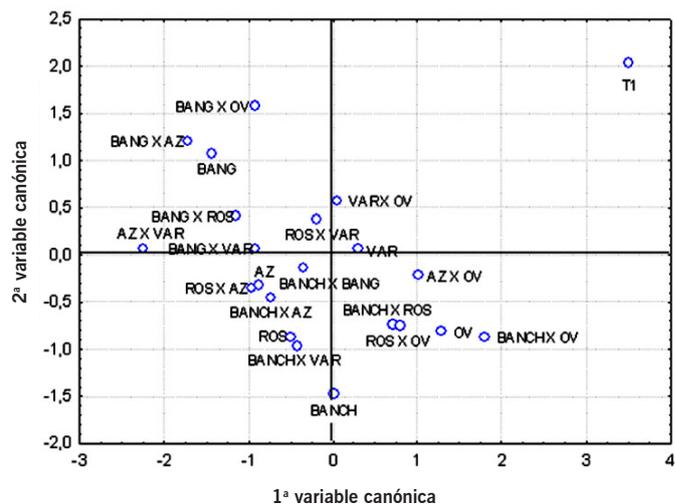


Figura 1. Diagrama de dispersión de las razas parentales y sus cruza-mientos y una Variedad comercial (T1) empleada como testigo según valores medios de las dos primeras variables canónicas. Los puntos o valores medios representan a las razas parentales, a las progenies y la variedad comercial.

éstas ocupan en el espacio delimitado por los ejes canónicos, es decir, cuanto más cercanos se encuentren tendrán un mayor grado de similitud. Asimismo, se pueden determinar, las relaciones existentes entre las razas parentales y entre estas y sus progenies. Así, por ejemplo, se observa que los puntos (valores medios) que representan a las progenies: [BANCHxBANG], [AZxOV] y [ROSxOV] se ubican dentro del rango de variación de las poblaciones parentales correspondientes. Ello indicaría un grado mayor de afinidad entre los respectivos progenitores, que la de otros cruzamientos como [AZxVAR], que se ubican fuera del rango de variación de sus progenitores. Por lo general, se espera que bajo un modelo aditivo las combinaciones híbridas ("F1") se sitúen a mitad de camino de los dos progenitores, cuando esto no ocurre podría atribuirse a la existencia de efectos genéticos no aditivos para los caracteres considerados. En relación a la variedad comercial utilizada como testigo (T1), se puede evidenciar en el gráfico que la misma supera al resto de los genotipos parentales o sus cruzamientos en cuanto a los caracteres asociados a la 1ª y 2ª vc.

Análisis de agrupamiento

Las relaciones resultantes entre las OTUs (Figura 2) se describen sobre la base de las categorías preestablecidas. A un bajo nivel de similitud, se pueden distinguir dos grupos:

Grupo 1 (G₁): está representado por la raza Overo (OV9). Las plantas son de altura mediana, con 21

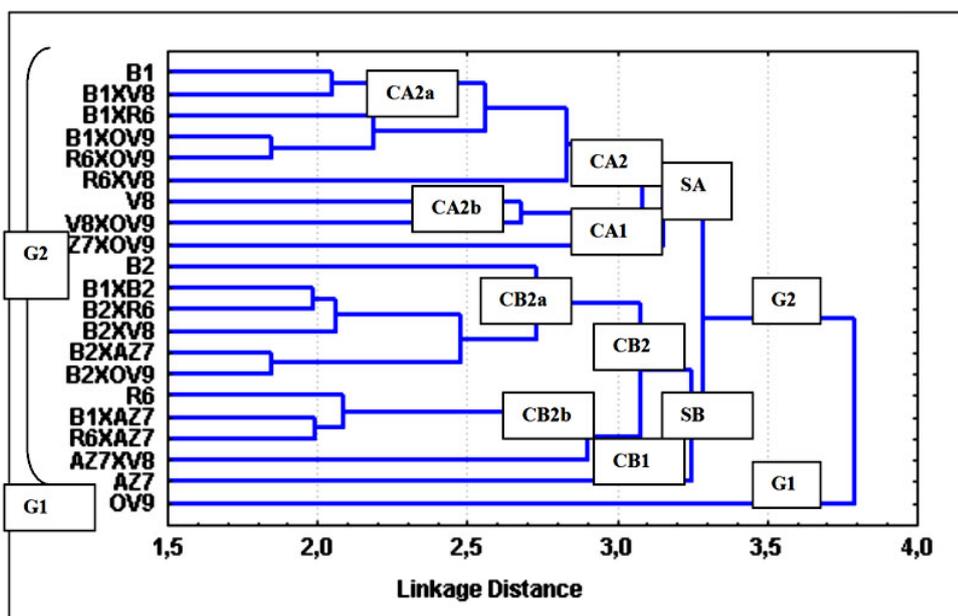


Figura 2. Fenograma (UPGMA) de distancias euclidianas entre las formas raciales parentales precoces y las progenies. Se observan dos grupos: G_1 representado por la raza OV9 y G_2 que incluye a las restantes razas parentales (B1, B2, R6, AZ7, V8 y OV9) y a los cruzamientos. El grupo G_2 se subdivide en dos Subgrupos: S_A y S_B . S_A y S_B se subdividen en los conjuntos CA_1 y CA_2 , CB_1 y CB_2 . A su vez CB_2 se subdivide en $CB2a$ y $CB2b$ y CA_2 se subdivide en $CA2a$ y $CA2b$.

hojas. La espiga distal se inserta ligeramente por encima de la mitad de la altura total, en la hoja 15 ó 16. Las espigas (1-2 espigas/planta) son de diámetro relativamente grande, mayor en la base y de menor longitud y peso que las demás razas, con 14 hileras de granos y con un bajo número de granos por hilera. Los granos son livianos, cortos, angostos y de un espesor medio. El valor de los índices (EC/LC y DME/LE) es alto.

