

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE AGRONOMIA
POSTGRADO EN AGRONOMÍA
INSTITUTO DE GENÉTICA

**ESTIMACIÓN EL PROGRESO GENÉTICO EN HÍBRIDOS Y VARIEDADES
DE MAÍZ (*Zea mays* L.) BLANCO OBTENIDOS POR FUNDACIÓN DANAC
EN EL PERÍODO 1986-2006.**

Autora: Rosaura D. Perdomo R.

C.I. 15.171.909

Tutor: Dr. Eduardo Graterol

Maracay, Diciembre 2012

Trabajo de Grado presentado como requisito final para optar al título de
“Magister Scientiarum” en Agronomía Mención Mejoramiento de plantas.

Comité Consejero

Dr. Eduardo Graterol

Tutor

DEDICATORIA

A mí adorada **MADRE**, Te amo.

A mis hermanos **José Mario**, **Josibel** y **Carlos Ernesto**, motivo de mi inspiración, orgullo y constancia.

A la memoria de mamá **Hono**.

AGRADECIMIENTOS

A Dios, guía principal de todos mis pasos.

A las siguientes personas e instituciones que fomentaron y apoyaron la realización de esta investigación:

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA, POSTGRADO DE AGRONOMIA

FUNDACIÓN PARA LA INVESTIGACIÓN AGRÍCOLA DANAC

FONDO NACIONAL DE CIENCIA, TECNOLOGIA E INNOVACION, FONACIT.

EDUARDO GRATEROL

JESÚS ALEZONES

JOSÉ SALAZAR

DOUGLAS ESCOBAR

PROFESOR ALEXANDER HERNÁNDEZ

ERIKA ARNAO

SARAHYS SANZ

A todos mil Gracias!

Estimación el progreso genético en híbridos y variedades de maíz (*Zea mays* L.) blanco obtenidos por Fundación Danac en el período 1986-2006.

Autora: Rosaura D. Perdomo R.

Tutor: Dr. Eduardo Graterol

RESUMEN

El objetivo de esta investigación fue estimar el progreso genético en híbridos y variedades de maíz blanco obtenidos por Fundación Danac en el período 1986-2006, para características agronómicas, morfológicas y de calidad de grano, así como se estimó la variabilidad genética molecular. Para ello, se establecieron dos tipos de ensayos, uno de híbridos y otro de variedades, ambos bajo diseño de bloques al azar con seis repeticiones, durante los años 2006 y 2007, cada uno en tres localidades del país. La parcela experimental fue de cuatro hileras de 5 metros, separadas a 0,7m, con 4 plantas por metro lineal. Las dos hileras de los extremos fueron usadas como bordura. El ensayo de híbridos estuvo conformado por ocho cultivares y el de variedades por cinco, cada uno con un set de testigos comerciales. Se evaluaron 17 características de tipo morfológico, rendimiento, componentes de rendimiento y calidad de grano. Se realizaron análisis de regresión de los promedios de cada característica con relación al año de liberación y se estimaron los efectos del genotipo, el ambiente y su interacción mediante ANAVAR. La caracterización molecular se realizó mediante el uso de 43 cebadores SSR distribuidos al azar en los 10 cromosomas del maíz. Se encontró que rendimiento en los ensayos de híbridos fue superior al de las variedades. Anualmente, la ganancia de rendimiento en híbridos fue de 0,0561871 t/ha/año ($R^2=0,56$) y para las variedades de 0,010735 t/ha/año ($R^2=0,13$) (no significativo). Otros cambios observados con relación al año de liberación fueron las mejoras en aspecto de mazorca y la cobertura de mazorcas. El acame de raíz y de tallo, tanto en híbridos como en variedades, no mostraron cambios a través de los años. La altura de planta y de mazorca en híbridos, disminuyeron significativamente con relación al año de liberación. En calidad de granos, los materiales se clasificaron como semiduro y semi dentado, con un contenido de endospermo superior a 70%, que es el valor mínimo deseado por Fundación Danac. En híbridos, el porcentaje de proteína disminuyó con relación al año de liberación a una tasa de 0,016% ($R^2= 0,56$). Se observó una tendencia no significativa al aumento del porcentaje de almidón. En variedades, el contenido de proteína y el contenido de almidón no se modificaron significativamente a través de los años. El estudio de diversidad genética reveló una mayor distancia y diversidad genética entre híbridos que la presentada entre variedades. Con esta investigación, se dispone de resultados de indicadores para la evaluación del programa de mejoramiento de maíz que facilitan el análisis de las estrategias de mejoramiento y la asignación de recursos en Fundación Danac.

Palabras claves: *Zea mays*/ mejoramiento genético/ diversidad genética.

Genetic progress estimation in white maize (*Zea mays* L.) hybrids and open pollinated varieties released by Danac Foundation in the 1986-2006 period.

Author: Rosaura D. Perdomo R.
Advisor: Dr. Eduardo Graterol

ABSTRACT

The aim of this research was to estimate the genetic progress of white maize hybrids and open pollinated varieties (OPV) released by Danac Foundation in the 1986-2006 period. The evaluation was performed for agronomic, morphological, and grain quality traits. Also, it was estimated the molecular genetic variation among cultivars. Two types of field experiments were set up, one for hybrids and another one for OPV. Experimental designs were randomized complete blocks, with six replications in two years (2006 and 2007). Experimental units were 4-rows plots, with 0,7m between rows, and 4-plants sowed per lineal meter. The two external rows in each plot were considered as borders. The hybrid trials included eight genotypes, and the OPV trial had five genotypes, plus a set of commercial check cultivars in both trials. Seventeen traits, including yield and its components, agronomic, morphological, and grain quality attributes were evaluated. There were performed regression analyses of each trait's average on the year of release of each cultivar. Also, it was estimated the effect of genotypes, environment, and its interaction using ANOVA. Molecular analyses were performed using data from 43 SSR primers, randomly scattered on the 10 maize's chromosomes. We found that the average yield in the hybrids experiment was higher than the average yield in the OPV experiments. The yield gain rate in hybrids was $0.0561871 \text{ t ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$, whereas the yield gain rate in OPV was $0.010735 \text{ t ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$ ($R^2=0.13$) (non -significant). Other observed changes over years of release were the improvement of the cob appearance and cob covering. Root lodging and stalk lodging, in hybrids and OPV, significantly decreased over years of release. For grain quality, all cultivars were classified as semi-flint and semi-dent, with more that 70% of endosperm content, which is the minimum cut-off value of selection in Danac Foundation. Protein content in hybrids decreased over years of cultivar release, at a rate of 0.016% ($R^2=0.56$). A non-significant trend was found for starch content. Non-significant trends over years were found for protein and starch content in OPV. Molecular diversity analyses showed more genetic distance and genetic variability among hybrids than among OPV. This research provided data of genetic progress indexes in the Danac Foundation's maize breeding program. This information is useful to analyze breeding strategies and to allocate resources in the breeding program.