Grupo 2 (G_2): es más amplio y heterogéneo y comprende a las 5 poblaciones parentales restantes y a las progenies de los 15 cruzamientos. Éste se diferencia en dos subgrupos (S_A y S_B) y cada subgrupo, se diferencia a su vez en los conjuntos: CA_1 y CA_2 ; CB_1 y CB_2 .

Subgrupo A

Conjunto A1 (CA_1): está representado por la progenie del cruzamiento Azul x Overo (Az7xOV9).

Las plantas son de gran altura, con 22 hojas. La espiga distal se inserta por encima de la mitad de la altura total, en la hoja 15 ó 16. Las espigas (1-2 espigas/planta) son de diámetro relativamente grande, mayor en la base y de longitud intermedia. Están entre las más pesadas y es la que tuvo la mayor producción en peso total de espigas por planta. Las espigas poseen 12 hileras de grano y un número mediano de granos por hilera. Los granos son relativamente los más pesados, mayor longitud y anchura y de poco espesor. El valor del índice DME/LE es alto y la relación EC/LC es baja.

Conjunto A2 (CA_2): diferenciado a su vez en dos

subconjuntos: $CA2a$ y $CA2b$.

$CA2a$: está integrado por la raza Blanco Ancho (B1) y por la progenie de los cruzamientos: Blanco Ancho x Variegado (B1xV8); Blanco Ancho x Rosado (B1xR6), Blanco Ancho x Overo (B1xOV9), Rosado x Overo (R6xOV9) y Rosado x Variegado (R6xV8).

Las plantas de B1xR6 y R6xOV9 son las de mayor altura, mientras que R6xV8 son las más bajas, siendo B1 y los otros dos cruzamientos (B1xV8; B1xOV9) de altura intermedia. Presentan 19-22 hojas, con 1 ó 2 espigas por planta y éstas se insertan por encima de la mitad de la altura total, en la hoja 14,15 ó 16. Las espigas son livianas en B1, medianas en B1xV8; R6xV8 y pesadas en B1xOV9, B1xR6, R6xOV9. Tienen 13-14 hileras de granos. Son de longitud intermedia o baja en B1xOV9. Tienen un número alto de granos por hilera en B1xR6 y un número intermedio de granos por hilera en las OTU's restantes. El diámetro de la espiga en el punto medio es alto en la progenie de los cruzamientos B1xOV9, B1xR6, R6xOV9 e intermedio en las restantes OTU's. El peso total de espigas por planta (PET) es bajo en B1 y alto o intermedio en los cruzamientos. Los granos son largos, de bajo espesor o medio en B1, livianos en B1xV8, o de peso intermedio y de anchura variable. El índice EC/LC es relativamente bajo y el DME/LE, presenta valores intermedios o altos en B1xOV9.

$CA2b$: incluye a la raza Variegado (V8) y la progenie del cruzamiento de Variegado x Overo (V8xOV9).

Las plantas son de altura intermedia, con 21 hojas. La espiga distal se inserta por encima de la mitad de la altura total, en la hoja 15 ó 16. Las espigas (1-2 espigas/planta) son de diámetro relativamente grande, mayor en la base y de poca longitud en V8 y muy largas en V8xOV9. Las espigas son livianas en V8 y pesadas en V8xOV9, El peso total por planta es bajo en V8 e intermedio en V8xOV9, con 12 ó más hileras de grano y con un número de granos por hilera bajo o intermedio. Los granos son de peso medio, longitud alta y anchura alta o intermedia y de espesor intermedio. El valor del índice: EC/LC es bajo o intermedio-alta la relación DME/LE.

Subgrupo B

Conjunto B1 (CB1): está representado por Azul (Az7). Las plantas son las de mayor altura, con 21 ó 22 hojas. El número de espigas/planta es alto (2-3 espigas). La espiga distal tiene 12-14 hileras con 34 granos/hilera y se inserta por encima de la mitad de la altura total. El peso de la espiga distal (PE) es bajo y el peso total de espigas/planta (PET) es intermedio. La anchura y la longitud de las espigas y el peso de 50 granos son intermedios. Los granos son largos, angostos y de espesor intermedio. Los índices EC/LC es bajo y DME/LE es intermedio.

Conjunto B2 (CB2): se diferencia en dos Sub conjuntos: CB2a y CB2b:

CB2a: constituido por Blanco Angosto (B2) y las progenies de los cruzamientos: (B1xB2); (B2xR6), (B2xV8); (B2xAZ7) y (B2xOV9). La altura de las plantas de B2 y de las progenies de los cruzamientos (B2xV8, B2xOV9) son bajas, mientras que son medio-altas en las progenies de los cruzamientos (B1xB2) y (B2xAZ7), y altas en (B2xR6), con 18-21 hojas. Presentan 1,5-1,9 espigas por planta y éstas se insertan sobre la mitad superior de la altura total. Las espigas son livianas en B2 y (B2xV8), (B2xAZ7), medio-pesadas en (B1xB2), (B2xOV9) y pesadas en (B2xR6). Tienen 12-14 hileras de granos, con 28-38 granos por hilera, poca longitud en B2; (B2xR6), (B2xAZ7); mediana longitud en (B2xV8), (B2xOV9) o alta en (B1xB2). El diámetro en el punto medio es alto en (B1xB2), bajo en B2, (B2xV8), (B2xAZ7) o medio-baja en (B2xR6), (B2xOV9). El peso total de espigas por planta es bajo en B2, (B2xV8), (B2xAZ7), intermedio en (B1xB2), (B2xOV9) y alto en (B2xR6). Los granos son cortos y livianos en B2,

(B2xV8), medio-pesados y medio largos (B1xB2), (B2xR6), largos y pesados en (B2xOV9, medio largos y pesados en (B2xAZ7). Son de anchura baja en B2, (B2xR6); (B2xV8) o intermedia en (B2xOV9), (B2xAZ7), (B1xB2) y de espesor medio en (B2xV8) o elevado en los demás OTU's. El índice DEM/LE es medio y el EC/LC son altos en B2, (B2xR6), (B2xAZ7) ó intermedios en (B1xB2), (B2xV8), (B2xOV9).

CB2b: integrado por Rosado (R6); y las progenies de los cruzamientos (B1xAZ7), (R6xAZ7) y (AZ7xV8). Las plantas son altas en los cruzamientos (AZ7xV8), (B1xAZ7), de altura intermedia en R6 y (R6xAZ7), con 21 ó 22 hojas. La espiga distal se inserta en la hoja 16 ó 17 por encima de la mitad de la altura total. En la progenie del cruzamiento (AZ7xV8), el número de espigas por planta, la longitud de las espigas, el número de granos por hilera, el peso de los granos y el peso total de espigas/planta resultó relativamente mayor, mientras registró el menor número de hileras de grano/espiga y el menor diámetro en el punto medio. Los granos son largos, angostos y de espesor intermedio, siendo (B1xAZ7) los de mayor longitud. El índice EC/LC en (AZ7xV8) es intermedio y es bajo para las restantes OTU's, mientras que la relación DEM/LE es bajo para este cruzamiento e intermedio para el resto de las OTU's.

Los grupos obtenidos, con distinto grado de afinidad, son importantes, dado que favorece la conservación de la variabilidad y la selección posterior de los materiales para la creación de nuevos y mejores genotipos (Rodríguez *et al.*, 1968).

Análisis genético

Cruzamientos directos

El análisis genético (de una población) tiene como objetivo poner en evidencia la importancia relativa de los factores genéticos y ambientales en la determinación de las diferencias entre individuos. Sobre la base de esta información, es posible hacer previsiones acerca de la transmisibilidad de las características individuales a las progenies. La componente genética expresa, principalmente, el efecto de la variedad que comprende, además de la componente genética aditiva, una cuota de efectos debido a la dominancia y a la interacción entre loci (epistasia). Asimismo, la manifestación del grado de heterosis en las progenies, depende del grado de endogamia de los padres. Lo más frecuente es que, en cruzamientos entre fenotipos con gran diversidad genética

(frecuencias génicas distintas) muestren una "F₁" con alta heterosis, mientras que cuando se cruzan poblaciones relativamente similares y adaptadas a condiciones ecológicas semejantes, se espera, por lo general, un bajo grado de heterosis (Hiorth, 1985). Es decir, en general, se espera que la respuesta heterótica aumente con el aumento de la divergencia genética de los padres (Moll *et al.*, 1965). Sin embargo, la relación no es completamente lineal y una carencia de heterosis es posible aún con poblaciones muy diferentes (Cress, 1966). En la Cuadro 6, se muestran los efectos genéti-

Cuadro 6. Cruzamientos directos. Niveles de significancia de las componentes genéticas: efectos de la variedad (V_{ij}), de la heterosis media varietal (h_{ij}) y de la heterosis específica (S_{ij}).

Caracteres	Efectos variedad (v _{ij})	Efectos de heterosis		
		Media (h)	Varietal (h _{ij})	Específica (s _{ij})
AES	**	ns	**	**
NHES	**	ns	**	**
AT	**	ns	**	**
HT	**	ns	**	**
FM	**	**	**	**
FF	**	**	**	**
NE	**	ns	**	*
PE	**	**	**	**
PET	**	**	**	**
NHI	**	ns	**	ns
CHI	**	**	**	**
LE	ns	*	ns	ns
DEA	**	*	**	**
DEB	**	ns	**	**
DEM	**	*	**	**
P50C	**	**	**	**
LC	**	**	**	*
AC	*	ns	**	ns
EC	**	*	**	**
IN1:DEM/LC	**	**	**	*
IN2:EC/LC	**	**	**	ns

* p ≤ 0,05
 ** p ≤ 0,01
 ns = no significativo (p > 0,05)

cos y la significancia de las componentes genéticas correspondiente a cada una de las variables: la heterosis media resultó: (a) no significativa para la AES, el NHES, AT y el HT, NE, NHI, DEB y AC; (b) significativa para LE, DEA, DME y EC; (c) altamente significativa para el resto de los caracteres. Los efectos de la variedad (v_{ij}) y de la heterosis varietal (h_{ij}) fueron todos altamente significativos o significativo en el AC y no significativo para la LE. Los efectos de la heterosis específica fueron altamente significativos excepto para las variables LE, NHI, AC y la relación EC/LC.