Key words: *Zea mays*/plant breeding/genetic diversity

TABLA DE CONTENIDO

DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTO	iv
RESUMEN	v
SUMMARY	vi
TABLA DE CONTENIDO	1
LISTA DE CUADROS	1
LISTA DE GRAFICAS	1
LISTA DE FIGURAS	1
INTRODUCCIÓN	14
OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN	17
CAPITULO I. REVISIÓN DE LITERATURA	19
Mejoramiento genético de plantas	19
Variedades de polinización libre (VPL)	22
Variedades híbridas o híbridos intervarietales	23
Heterosis y su aprovechamiento en maíz	24
Contribuciones del mejoramiento genético en los cultivos	27
Contribuciones del mejoramiento genético en maíz	29
El maíz en Venezuela	31
El mejoramiento genético del maíz en Venezuela	34
Características fisiológicas asociadas al aumento del rendimiento del maíz	37
Variabilidad genética en maíz y su uso en programas de mejoramiento ...	39
Fundación para la Investigación Agrícola Danac	44
CAPITULO II. <i>PROGRESO GENÉTICO PARA MEJORAMIENTO DE CARACTERÍSTICAS AGRONÓMICAS, MORFOLÓGICAS Y DE CALIDAD</i>	

**DE GRANO EN HÍBRIDOS Y VARIEDADES DE MAÍZ BLANCO
OBTENIDOS POR FUNDACIÓN DANAC EN EL PERÍODO 1986-2006 47**

INTRODUCCIÓN 47

MATERIALES Y MÉTODOS 49

Materiales genéticos..... 49

Procedimientos experimentales 50

Análisis estadísticos 55

Análisis de la varianza combinado de los cultivares en los ambientes ... 55

Análisis de regresión 55

RESULTADOS Y DISCUSIÓN 57

Características agronómicas..... 57

Rendimiento en grano (t/ha) 57

Acame de raíz y tallo 64

Cobertura de mazorca, mazorca podrida, y aspecto de mazorca 66

Características morfológicas 68

Altura de planta y de mazorca 68

Longitud y peso seco de la espiga 70

Ángulo predominante de inserción de la lámina foliar, (ángulo de la hoja)
..... 71

Números de hileras por mazorca y número de granos por hileras 72

**Estimación del progreso para características morfológicas y
agronómicas en híbridos y variedades de maíz obtenidos por
Fundación Danac desde 1986-2006..... 77**

**Estimación del progreso genético para características de calidad de
grano en híbridos y variedades de Fundación Danac 92**

Progresos del porcentaje de proteína y almidón en granos en relación a los años de obtención de híbridos y variedades de Fundación Danac.....	95
CAPITULO III. ESTIMACIÓN DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA MOLECULAR DE HÍBRIDOS Y VARIEDADES DE MAÍZ BLANCO LIBERADOS POR FUNDACIÓN DANAC MEDIANTE MARCADORES MICROSATÉLITES.	99
INTRODUCCIÓN	99
MATERIALES Y MÉTODOS	102
Material vegetal	102
Extracción de ADN, PCR y electroforesis	102
Análisis de datos	103
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	107
CAPITULO IV. DISCUSIÓN GENERAL	114
CONCLUSIONES	118
BIBLIOGRAFIA	120

LISTA DE CUADROS

1.Cultivares de maíz obtenidos por el programa de mejoramiento de Fundación Danac, durante el período de 1986-2006.....	46
2.Lista de híbridos, variedades y testigos evaluados.....	50
3.Características agronómicas, morfológicas y de calidad de granos evaluados en los cultivares bajo estudio.....	52
4.Comparación de medias mediante la prueba de Student's para las características agronómicas evaluados en híbridos en los años 2006 y 2007.	62
5.Comparación de medias mediante la prueba de Student's para las características agronómicas evaluadas en variedades en los años 2006 y 2007	63
6.Comparación de medias mediante la prueba de Student's para las características morfológicas evaluadas en variedades en los año 2006 y 2007	75
7.Comparación de medias mediante la prueba de Student's para las características morfológicas evaluadas en los híbridos en los año 2006 y 2007	76
8.Regresiones del rendimiento en grano (t/ha) de híbridos (A) y variedades (B) con relación al año de obtención.	78
9.Regresiones del aspecto de la mazorca con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.	82
10.Regresiones de la cobertura de la mazorca con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.	82
11.Regresiones del acame de tallo con relación al año de obtención en híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac	83
12.Regresiones del acame de raíz con relación al año de obtención en híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.	84

13. Regresiones del número de mazorcas podridas con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.	85
14. Regresiones del ángulo de la hoja con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.	87
15. Regresiones de la altura de planta con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.	89
16. Regresiones de la altura de mazorcas con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) liberados por Fundación Danac.	90
17. Regresiones del número de hileras por mazorcas con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.	91
18. Regresiones del número de granos por hileras con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.	91
19. Valores promedio de características de calidad de grano en variedades de Fundación Danac evaluadas en los años 2006 y 2007.....	94
20. Valores promedio de características de calidad de grano en híbridos de Fundación Danac evaluadas en los años 2006 y 2007.....	95
21. Progreso en el contenido de A) proteína y B) almidón en híbridos de maíz blanco obtenidos por Fundación Danac durante el período 1986-2006.....	97
22. Progreso en el contenido de A) proteína y B) almidón en variedades de maíz blanco obtenidos por Fundación Danac durante el período 1986-2006	98
23. Identificación y origen de los híbridos evaluados mediante marcadores moleculares.....	104
24. Identificación y origen de las variedades evaluadas mediante marcadores moleculares.....	105
25. Marcadores SSR polimórficos utilizados en el análisis de variabilidad molecular de híbridos y variedades de maíz blanco liberados por Fundación Danac.	106
26. Comparaciones entre valores de contenido de información polimórfica obtenidos en el presente estudio en híbridos y variedades con los obtenidos por Warburton et al., 2002.	109

LISTA DE GRAFICAS

- 1.Rendimiento de maíz en Estados Unidos 1986 a 1996. 30**
- 2.Evolución del volumen de producción, superficie cosechada y rendimiento del cultivo de maíz, desde 1961 en Venezuela. 34**
- 3.Rendimiento promedio mostrado por híbridos y variedades a través de las localidades y los dos años de evaluación 59**
- 4.Promedio de precipitación mensual durante los años 2006 y 2007, de cinco ambientes en los cuales se establecieron los ensayos. 59**

LISTA DE FIGURAS

1. Dendrograma obtenido mediante el logaritmo UPGMA de los coeficientes de distancia genética de Nei's (1972) con datos de 31 marcadores SSR en los seis híbridos de maíz. **112**
2. Dendrograma obtenido mediante el logaritmo UPGMA de los coeficientes de distancia genética de Nei's (1972) con datos de 16 marcadores SSR en cinco variedades de maíz. **113**

INTRODUCCIÓN GENERAL

Un modelo de demanda de suministro mundial de alimentos predice que la demanda global del maíz aumentará de 526.000.000t a 784.000.000t del año 1993 al 2020, la mayor parte, proveniente de países en desarrollo (Rosegrant *et al.*, 1999). Bajo el supuesto que no ocurrirá ningún aumento en el área para la producción del maíz, se requerirá un índice de crecimiento anual del 1,5% para satisfacer dicha demanda; sin embargo, del año 1982 a 1994, el índice de crecimiento de producción fue de 1,2% en el mundo, pero la mayor parte (1,0%), estuvo representado por el grupo de países desarrollados (Duvick y Cassman, 1999).

La demanda de maíz, se ha elevado de manera rápida y contundente. A medida que han prosperado, los habitantes de países como China y la India han aumentado su consumo de carne, y para satisfacer esa demanda, se necesita un mayor volumen de grano para alimentar a los animales. Los nuevos programas de biocombustibles en los países desarrollados emplean enormes volúmenes de maíz en lugar de gasolina. Las políticas y la ayuda alimentaría desempeñarán un papel importante, pero es necesario invertir a largo plazo en la agricultura para estabilizar la seguridad alimentaría, la nutrición y el desarrollo, ayudando así a erradicar las causas de la pobreza y hambre pero sin dañar el medio ambiente. Las tecnologías de producción ayudarán a lograr los objetivos de desarrollo del milenio, sobre todo, produciendo más alimentos, de precios accesibles, y ofreciendo variedades de mayor productividad (CIMMYT, 2008).