En el Cuadro 7, se muestran las distancias genéticas entre las seis poblaciones raciales, obtenidas a partir de los efectos genéticos (v_i). Los valores de distancias (entre poblaciones) para los efectos v_i hallados varían entre 65.80 y 105.46 y son todos altamente significativos. El valor más alto de distancia se registró entre Azul (AZ7) y Overo (OV9), mientras el valor más pequeño correspondió al par Blanco Ancho (B1) y Variegado (V8). En el Cuadro 8, se muestran las distancias

Cuadro 7. Cruzamientos directos. Matriz de distancias genéticas entre poblaciones raciales para los efectos v_i.

	v ₆ (OV9)	v ₅ (V8)	v ₄ (AZ7)	v ₃ (R6)	v ₂ (B2)
v ₁ (B1)	83,88**	65,80**	82,85**	72,41**	90,13**
v ₂ (B2)	97,40**	89,94**	100,08**	88,68**	
v ₃ (R6)	85,83**	80,09**	73,10**		
v ₄ (AZ7)	105,46**	82,90**			
v ₅ (V8)	96,88**				

* p ≤ 0,05
 ** p ≤ 0,01
 ns = no significativo (p > 0,05)

B1: Blanco Ancho
 B2: Blanco Angosto
 R6: Rosado
 AZ 7: Azul
 V8: Variegado
 OV9: Overo

Cuadro 8. Cruzamientos directos. Matriz de distancias genéticas entre poblaciones raciales para los efectos h_i.

	h ₆ (OV9)	h ₅ (V8)	h ₄ (AZ7)	h ₃ (R6)	h ₂ (B2)
h ₁ (B1)	51,71**	44,91**	50,35**	27,14 ⁽⁰⁾	38,93**
h ₂ (B2)	47,81**	50,87**	51,07**	43,32**	
h ₃ (R6)	46,39**	47,45**	52,31**		
h ₄ (AZ7)	63,43**	53,6**			
h ₅ (V8)	67,04**				

* p ≤ 0,05
 ** p ≤ 0,01
 ns = no significativo (p > 0,05)

B1: Blanco Ancho
 B2: Blanco Angosto
 R6: Rosado
 AZ 7: Azul
 V8: Variegado
 OV9: Overo

genéticas obtenidas a partir de los efectos de heterosis (h_i). Los valores de distancias entre poblaciones para los efectos h_i varían entre 27.14 y 67.04. El valor más alto correspondió al par Variegado (V8) - Overo (OV9) y el valor menor, al par Blanco Ancho (B1) x Rosado (R6), que resultó no significativa. Los valores restantes de distancia fueron altamente significativos.

En los diagramas de dispersión (Figuras 3 y 4) se representan las poblaciones parentales, según las medias de la primera y segunda variable canónica para los efectos v_i y h_i , respectivamente. Si se comparan ambas figuras se observan diferencias importantes en las relaciones entre las OTU's. Por ejemplo, en la Figura 3, Blanco Angosto (B2) aparece aislada de las demás OTU's, mientras que en la Figura 4, B2 está más cercana de AZ7. En los fenogramas (Figuras 5 y 6), se muestra el grado de similitud entre las OTU's, sobre la base de los mismos efectos (v_i y h_i). Si se compara la distribución de las OTU's en el diagrama de dispersión (Figura 3) con el fenograma (Figura 5) se observa que existe una coincidencia casi total, distinguiéndose los siguientes grupos:

G₁: formado por los núcleos (B1-V8) y (R6-AZ7) y B2 aislado de ambos núcleos.

G₂: representado por Overo (OV9).

Mientras que en el fenograma de la Figura 6, basado en los efectos de heterosis (h_i) se observan relaciones genéticas diferentes, donde se pueden distinguir los siguientes grupos:

G₁: integrado por el núcleo: (B1-R6) y (B2), (V8) y (AZ7) relativamente más distante; **G₂**: representado por Overo (OV9) similar a la posición que ocupa en 5.

También se observan diferencias entre el Diagrama de dispersión (4) y el fenograma (6), que pueden atribuirse

a la distorsión que se produce en la representación gráfica bidimensional. Estos resultados sugieren que la clasificación genética basada en los efectos h_i difiere de la clasificación basada en los efectos v_i .

Figura 4. Diagrama de dispersión de las razas parentales según valores medios de las dos primeras variables canónicas para los efectos h_i .

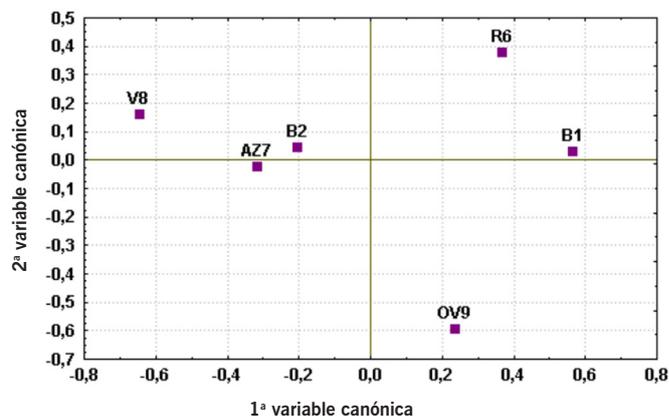


Figura 5. Fenograma (UPGMA) de distancia euclidiana entre las razas parentales según valores medios de las 5 primeras variables canónicas para los efectos varietales (v_{ij}).

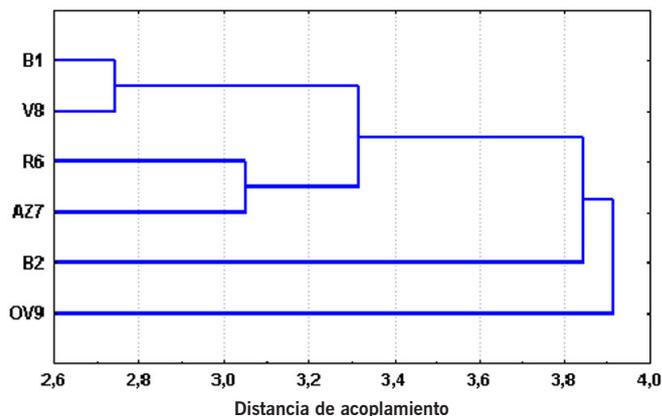


Figura 6. Fenograma (UPGMA) de distancia euclidiana entre las razas parentales según valores medios de las 5 primeras variables canónicas para los efectos de heterosis (h_{ij}).

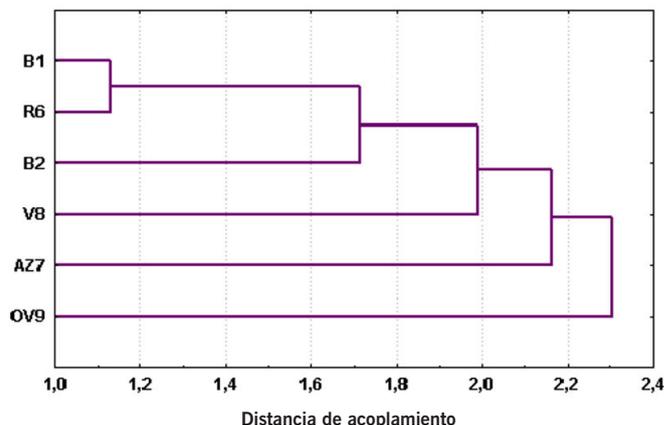
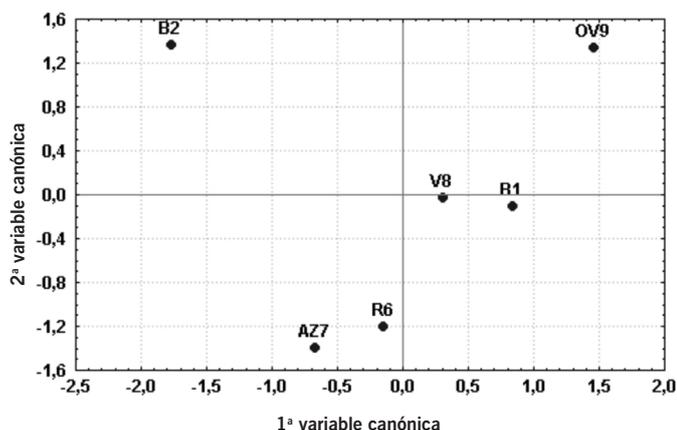


Figura 3. Diagrama de dispersión de las razas parentales según valores medios de las dos primeras variables canónicas para los efectos v_i .



Cruzamientos recíprocos

En el análisis genético, los cruzamientos recíprocos, por lo general, no son considerados, porque dan descendencias iguales o equivalentes a los cruzamientos directos (Hiorth, 1985). Sin embargo, algunas veces se observan diferencias significativas en caracteres como, por ejemplo, los días hasta la floración masculina y/o femenina o en otros caracteres componentes del rendimiento (Hiorth, 1985), razón por la cual en este trabajo también se analizaron por separado los efectos recíprocos y se comparan con los resultados de los cruzamientos directos. En el Cuadro 9, en la matriz triangular superior derecha, se muestran las distancias genéticas aditivas entre las 6 poblaciones raciales. Los valores de distancias entre las poblaciones para los efectos v_i hallados varían entre 8,75 y 16,97 y son todos altamente significativos. El valor más alto de distancia se registró, en coincidencia con los cruzamientos directos, entre (Azul (AZ7) y Overo (OV9)), mientras el valor más pequeño, no coincidente con los cruzamientos directos, correspondió al par (Blanco Ancho (B1) y Rosado (R6)). En el mismo Cuadro 9, en la matriz triangular inferior izquierda, se muestran las distancias genéticas de heterosis. Los valores de distancias entre poblaciones para los efectos h_i varían entre 5,00 y 14,19. El valor más alto correspondió al par (Variegado (V8) x Blanco Angosto (B2) y el valor menor de distancia, al par (Azul (AZ7) x Rosado (R6)), ambos resultados no coincidentes con los cruzamientos directos. Los valores restantes de distancias fueron todos altamente significativos con excepción del par (AZ7xR6), que resultó significativo al 5%.