En Venezuela, la producción de maíz (*Zea mays* L.) ha tenido una tendencia creciente en las últimas décadas; tal incremento estuvo asociado con aumentos en el área cultivada y en los rendimientos obtenidos. De 1961 a

2010 se incrementó el rendimiento de 1,079 y t/ha a 4,383 t/ha. El mismo comportamiento se observó en la superficie cosechada, que pasó de 388.720 hectáreas en el año 1961 a 770.700 hectáreas en el año 2010, así como para el volumen de producción, que pasó de 300.340t a 3.378.400t entre 1950 al 2010 (FAO, 2012).

Existen diversos factores institucionales, económicos y políticos que pueden explicar el crecimiento de los rendimientos de maíz en Venezuela. Evidentemente, el incremento de la productividad mediante la mejora genética ha sido fundamental para dicho incremento. A partir del año 1942, se ha ofertado al productor un número importante de cultivares (variedades e híbridos) de maíz de grano blanco y amarillo de alto potencial de rendimiento y con características agronómicas adecuadas a las exigencias de los productores y a la industria de harinas precocidas. Así, se han desarrollado cultivares tolerantes a las principales enfermedades presentes en el país, a las plagas, al déficit de oxígeno en el suelo; de porte bajo y de buena inserción de mazorca, de granos semiduros y duros.

La producción de maíz en Venezuela se realiza principalmente con híbridos, siendo escaso el uso de variedades. Esta producción se concentra principalmente en la región de los Llanos Occidentales (estados Portuguesa y Barinas), con un 47%; Llanos Centrales (estado Guarico), con 29% y el Valle Medio del Rio Yaracuy (estado Yaracuy), con un 6%. Ello indica que aproximadamente el 82% de la producción de maíz en Venezuela está concentrada en tres áreas agroecológicas bien definidas, donde se pueden caracterizar los sistemas de producción utilizados por los productores y evaluar las causas que han determinado su evolución y funcionamiento (Cabrera y Rodríguez, 1996).

Este mejoramiento de la productividad, en gran parte, puede atribuirse a la investigación fitogenética, con la creación constante y sostenida de variedades e híbridos de buen potencial de rendimiento y de buenas características biométricas (Cabrera, 1996). Siendo así, el principal objetivo de todo programa de mejoramiento es el desarrollo de cultivares mejorados que posean características agronómicas, fisiológicas y morfológicas superiores a los materiales originales, los cuales son obtenidos a través de un proceso exhaustivo de selección secuencial que depende de números y escalas (Medina y Segovia, 1995).

Durante el período de 1986 a 2006, el programa de mejoramiento de maíz llevado a cabo por Fundación Danac obtuvo un número significativo de cultivares (variedades e híbridos) que han mostrado una tendencia creciente en los niveles de rendimiento por cada año. La cuantificación del incremento real de rendimiento de los cultivares de maíz con los años de investigación en un programa de mejoramiento genético permitirá conocer el progreso, en términos de ganancia por año, como un indicador de la efectividad del programa para esa característica. Así mismo, el entendimiento de los factores que contribuyen a estas tendencias de producción es fundamental para la asignación eficiente de recursos para la investigación y así sostener el aumento de rendimiento. Aunque está claro que la mejora genética ha contribuido considerablemente al avance en la producción de maíz, ésta aun no ha sido cuantificada. En nuestro país actualmente, no se conoce cuales han sido las características morfológicas y fisiológicas que indirectamente puedan estar asociadas al mejoramiento del maíz, así como no se conoce cuanta variabilidad genética existe en esos cultivares y como se relacionan genéticamente entre ellos. Por consiguiente, el conocimiento de esta información en un programa de mejoramiento como el de Fundación Danac no solo permitirá identificar indicadores claves para explicar el progreso genético

en variedades e híbridos de maíz a lo largo de su trayectoria, sino que también podrá brindar elementos claves para la toma de decisiones al momento de aplicar estrategias de mejoramiento que permitan obtener mayores ganancias del rendimiento hacia el futuro.

Por lo anterior expuesto, el objetivo general de esta investigación fue estimar el progreso genético en híbridos y variedades de maíz blanco obtenidos por Fundación Danac en el período 1986-2006.

Como objetivos específicos:

- Cuantificar el progreso genético para mejoramiento de características agronómicas y de calidad de grano en híbridos y variedades de maíz blanco obtenidos por Fundación Danac en el período 1986-2006.
- Identificar características morfológicas asociadas al mejoramiento de híbridos y variedades de maíz blanco obtenidos por Fundación Danac en el período 1986-2006.
- Estimar la variabilidad genética molecular de híbridos y variedades de maíz blanco obtenidos por Fundación Danac mediante marcadores microsatélites.

El trabajo de grado fue dividido en cuatro capítulos. El capítulo I, consiste en la revisión de literatura general, definiendo las contribuciones del mejoramiento genético en los cultivos y especial énfasis en el maíz; así como, las características fisiológicas que puedan estar asociadas al aumento del rendimiento y el uso de la variabilidad genética del maíz en los programas de mejoramiento. El capítulo II, consiste en el estudio para cuantificar el

progreso genético de características agronómicas y de calidad de grano, así como también, la Identificación de características morfológicas que puedan estar asociadas al mejoramiento de híbridos y variedades de maíz blanco liberados por Fundación Danac durante dos décadas. El capítulo III, describe el estudio molecular realizado a los cultivares de maíz mediante marcadores de tipo microsatélites para analizar la variabilidad genética entre dichos materiales. Finalmente en el capítulo IV, las conclusiones.

CAPITULO I.

REVISIÓN DE LITERATURA

Mejoramiento genético de plantas

El fitomejoramiento es una ciencia multidisciplinaria aplicada. Es el estudio de los principios genéticos y de las prácticas relacionadas con el desarrollo de variedades más adaptadas a las necesidades de los seres humanos; dicha ciencia utiliza el conocimiento de la agronomía, la botánica, la genética, citogenética, genética molecular, fisiología, patología, la entomología, la bioquímica, y las estadísticas, con el objetivo final de obtener materiales mejorados (Schlegel, 2003).

Como ciencia, el mejoramiento de plantas comenzó poco después del redescubrimiento de las leyes de Mendel a comienzos del siglo 20. Desde entonces, el fitomejoramiento se ha desarrollado mediante la absorción de los enfoques de las diferentes áreas de la ciencia, permitiendo que los mejoradores exploten más a fondo los recursos genéticos con la finalidad de aumentar su eficiencia, y esto se ha evidenciado en los últimos años con la evolución del progreso productivo de los cultivos. Así, el fitomejoramiento se ha mantenido como una ciencia dinámica, con un éxito continuado en el desarrollo y despliegue de nuevas variedades en todo el mundo. En promedio, alrededor del 50% de los aumentos de la productividad puede atribuirse a la mejora genética (Fehr, 1984).

La principal meta de la mayoría de los programas de mejoramiento es optimizar la eficiencia de la selección en los caracteres agronómicos de herencia cuantitativa. La selección de estos caracteres ha sido hasta ahora basada en la estimación de parámetros fenotípicos y genéticos en las poblaciones. En la búsqueda de mejorar esa eficiencia, se ha intentado hacer una integración entre las técnicas de biología molecular y los procedimientos tradicionales de mejoramiento genético.

En el mejoramiento de cualquier especie de planta se tienen dos alternativas: una es la obtención de poblaciones mejoradas, y la otra es la obtención de una F1 con vigor híbrido. En el caso de la población mejorada, ésta se reproduce según el modo usual de la especie (autogamia, alogamia o grados intermedios). Para el caso del maíz, la población mejorada presenta una frecuencia de genes favorables más elevada que la población original. El aumento de la frecuencia de genes favorables se obtiene por la aplicación de diferentes métodos de selección, esto es un proceso dinámico, continuo y progresivo (Alfaro *et al.*, 2007).