Con los resultados expuestos se logra complementar el conocimiento sobre las relaciones genéticas entre las razas de maíz nativas de la provincia de Misiones

descriptas previamente (Cámara Hernández y Miente Alzogaray, 2003; Cámara Hernández *et al.*, 2012).

CONCLUSIONES

Los resultados del ANOVA, confirman la existencia de una elevada variabilidad morfológica y genética, con diferencias altamente significativas, para casi todas las variables consideradas. Asimismo el ANOVA, realizado para la comparación de las medias correspondientes a los datos obtenidos en el Jardín Botánico (Buenos Aires) y en Ruíz de Montoya (Misiones) indican, en general, que existen diferencias significativas entre sitios de cultivo (excepto para el DEA y AC) y entre genotipos (excepto la AC), como así también la existencia de interacción genotipo por ambiente ($G \times A$) exceptuando al PET, NHI, LE, DME y EC.

Los resultados del ADC indican que las dos primeras variables canónicas (vc) permiten explicar la variación encontrada y poder representarla en un gráfico bidimensional, dado que sintetizan un porcentaje importante de las diferencias observadas entre las poblaciones raciales estudiadas. Los caracteres discriminantes más importantes asociados a la 1ª vc corresponden a las dimensiones de la espiga mientras los caracteres más importantes ligados a la 2ª vc son morfológicos vegetativos, reproductivos y principalmente a la relación EC/LC.

El Análisis de agrupamiento fenotípico, al nivel más bajo de similitud, permitió distinguir dos grupos:

Grupo 1 (G_1): está representado por la raza Overo (OV9).

Grupo 2 (G_2): es más amplio y heterogéneo y comprende a las 5 poblaciones parentales restantes y a las progenies de los 15 cruzamientos. Éste

Cuadro 9. Cruzamientos recíprocos: a) matriz triangular superior derecha: distancias genéticas entre poblaciones raciales para los efectos v_i ; b) matriz triangular inferior izquierda: distancias genéticas entre poblaciones raciales para los efectos h_i .

	B1	B2	R6	AZ7	V8	OV9
B1	0	16,68(**)	8,75(**)	12,42(**)	9,15(**)	11,06(**)
B2	7,76(**)	0	14,20(**)	16,48(**)	15,72(**)	16,92(**)
R6	8,00(**)	7,57(**)	0	9,30(**)	9,6(**)	11,75(**)
AZ7	13,55(**)	12,85(**)	5,00(*)	0	12,40(**)	16,97(**)
V8	13,13(**)	14,19(**)	10,74(**)	8,48(**)	0	15,68(**)
OV9	13,13(**)	10,60(**)	7,00(**)	12,56(**)	9,37(**)	0

B1: Blanco Ancho
B2: Blanco Angosto
R6: Rosado
AZ 7: Azul
V8: Variegado
OV9: Overo

Las distancias para los efectos v_i , están en la matriz triangular superior derecha (en verde).

Las distancias de heterosis, están en la matriz triangular izquierda (en azul).

Los asteriscos dobles (**) indican significación al 1%, los asteriscos simples (*) indican significación al 5%.

se diferencia en dos subgrupos (SA y SB) y cada subgrupo, se diferencia a su vez en los Conjuntos: CA1 y CA2; CB1 y CB2.

Los resultados del análisis genético indican que las relaciones genéticas observadas son diferentes según el parámetro genético que se considere para el reagrupamiento; es decir que la clasificación genética basada en los efectos h_i difiere de la clasificación basada en los efectos v_i .

En los cruzamientos recíprocos el valor de distancia más alto entre poblaciones para los efectos v_i , se registró entre Azul (AZ7) y Overo (OV9) en coincidencia con los cruzamientos directos, mientras que el valor de distancia más pequeño correspondió al par Blanco Ancho (B1) y Rosado (R6), no coincidente con los cruzamientos directos. Asimismo, el valor más alto de distancias entre poblaciones para los efectos h_i correspondió al par Variegado (V8) x Blanco Angosto (B2) y el valor menor de distancia, al par (Azul (AZ7) x Rosado (R6), ambos resultados no son coincidente con los cruzamientos directos.

De esta forma, el análisis genético confirma, que la divergencia fenotípica entre las poblaciones raciales puede no coincidir con las diferencias genéticas, puesta en evidencia por el reagrupamiento resultante sobre la base de los efectos heteróticos.

Los resultados obtenidos son importantes desde el punto de vista taxonómico y evolutivo y pueden contribuir a la selección adecuada de progenitores a incluirse en los programas de mejoramiento, previa evaluación de las posibles interacciones genotipo-ambiente (Reyes Castañeda, 1990). Finalmente, la síntesis de la información relevante de las formas raciales en estudio, en función de los caracteres cuantitativos empleados, puede, constituir el punto de partida para ulteriores investigaciones.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dra. Mariana Mampaey por su cooperación y por el ofrecimiento del sitio para realizar el ensayo, a los Sres. Juan Baecke y José Luis Baecke y Señora, por la colaboración en las tareas técnicas de siembra, relevamiento de datos a campo y obtención de las muestras en espigas del cultivo. Asimismo, agradecemos, a la Universidad de Buenos Aires (Proyecto UBACyT, 01/G806, Dir. Prof. Ing. Agr. Daniel Roberto Tortosa) y al FONCyT (Proyecto PICTR 2002-00109, Dir. Prof. Consulto Ing. Agr. Julián Cámara Hernández) por los subsidios otorgados para financiar este trabajo. Al Dr. Jorge Casal, Dra. Florencia Realini y a la Ing. Agr. Ana M. Miente Alzogaray por las sugerencias y lectura crítica del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Bianchi, A. y Salamini, F. (1973). Il mais, Quaderno II. *Trattato di Genetica Agraria Speciale*. Edagricole, 59 pp.
- Bracco, M. (2008). *Variabilidad microsatellite en maíces reventadores autóctonos*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 141 pp.
- Bracco, M. (2012). *Caracterización genética del germoplasma de razas de maíz autóctonas provenientes del noreste argentino*. Tesis Doctoral. Biblioteca Digital de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Bracco, M.; Lia, V., Gottlieb, A. M., Cámara Hernández, J., Poggio, L. (2008). Genetic diversity in maize landraces from indigenous settlements of Northeastern Argentina. *Genetica*, 135 (1), 39-49.
- Bracco, M., Lia, V., Cámara Hernández, J., Poggio, L. y Gottlieb, A. M. (2012). Genetic diversity of maize landraces from lowland and highland agro ecosystems of Southern South America: implications for the conservation of native resources. *Annals of Applied Biology*, 160 (3), 308-321.
- Bracco M., Cascales, J., Cámara Hernández, J., Poggio, L., Gottlieb, A. M. y Lia, V. (2016). Dissecting maize diversity in lowland South America: genetic structure and geographic distribution models. *BMC Plant Biology*, 16: 186. DOI 10.1186/s12870-016-0874-5.
- Brieger, F.G., Gurgel, J. T. A., Paterniani, E., Blumenschein, A. y Alleoni, M. R. (1958). Races of maize in Brazil and other eastern South American countries. *Nat. Acad. Sci. Nat. Res. Council. Publ.*, 593. Washington D.C., 283 p.
- Cámara Hernández, J. y Miente Alzogaray, A. M. (2003). Caracterización y clasificación, en razas, de maíces nativos de la provincia de Misiones. Argentina. Libro de resúmenes IV Simposio de recursos genéticos para América latina y el Caribe. Mar de Plata.
- Cámara Hernández, J., Miente Alzogaray, A. M., Bellón, R. y Galmarini, A. J. (2012). *Razas de maíz nativas de la Argentina*. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Camussi, A. y Ottaviano, E. (1979). Uso degli effetti genetici di caratteri metrici a scopo tassonomico. *Quaderni di epidemiologia* (supp. 1). De Bona, Milán.
- Camussi, A., Spagnoletti Zeuli, P. L. y Melchiorre, P. (1983). Numerical taxonomy of Italian maize populations: genetic distances on the basis of heterotic effects. *Maydica*, XXVIII: 411-424.
- Camussi, A., Ottaviano, E., Calinski, T. y Kaczmarek, Z. (1985). Genetic distances based on quantitative traits. *Genetics*, 111: 945-962.
- Catálogo INTA. (1997). Catálogo de Germoplasma de maíz. Argentina: Biblioteca Agraria Tropicale, Instituto Agronomico per L'ultramare (Firenze).