Muchos factores afectan la eficiencia de la selección, entre ellos: la variabilidad genética presente en la población original, el método de selección utilizado, el tamaño efectivo de la población, la técnica y la precisión de las evaluaciones de los genotipos, la influencia del ambiente, los efectos pleiotrópicos y las interrelaciones de todos estos factores. Las poblaciones mejoradas están constituidas por una mezcla de genotipos, esto le confiere mayor estabilidad y por lo tanto están más protegidos en contraposición de un híbrido, que representa la generación F1 de un cruzamiento entre líneas endogámicas. La superioridad del híbrido es debido

a la combinación de genes, los cuales en gran cantidad están en condición heterocigótica. Un híbrido de maíz es sintetizado a partir de líneas endogámicas que son estables, tiene siempre la misma constitución genética y debe ser producido todos los años (Alfaro *et al.*, 2007).

Mejoramiento genético del maíz

El mejoramiento de maíz comprende la evaluación de varias características de selección, varias etapas de pruebas y el descarte de miles de líneas e híbridos de múltiples descendencias. El mejoramiento del maíz tiene características únicas que son diferentes en cualquier otro cultivo ampliamente cultivado. Las técnicas de autopolinización y de polinización cruzada se utilizan en el maíz. Los fundamentos de mejoramiento siguen siendo los mismos (selección recurrente, por ejemplo), el desarrollo de líneas puras por autopolinización, la producción de cruces entre las líneas derivadas, la identificación de híbridos que tienen un rendimiento constante y fiable a través de un gran número de ambientes, y la producción de semilla de los mejores híbridos para su posterior uso por parte del productor. La principal limitación de los métodos tradicionales de mejoramiento de maíz es determinar el valor genético de las líneas en combinaciones híbridas (Hallauer y Carenas, 2009).

La mayoría de las características de importancia económica en el cultivo de maíz se heredan cuantitativamente. Su importancia es reconocida por los genetistas moleculares a través de su énfasis en los experimentos de QTL (Quantitative trait loci) y selección asistida por marcadores moleculares. La información en genética del maíz ha aumentado significativamente en los

últimos 50 años, hasta la desintegración de la secuencia del genoma en 2008. Sin embargo, el factor clave para el mejoramiento genético es el mismo: buena selección de germoplasma. Los métodos de reproducción más sofisticados y/o tecnologías de llevar toda la información genética disponible, tendrán un éxito limitado si se realizan malas selecciones de germoplasma (Hallauer y Carenas, 2009).

En los últimos 55 años el mejoramiento de maíz ha evolucionado considerablemente. Los métodos de selección individual fueron reemplazados por métodos de evaluación de progenies. Más recientemente los procedimientos que enfatizan el concepto de híbridos han ganado popularidad, implicando la selección de progenies autofecundadas conjuntamente con estimados de aptitud combinatoria. En programas con mayor énfasis en híbridos, varios tipos de selección recurrente interpoblacional están siendo utilizados. De igual manera, los procedimientos envueltos en el desarrollo de híbridos están evolucionando continuamente; los híbridos no convencionales han sido reemplazados gradualmente por híbridos convencionales (híbridos entre líneas endocriadas). Asimismo, dentro los híbridos convencionales hay una marcada tendencia a dedicar mayor esfuerzo al desarrollo de híbridos simples en sustitución de híbridos multiparentales (triples y dobles). Este tipo de evolución ha sido drástica en los países desarrollados, donde la totalidad del área es sembrada con híbridos simples (Duvick, 2002).

Variedades de polinización libre (VPL)

El 14% de la superficie dedicada al maíz en los países en desarrollo se siembra con variedades de polinización libre mejorada. Dado que el maíz es un cultivo alógamo, la mayoría de sus razas exhiben una alta variabilidad genética. Tipos de maíz genéticamente diversos han sido cruzados para producir poblaciones (compuestos, complejos gemoplásmicos y generaciones avanzadas de cruzamientos varietales, entre otros), que posteriormente son mejoradas mediante selección recurrente. Con frecuencia se libera como variedad de polinización libre (VPL) mejorada un compuesto recombinado de una población (CIMMYT, 1999).

Desafortunadamente, muchos de estos materiales liberados son demasiado variables en atributos agronómicos y les ha faltado atractivo fenotípico, lo que limita su aceptación por parte de los agricultores. Por tanto, se define como “variedad”, al conjunto diferente y estable de fenotipos relativamente uniformes. Una VPL es “diferente” si sus características agronómicas importantes son uniformes y estables a través del tiempo en su zona de adaptación, y si estas se distinguen de otras variedades conocidas y definen su identidad (CIMMYT, 1999).

Formar VPL mejoradas es más fácil que crear híbridos debido a que la producción de semillas es más sencilla y barata, además los agricultores de subsistencia que los cultivan pueden guardar su propia semilla para la siembra del próximo ciclo, reduciendo así su dependencia de fuentes externas de semilla (Jugenheimer, 1990).

Variedades híbridas o híbridos intervarietales

El cruzamiento de dos variedades de las cuales se tenga evidencia de su heterosis (híbrido intervarietal) puede ser utilizado sin la necesidad de pasar a través de la respectiva derivación de líneas. Este tipo de material se logra con facilidad y muestra una mayor capacidad de adaptación de los híbridos provenientes de líneas, en virtud del mayor número de genotipos que los conforman (Bejarano, 2000).

El uso intencional de la hibridación para el desarrollo de híbridos fue iniciado por Beal (1880), al formar un híbrido intervarietal, sin embargo, los híbridos entre variedades no encontraron gran aceptación entre los agricultores, posiblemente porque las ganancias en rendimiento eran modestas (Lonnquist y Gardner, 1961) o probablemente porque el concepto de híbrido era demasiado avanzado para esa época (Jugenheimer, 1990).

Heterosis y su aprovechamiento en maíz

Desde que East (1908, 1909) y Shull (1908, 1909) observaron que al cruzar dos individuos no relacionados la progenie tiende a rendir más que los padres, numerosos investigadores han tratado de darle una explicación a este evento, mientras que los mejoradores intentan explotarlo con el fin de obtener cultivares de alto rendimiento (Jugenheimer, 1990).

Este fenómeno, al cual Shull denominó “heterosis”, se cuantifica como la diferencia entre el rendimiento de la progenie (F_1) y el rendimiento promedio de los padres P_1 y P_2

$$H = [F_1 - (P_1 - P_2)/2] \times 100$$

(Falconer, 1989)

La heterosis expresada en las plantas, es uno de los fenómenos más investigados y de mayor utilidad en una especie tan importante para la humanidad como el maíz. Ella ha permitido en este cultivo, el desarrollo de técnicas de mejoramiento para aprovechar la manifestación del vigor híbrido en la obtención del mayor rendimiento en grano, madurez temprana, mayor resistencia a plaga, enfermedades y tolerancia a la sequía entre otras características de interés agronómico (Terrón *et al.*, 1997).

Shull en 1908, propuso aprovechar la heterosis a través del uso de híbridos simples (producto del cruce de dos líneas) como una alternativa a la selección masal para mejorar el rendimiento. Sin embargo, las líneas endocriadas disponibles para ese momento provenían de poblaciones de libre polinización que no habían sido sometidas, en su mayoría, a procedimientos de selección que permitieran acumular genes favorables para rendimiento, por lo que exhibían un bajo rendimiento debido a una disminución drástica de su comportamiento como consecuencia de sucesivas autofecundaciones.

Es conocido que los genes desfavorables son generalmente recesivos, y que sobre ellos actúa la selección natural, por lo tanto se mantienen en la población enmascarados en los individuos heterocigotas. Esta reducción del vigor que se presenta al aumentar la consanguinidad en las poblaciones fundamentalmente de libre polinización, se conoce como depresión por endocria y se debe a la acumulación de genes recesivos deletéreos y al

incremento de la probabilidad de que los alelos ocultos en los genotipos heterocigotas de los padres aparezcan en combinaciones homocigóticas en la descendencia. La depresión por endocria y la restauración del vigor en la progenie producto del cruce entre dos líneas o heterosis son aspectos del mismo mecanismo genético (Shull, 1908).