- Cress, C. E. (1966). Heterosis of the hybrid related to gene frequency differences between two populations. *Genetics*, 53, pp. 269-274.
- Eyherabide, G. H. (2004). Incorporación de germoplasma indígena de maíz en materiales elite. *Revista IDIA*, XXI, 6: 105-110.
- Falconer, D. S. y Mackay, T. (1996). *Introduction to quantitative genetics* (2ª ed.). Londres: Longman.
- Fourastié, M. F. (2010). Caracterización de razas nativas de maíz del Noroeste argentino mediante citogenética clásica y molecular (FISH). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Fourastié, M. F. (2015). Estudios citogenéticos en razas de maíz del NOA: Caracterización cariotípica, evaluación del tamaño del genoma y frecuencia de cromosomas B. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Fourastié M.F.; A.M. Gottlieb; L. Poggio y G.E. Gonzalez. (2017). Are cytological parameters of maize landraces (*Zea mays ssp.mays*) adapted along and altitudinal cline? *Journal of Plant Research*. <https://doi.org/10.1007/s10265-017-0996-3>.
- Frayssinet, N., Cardone, S., Furlan, I., Bartoloni, N. y Banchemo, C. (2001). Genic male sterility in native maize populations. *Journal of Basic & Applied Genetics*, 14 (1): 25-31.
- Gardner, C. O. y Eberhart, S. A. (1966). Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 22: 439-452.
- Girola, C. D. (1919). Variedades de maíz cultivadas en Argentina. Buenos Aires: Talleres Gráficos J. Weiss y Preusche, 1, Vol. 169 pp.
- Griffing, B. (1956). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Australian J. of Biol. Sci.*, 9, pp. 463-493.
- Hiorth, G. E. (1985). *Genética Cuantitativa. I: Fundamentos Biológicos*. Córdoba, Argentina: Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Agropecuarias.
- Horovitz, S. (1935). Distribución geográfica de factores genéticos en maíces autóctonos del norte argentino. *Rev. Arg. Agr.*, 2 (6): 133-135. Buenos Aires.
- Hourquescos, M. J., Eyherabide, G. H. y Ferrer, M. E. (2003). Utilización de poblaciones locales en pre mejoramiento de maíz Libro de resúmenes IV Simposio de recursos genéticos para América Latina y el Caribe. Mar de Plata.
- Lía, V. (2004). Diversidad genética y estructura poblacional en razas nativas de maíz (*Zea mays ssp. mays*) del Noroeste Argentino: presente y pasado del germoplasma autóctono. Tesis Doctoral. Buenos Aires: Laboratorio de Genética. Departamento de Ecología, Genética y Evolución de la Universidad de Buenos Aires.
- Luna J. T., Kugler, W. F., Godoy, E. F. y Mazzoni, L.E. (1964). Maíz (*Zea mays* L.). En: L., Parodi. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Buenos Aires: ACME, Vol. II, Primera parte, pp. 553-589.
- Melchiorre, P. (1992). Phenetic relationships among different races of maize (*Zea mays ssp. mays*) from Salta (Argentina). *Maydica*, 37: 329-338.
- Melchiorre, P., Bartoloni, N. y Cámara Hernández, J. (2006). Phenetic relationships among native races of maize (*Zea mays ssp. mays*) from North-eastern Argentina (Misiones). *J. Genet. & Breed.*, 60: 173-182.
- Melchiorre, P., Bartoloni N. y Cámara Hernández, J. (2017). Relaciones fenéticas entre razas de maíz (*Zea mays ssp. mays*) nativas de la provincia de Jujuy (Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 52 (4): 717-735.
- Melchiorre, P., Bartoloni, N. y Cámara Hernández, J. (2020). Relaciones fenotípicas y genéticas entre razas tardías de maíz (*Zea mayz ssp. Mays*) nativas de la provincia de Misiones (Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 55 (1): 23-43.
- Moll, R. H., Lonquist, J. H., Velez Fortuno, J. y Johnson, E. C. (1965). The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics*, 52, pp. 139-144.
- Moreneau, A. (1992). Análisis de un conjunto voluminoso de datos. Conferencias en Buenos Aires. Presidencia de la Nación, 3 y 7 de septiembre de 1992. Buenos Aires, Argentina.
- Ottaviano, E. y Camussi, A. (1981). Phenotypic and genetic relationships between yield components in maize. *Euphytica*, 30, 601-9.
- Parodi, L. R. (1935). Relaciones de la agricultura prehispánica con la agricultura actual. Argentina actual. *An. Acad. Nac. Agr. y Vet.*, 1: 115-168. Buenos Aires.
- Parodi, L. R. (1947). Los maíces indígenas de la República Argentina. *An. Acad. Nac. Ci. Exact.* Buenos Aires, XII: 9-14.
- Parodi, L. R. (1966). *La agricultura aborígen argentina*. Buenos Aires: EUDEBA, 48 pp.
- Poggio, L., Rosato, M., Chiavarino, A. M., Naranjo, C. A. (1998). Genome size and environmental correlations in maize (*Zea mays ssp. maize*, Poaceae). *Ann. Bot.*, 82: 107-115.
- Realini, M. F. (2016). Variabilidad citogenética de los maíces guaraníes del Noreste de Argentina: Caracterización cariotípica, tamaño del genoma y correlatos fenotípicos. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Realini, M. F., Poggio, L., Cámara Hernández, J., González, G. E. (2017). Intra-specific variation in genome size in maize: cytological and phenotypic correlates. *AoB PLANTS*, 8: plv138. DOI: 10.1093/aobpla/plv138
- Realini, M. F., Poggio, L., Cámara Hernández, J., González, G. E. (2018). Exploring karyotype diversity of Argentinian Guaraní maize landraces. Relationship among South American maize. *PLoS ONE*, 13(6), e0198398. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198398>.
- Reyes Casstañeda, P. (1990). *El maíz y su cultivo*. CDMX, México: A.G.T. Editor.
- Robutti, J. L., Borrás, F. S., Ferrer, M. E. y Bietz, A. (2000). Grouping and Identification of Argentine Maize Races by Principal Component Analysis of Zein Reversed-Phase HPLC. *Data. Cereal Chem.*, 77 (2): 91-95.
- Rodríguez, A., Romero, J., Ávila, G. y Brandolini, A. (1968). *Maíces bolivianos*. Roma, Italia: FAO, 243 pp.
- Rohlf, F. J. (1993). NTSYS (Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System). Version 1.80. Exeter software. Nueva York, Estados Unidos.
- Rosato, M., Chiavarino, A. M., Naranjo, C. A., Cámara Hernández, J. y Poggio, L. (1998). Genome size and numerical polymorphism for the B chromosome in races of maize (*Zea mays ssp. mays*, Poaceae). *American journal of Botany*, 85 (2): 168-174.
- Sneath, P. H. A. y Sokal, R. R. (1973). *Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. San Francisco: Freeman & Co., 573 pp.
- Torregrosa, M., Cámara Hernández, J., Solari, L., Safont Lis, J. y Cavallieri, O. (1980). Clasificación preliminar de las formas raciales de maíz y su distribución geográfica en la República Argentina. *Asoc. Ing. Agr. Zona Norte Prov. Buenos Aires. II Congreso Nacional de Maíz*, 5-17.