Otra dificultad que se presentaba era el alto costo de la semilla híbrida resultante debido al bajo rendimiento de las líneas maternas. Estos obstáculos se superaron con la sugerencia de Jones (1919) de usar híbridos dobles producto del cruce de cuatro líneas bajo el esquema de $(A \times B) \times (C \times D)$, de esta manera la semilla híbrida comercial se abarataba al producirse híbridos simples de alto rendimiento. Estos primeros híbridos desarrollados a finales de los años 20 y principios de los años 30, aun cuando utilizaban los recursos genéticos disponibles para ese momento: líneas endocriadas de bajo rendimiento, presentaron un comportamiento superior a la mayoría de las variedades de libre polinización existentes, por lo que tuvieron inmediata aceptación entre los agricultores. Los adelantos posteriores en la investigación relacionada con la heterosis, el mejoramiento y la adopción de nuevas tecnologías como fertilización nitrogenada y la mecanización agrícola, además de la formación de una próspera industria semillera, dieron un impulso decisivo a la producción de híbridos cada vez mas rendidores.

El uso de estrategias de mejoramiento que se fundamentan en el aprovechamiento de la heterosis tiene distintas ventajas y desventajas (Paterniani, 1973). Entre las ventajas se pueden mencionar: 1) permite combinar en un solo individuo características que se encuentran separadas en los padres, combinación que puede ser difícil o imposible de lograr por

medio de otros procedimientos; 2) pueden obtenerse genotipos superiores con un uso práctico de inmediato en un tiempo relativamente corto; 3) los híbridos exhiben generalmente una alta uniformidad y poseen una mayor homeostasis al tener una base genética mayor que la de los padres; 4) la heterosis permite aprovechar diferentes tipos de interacciones génicas, y 5) el uso de la semilla híbrida sirve como un gran estímulo al desarrollo conjunto de una industria semillera, la cual contribuye a mejorar otras prácticas agrícolas relacionadas con su producción.

Entre las desventajas destacan: 1) si además de ella no se usan otros métodos de mejoramiento, sobre todo aquellos que permiten incrementar la frecuencia de genes favorables, la heterosis se basará solo en una fracción de los genes útiles relacionados con mejores características; 2) generalmente la heterosis ha sido explotada de manera aleatoria, basada en la relación de muchos cruces hasta encontrar aquél que exprese un mejor comportamiento; 3) desde el punto de vista práctico la heterosis puede usarse solo si la semilla híbrida es fácilmente producida a un bajo costo o cuando el producto comercial tiene un alto valor en el mercado; y 4) la semilla híbrida puede usarse con beneficio económico en aquellas zonas donde existan facilidades para su producción, procesamiento y distribución.

En algunas zonas tropicales y otros ambientes favorables en los trópicos con condiciones para una alta productividad del maíz, los híbridos han sido bien aceptados. En grandes áreas se obtienen rendimientos medios de 5.000 – 6.000 kg/ha, pero esto, sin embargo, no sucede en la mayoría de los ambientes tropicales donde se cultiva maíz. En contraste, hay áreas y países donde el maíz híbrido cubre el 80-90 % de la misma pero aun así, el

rendimiento medio oscila entre 2.000 y 2.500kg/ha. Se ha ofrecido varias explicaciones a este hecho, entre las cuales las condiciones socio económicas ocupan un lugar preponderante; sin embargo, se debe analizar primeramente las adecuaciones de los híbridos utilizados en cada caso (Paliwal, 2000).

Esta situación descrita para el trópico ocurre en las zonas maiceras de Venezuela. Aun cuando se usa más del 90% de semilla híbrida para la siembra, el rendimiento promedio nacional apenas supera los 3.500 kg ha⁻¹, lo que indica que el potencial rendimiento de los híbridos no es explotado adecuadamente por la mayoría de los productores debido a factores socio-económicos y de técnicas de manejo agronómico.

Contribuciones del mejoramiento genético en los cultivos

Los aportes que ha realizado la aplicación de técnicas y principios de la genética han llegado a salvar millones de vida de seres humanos amenazados por hambrunas en el continente asiático, merced al incremento de los rendimientos de trigo y arroz con el advenimiento de la revolución verde; igualmente está contribuyendo a aliviar el hambre y la desnutrición en África y América Latina al aumentar los rendimientos, específicamente de maíz. Es indudable que los cambios tecnológicos han ocurrido a ritmo vertiginoso y han contribuido positivamente al incremento de la productividad de los cultivos, comenzando con el desarrollo y la expansión del maíz híbrido en las primeras décadas del siglo 20, continuando con la revolución verde en los años 60 y 70, luego con las recientes aplicaciones de la biotecnología. (Hernández- Cornejo, 2004).

Los rendimientos de los cultivos se han beneficiado del mejoramiento genético, así como también del control de insectos, mecanización y el uso de fertilizantes, pero el potencial genético es el que más ha contribuido a elevar el exponencial del rendimiento, principalmente en aquellos cultivos donde la explotación de la heterosis ha magnificado la respuesta.

Duvick (1992), expresa que los rendimientos en maíz, algodón y trigo en los Estados Unidos se han incrementado entre 1 y el 3% por año desde 1939. Fehr, citado por Hernández- Corejo (2004), estimó que la genotécnica es responsable del 89% del incremento del rendimiento de maíz entre 1930 y 1980 en soya el 90% entre 1902 y 1997, en algodón el 67% entre 1936 a 1960 y el 50% en trigo, entre 1958 y 1980.

El criterio de selección del mejoramiento genético para rendimiento requiere de evaluaciones en múltiples localidades. La estabilidad del rendimiento a través del mejoramiento por factores adversos bióticos y abióticos, ha permitido el desarrollo de cultivares adaptados a ambientes favorables y desfavorables optimizando el uso de los insumos agrícolas, bajo humedad limitada y suelos de baja fertilidad (Córdova y Trifunovic, 2002).

El uso de metodologías que permiten hacer uso eficiente de la interacción genotipo por ambiente en beneficio del desarrollo de cultivares adaptados a ambientes específicos, y que muestran estabilidad del rendimiento en mayoría de ambientes diversos, con el auxilio de la biotecnología e

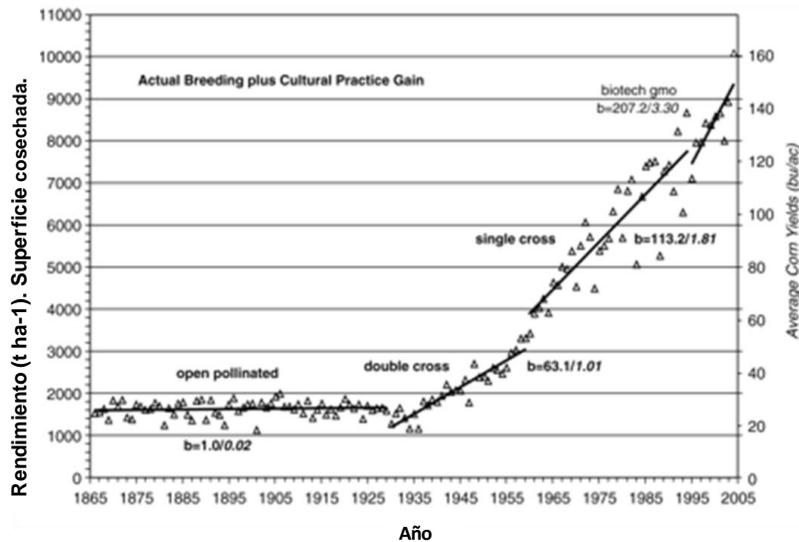
informática mantendrá la hegemonía de la genética en los años venideros. (Córdova y Trifunovic, 2003).

Contribuciones del mejoramiento genético en maíz

La evidencia más documentada del impacto de la genética la constituyen los resultados del mejoramiento del maíz en Estados Unidos, donde claramente se distinguen tres épocas: a) épocas de las variedades de polinización libre o mejoramiento poblacional (1860-1930) b) época de la explotación de la heterosis a través de cruza dobles (1930-1960) c) época de las cruza simples (1970-2000). Durante 70 años los rendimientos de maíz permanecieron sin mayores cambios manteniéndose a niveles de 1,2 a 1,8 t/ha. Durante esta época se enfatizó el mejoramiento poblacional (Gráfica 1) (Troyer, 2000).

Al inicio de la década de 1910 se empiezan a desarrollar los conceptos de endogamia y línea pura. Las teorías de endogamia y heterosis toman auge, y en 1917 Jones empieza a producir semillas de cruza dobles, de manera que para 1939, el 23% del área sembrada con maíz provenía de cruza dobles. Para 1969, el 99% del área sembrada con maíz en Estados Unidos usaba híbridos (Mangelsdorf, 1974), impulsando la tecnología del maíz híbrido con base en cruza dobles, las cuales alcanzaron su auge en la década de 1950 a 1960, cuando los rendimientos se duplicaron de 1,8 a casi 4,0 t/ha. En Estados Unidos, el florecimiento de la heterosis encuentra su máxima expresión con el advenimiento de la tecnología del maíz híbrido de cruza simple de 1970 a 2000. Durante esta época los rendimientos se incrementaron en forma lineal con un coeficiente de regresión que se duplica

de 1,1 a 2,6 t/ha y los rendimientos alcanzan su expresión máxima con rendimientos de 4,0 a 8,4 t/ha.



Gráfica 1. Rendimiento de maíz en Estados Unidos 1866 a 1996. (Troyer, 2000)

En cuanto a las contribuciones genéticas y los avances del rendimiento del maíz, Duvick, (1992) señala, que el aumento del rendimiento atribuible a la mejora genética en híbridos comerciales de maíz en Estados Unidos, específicamente en el estado de Iowa desde 1930 a 1989, fue de un 56% anual, equivalente a una ganancia promedio de 0,1 t/ha/año. Esta estimación fue determinada por medio de ensayos utilizando 41 híbridos comerciales y

una variedad de polinización abierta que abarcaban seis décadas de uso de los materiales en el centro de Iowa. Esta ganancia estuvo acompañada por una consistente y gran mejora en la resistencia al acame de tallo y raíz, cambios en la posición vertical de las hojas la cual fue asociada positivamente con el año de introducción del híbrido y con la capacidad de producción; no obstante, los cambios en el tamaño de la planta y maduración no estuvieron asociadas con el año de introducción ni con la capacidad de producción.

En Latinoamérica, un intensivo programa de mejoramiento del maíz ha sido conducido desde 1943 por CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo), donde se ha explorado durante varios años las contribuciones de fitomerojamiento de maíz en varias regiones del mundo y las ha actualizado periódicamente. En América Latina se sembraron 27,2 millones de hectáreas de maíz durante el período 1997-2000, con una producción de 75 millones de toneladas y un rendimiento medio de 2,7 t/ ha esto significa un incremento de 1,47 t/ha en los últimos 40 años (Pingali, 2001).

Las contribuciones de la genotecnia no solo se reflejan en la productividad sino también en el ahorro de divisas y costo del capital, así como en la conservación del medio ambiente, ya que si los rendimientos se hubieran mantenido al nivel de 1,23 t/ha en la década de 1960, hoy día se necesitarían 33 millones de hectáreas adicionales para obtener la misma producción actual de 75 millones de toneladas. Este hecho ha salvado a millones de hectáreas de bosques de la destrucción y ha mantenido el equilibrio ambiental (Pingali, 1999).

El maíz en Venezuela

En Venezuela el maíz es el rubro agrícola más importante, debido a que es el alimento principal en cuanto a aporte de calorías en la dieta del venezolano, más que el aceite vegetal y el azúcar refinado (Nieves, 2008). Para el 2002 el consumo promedio del maíz de los venezolanos fue de 32,5 Kg *per cápita* año (INN, 2007). Entre los años 1980 y 2000 la forma del consumo más popular del maíz (harina precocida) aportó entre 6% y 17% de la disponibilidad (energética) para el consumo humano *per cápita/día*. Aunque el maíz no se conoce como una buena fuente de proteína su alto consumo en Venezuela representó un 9% de la disponibilidad de proteínas total *per cápita* diaria durante el año 2001 (Abreu y De Flores, 2004).

El cultivo del maíz se ha definido como un rubro estratégico a nivel nacional y su mercado está constituido por productores agrícolas, semilleristas, industrias de producción de harinas precocidas, alimentos balanceados y almidones. Actualmente se cultiva en casi todo el territorio nacional representando el 30% de la superficie agrícola cultivada y el 15% del valor de la producción agrícola vegetal del país (Nieves, 2008). Más del 7% de la producción se concentra en los Llanos Occidentales, Centrales y en el Valle medio del río Yaracuy (Rodríguez, 2000). El 90% o más de la producción se realizan con base a la utilización de híbridos, siendo bastante escaso el uso de variedades mejoradas (Cabrera, 1996).

La explotación en las zonas de mayor producción se realiza durante la época de lluvias, definidas por la zona de convergencia intertropical. Las lluvias se inician en los llanos occidentales, luego el valle medio del río Yaracuy y

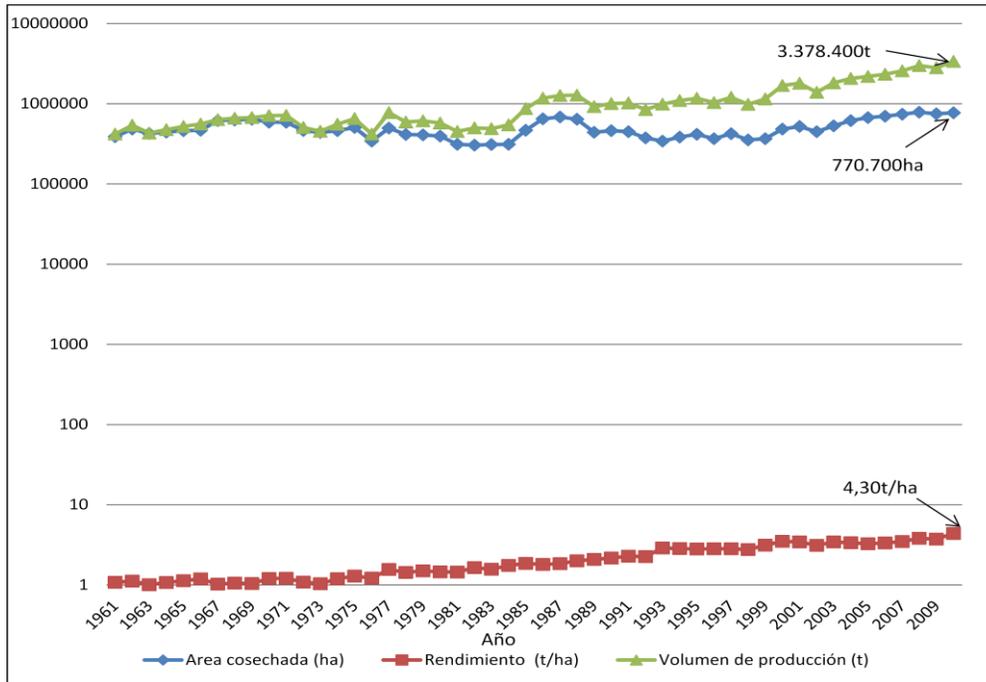
finalmente en los llanos centrales con una diferencia de 15 a 20 días entre sí. Las siembras se realizan entonces en los meses de mayo y junio (época de inicio de la temporada lluviosa) (Rodríguez, 2000).

Para el año 2010, la superficie cosechada fue de 799.700 hectáreas, con una producción nacional de 3.378.400 toneladas y un rendimiento de 4,38 t/ha (FAO, 2012).

La evolución y el comportamiento histórico de la producción, particularmente desde mediados de los años setenta, muestra un claro crecimiento sustentado principalmente en las mejoras de los rendimientos, toda vez que los volúmenes de producción han aumentado considerablemente más que la superficie cultivada. Los rendimientos comerciales han mejorado de manera significativa y, en 1999, sobrepasaron la barrera de las tres toneladas por hectárea, a partir de entonces se mantienen promedios anuales de 3,3 toneladas por hectárea (Gráfica 2).

El incremento en los rendimientos puede ser atribuido a la mejora genética, cambios en el manejo agronómico, cambios climáticos, y a las interacciones entre estos factores. Esta mejora puede ser estimada a partir de comparaciones de híbridos representativos de diferentes períodos bajo estudio. En algunos países se ha estimado la contribución del mejoramiento genético en el progreso de los rendimientos en maíz dentro de un rango de 40 a 100% (Derieux *et al.*, 1987; Duvick, 1992). Sin embargo, las respectivas contribuciones de la ganancia genética y de las ganancias atribuibles a lo agronómico e influencias ambientales son difíciles de separar, cuando la

interacción genotipo x ambiente es una característica determinante de la mejora de rendimiento en maíz, este avance, también podría ser atribuible a la capacidad de los híbridos más nuevos a tolerar mejor las condiciones de estrés (Tollenaar y Wu, 1999).



Gráfica 2. Evolución del volumen de producción, superficie cosechada y rendimiento del cultivo de maíz, desde 1961 en Venezuela.

Fuente: FAO, 2012. Período 1961-2010.

Mejoramiento genético del maíz en Venezuela

El mejoramiento genético del maíz en Venezuela se ha orientado a incrementar su capacidad productiva, resistencia a plagas, enfermedades, volcamiento entre otros; a los requisitos de los agricultores (cosecha mecanizada) y de los consumidores (contenido alimenticio y dureza de grano) (Obregón, 2000).

En décadas de los años 40 se da inicio al primer programa de mejoramiento genético en Venezuela a partir de variedades criollas e introducidas,

principalmente de Cuba, Puerto Rico, Colombia y Estados Unidos, dicho programa estuvo a cargo del Departamento de Genética del Instituto Experimental de Agricultura y Zootecnia (IEAZ), obteniendo como resultado la variedad de grano semidentado “Sicarigua” y del cual fueron derivadas líneas con importante capacidad de combinación (Obregón, 2000).

Entre los años 1942 y 1990 se reporta la obtención de aproximadamente trece variedades de polinización abierta de diferente dureza y color del grano liberados al mercado nacional gracias a la participación de seis diferentes instituciones nacionales (Obregón, 2000). Igualmente se da inicio a la producción de semilla de las variedades Venezuela 1 grano amarillo y Venezuela 3 grano blanco, Sicarigua y Sicarigua mejorado” de grano blanco y Pajimaca de grano amarillo dulce, bajo la dirección del investigador Obregón (Obregón, 2000).

La formación de híbridos de maíz, se da inicio a partir de 1957, gracias al trabajo realizado por el Centro de Investigaciones Agronómicas, CIA, Maracay, salen al mercado nacional tres híbridos de tres líneas: “Guaicapuro” de grano blanco semidentado, “Tiuna” de grano blanco semidentado y “Mara” de grano amarillo semiduro. Con la aparición de estos primero híbridos se estableció la técnica agrícola de certificación de semillas en el país (Obregón y Oropeza, 1956; Obregón, 1959).

A partir de los años 60 y 70 se comienzan el desarrollo y comercialización de híbridos dobles de granos blancos semidentado a cargo de la Fundación Eugenio Mendoza (FEM) con la utilización de líneas de germoplasma

“Tuxpeño” de Venezuela y México. La empresa “Productora de Semillas, C. A.” ubicada en el estado Carabobo, obteniendo la elegibilidad a certificación del híbrido doble “Proseca 71”, de grano blanco semiduro, con germoplasma Tuxpeño (Sicarigua) y Eto Blanco (PROSECA, 1975). La Sección de Cereales del CENIAP (Bejarano et al., 1980) creó seis híbridos dobles de granos amarillo y blanco y con germoplasma de diferentes orígenes

Hasta finales de la década del 50, la producción de maíz estaba distribuida en todo el territorio nacional, siendo los estados de mayor concentración de la producción: Guárico, Portuguesa, Zulia, Falcón, Anzoátegui y Trujillo; no obstante, el aporte porcentual de cada uno de estos estados no pasaba del 15 por ciento. El proceso de adopción de la tecnología fue lento, pero, consistente y es en las décadas del 70 y el 80 cuando se percibe el cambio en lo que respecta al uso de las tecnologías y la concentración de la superficie cosechada en los estados llaneros Guárico, Portuguesa y Barinas); los estados Zulia, Trujillo y Falcón son desplazados como estados productores de maíz. Esta situación se mantiene similar hasta la fecha actual, adicionándose los estados Yaracuy y Bolívar (Segovia y Alfaro, 2009)

La producción de maíz, ha tenido una tendencia creciente en las últimas décadas; tal incremento estuvo asociado con aumentos en el área cultivada y en los rendimientos obtenidos. De 1961 a 2010 se incrementó el rendimiento de 1,079 y t/ha a 4,383 t/ha (FAO, 2012). Destacándose el período de 1983 a 1987 donde el incremento de los rendimientos estuvo asociado con la incorporación de nuevos genotipos, tanto del sector público como del sector privado, donde destacó el híbrido CENIAP PB-8 (Bejarano et al., 1984) el cual significó un cambio cualitativo y cuantitativo en lo que respecta a producción de semilla, de grano y eficiencia molinera. Este híbrido abarcó

aproximadamente el 80% de la superficie nacional cosechada (Segovia et al., 1990). El mismo comportamiento se observó en la superficie cosechada, que pasó de 388.720 hectáreas en el año 1961 a 770.700 hectáreas en el año 2010, así como para el volumen de producción, que pasó de 300.340t a 3.378.400t entre 1950 al 2010 (FAO, 2012).

En tal sentido, desde finales de los años 80 y comienzo de los 90 todo el acervo científico-tecnológico disponible se incorpora a la producción moderna del maíz, con la inclusión de híbridos del sector público, privado nacional y transnacional. Adicionalmente, las asociaciones de productores formadas en los estados Portuguesa, Guárico y Bolívar comienzan a jugar un papel importante en la organización y gestión de la producción (Segovia y Alfaro, 2002).

Características fisiológicas asociadas al aumento del rendimiento del maíz

Según Hageman y Lambert (1988), que han realizado una completa revisión del papel de la fisiología en la mejora del maíz, la selección de los híbridos actuales ha sido conseguida por los métodos convencionales de mejora tales como: factores visuales morfológicos (vigor y resistencia a enfermedades) y otros rasgos que pueden ser medidos y pesados (números de mazorcas, componentes del rendimiento y, sobre todo, peso del grano).

A pesar que existe información general sobre maíz tropical, se desconocen las bases fenológicas, morfológicas y fisiológicas relacionadas con el

rendimiento y posibles vías de ganancias genéticas (Bolaños, 1994). Ciertas funciones y ciertos mecanismos son bien conocidos a nivel molecular, pero su relación con la productividad está lejos de ser evidente (Bellidos, 1991). Este tipo de conocimiento es necesario tanto para el mejorador como para el agrónomo, pues en conjugación con los actuales métodos de mejora pueden asegurar un mayor incremento de la productividad del maíz.

Algunas de estas características y procesos fisiológicos que han sido asociados al rendimiento del maíz se describen a continuación:

- ✓ Senescencia: El retraso en la senescencia de la hoja o “Stay Green” ha sido relacionado con la mejora de los rendimientos en maíz en Norte América (Duvick, 1997). Las grandes diferencias en cuanto a la acumulación de materia seca entre híbridos viejos y nuevos, puede ser atribuido al período del llenado de grano (Tollenaar, 1991; Tollenaar y Aguilera, 1992). El “Stay Green” característico de híbridos más nuevos, fue relacionado con una mayor proporción de fuente-sumidero durante el período de llenado de grano (Rajcan y Tollenaar, 1999).
- ✓ Captación de energía: la captación de energía implica la intercepción y penetración de la radiación solar en el dosel de maíz, la absorción de nutrimentos y agua por las raíces. Una adecuada intercepción y captación solar o densidad de fotón de luz fotosintética, puede ser mejorada tanto con el cierre temprano del dosel como por el retraso de la senescencia de la hoja, o ambos (Tollenaar y Wu, 1999).
- ✓ Utilización de energía: hay cuatro caminos para incrementar la utilización de recursos: un aumento de la tasa fotosintética de la hoja, un aumento de la tasa fotosintética del dosel, una disminución de la respiración de la planta y un aumento del índice de cosecha

(rendimiento en grano como una proporción del total de materia seca acumulada a la madurez) (Tollenaar y Wu, 1999).

- Tasa fotosintética de la hoja: para esta característica, la diferencia en la fotosíntesis entre híbridos viejos y nuevos no resultaron importantes bajo condiciones óptimas (Dwyer y Tollenaar, 1989).
- Tasa fotosintética del dosel: una mayor distribución uniforme de la incidencia de radiación solar a través del dosel del cultivo puede resultar en un incremento en la tasa fotosintética (Dwyer y Tollenaar, 1989). Un incremento en el ángulo de las hojas proporciona una mejor distribución de la radiación solar a través del dosel, y un incremento del ángulo de la hoja fue reportado para híbridos de maíz entre los años 1930 y 1990 (Duvick, 1997).
- Respiración: poco ha sido publicado sobre los cambios en la composición de la planta asociados al mejoramiento del rendimiento en maíz. Vyn y Tollenaar (1998), señalaron que los cambios en la composición del grano asociado con una mejora en los rendimientos eran menores y Duvick (1997), señaló que la concentración de proteínas en el grano de maíz de híbridos de EE.UU. disminuyó por años en 1,8% desde 1930 hasta 1999. Earl y Tollenaar (1998) encontraron una correlación negativa entre la respiración durante la maduración de hojas en etapa de crecimiento y la acumulación de materia seca, entre tres híbridos de maíz viejos y tres nuevos.
- Índice de cosecha: el estudio de las diferentes respuestas del rendimiento para la densidad de población de plantas entre híbridos de maíz representativos de varias eras de mejoramiento, ha permitido concluir que el índice de cosecha está relacionado con la mejora genética en maíz (Russell, 1985). Este índice disminuye cuando la densidad de población de plantas es incrementada más allá de la densidad de población de plantas óptimas para el

rendimiento del maíz, y la densidad de plantas óptimas para el rendimiento del maíz es más bajo para los híbridos más viejos que para los híbridos más nuevos (Tollenaar y Wu, 1999).

Variabilidad genética en maíz y su uso en programas de mejoramiento

La domesticación del maíz a través de la selección resultó en una especie totalmente dependiente del hombre, pues la transformación eliminó por completo las características ancestrales de sobrevivencia en la naturaleza (Paterniani, 2000). Se ha demostrado que la domesticación y el mejoramiento intensivo han tenido efectos variables sobre la diversidad genética del cultivo, de este modo, la variabilidad genética presente dentro y entre poblaciones ha sido reconocida como una de las más abundantes del reino vegetal. Mucha de ésta, es debida a factores unitarios que han sido identificados a través del tiempo y que controlan caracteres fácilmente visibles tales como colores, formas y estructuras. Algunos no tienen ningún valor agronómico pero han servido como excelentes marcadores genéticos en los cromosomas del maíz. Otros por el contrario, son mutantes muy útiles, tales como los que determinan diferentes tipos de endospermo, resistencia a enfermedades, alto contenido de lisina, proporción de los ácidos grasos en el grano y la esterilidad citoplasmática-génica con sus genes restauradores de la fertilidad. Otro tipo de variabilidad es de origen cuantitativo, debido a la acción de muchos genes de efecto pequeño y acumulativo. Características tan importantes como rendimiento, altura de planta y de mazorca, son debidas a este tipo de herencia (Riccelli, 2000).

Riccelli (2000) hace referencia a estudios realizados por Emerson, Beadle y Fraser, Rhoades y McClintock y Rhoades, como los más completos en cuanto

a los genes del maíz, su ligamiento y sus interacciones y en las cuales establecieron la relación básica entre los diez cromosomas presentes en el núcleo y los grupos de ligamiento genético.

Históricamente, los estudios referentes a la diversidad genética han estado relacionados con datos arqueológicos, botánicos, lingüísticos, históricos y morfológicos. Debe señalarse que desde el punto de vista agronómico y comercial, la caracterización del germosplasma se ha basado fundamentalmente en las características de baja y alta heredabilidad, medidas a través del fenotipo. Sin embargo, las principales limitantes de esta caracterización son la influencia ambiental, el tiempo requerido para coleccionar los datos y el reducido número de genes involucrados en este proceso (Becerra y Paredes, 2000).

Durante los últimos años, se ha desarrollado la investigación en biología molecular, con una serie de aplicaciones, tanto en mejoramiento genético como en otras disciplinas agronómicas (Campos, 1995).

Actualmente, el conocimiento básico de los fenómenos biológicos más importantes y utilizados en el fitomejoramiento, como son la heterosis, la epístasis, la interacción patógeno – hospedero y la respuesta a estrés abiótico, se ha incrementado vertiginosamente con la ayuda de la biología molecular. La biología básica vegetal se perfila como una de las fuentes principales de información sobre el entendimiento de los genomas, genes, vías metabólicas e interacciones que tendrán una relación directa sobre el fitomejoramiento (Lentini, 2000).

En la actualidad, los marcadores moleculares son utilizados por laboratorios de análisis como una herramienta complementaria a la caracterización realizada junto con datos morfológicos. Entre las ventajas de los marcadores moleculares es importante mencionar que presentan un alto nivel de polimorfismo, en general son codominantes y de efecto fenotípico neutro, con bajos o nulos efectos epistáticos y pleiotrópicos. Además, pueden ser identificados en etapas juveniles, su número es potencialmente ilimitado y no son afectados por el ambiente o el estado fisiológico de la planta (Bonamico *et al.*, 2004).

Las tecnologías basadas en marcadores moleculares son de utilidad no solo en la caracterización de genotipos, sino también en estudios de similitud o distancia genética, que permite obtener una clasificación de los mismos en diferentes grupos. En principio, la electroforesis de proteínas e isoenzimas fue ampliamente usada para este tipo de investigación (Ibáñez *et al.*, 1993; Puecher *et al.*, 1996). Sin embargo, poseen ciertas desventajas debido a que no abundan en los tejidos vegetales y además, numerosas isoenzimas presentan patrones de expresión génica variables dependiendo del tejido y el grado de desarrollo de la planta (Campos, 1995).

Por esta razón, estos marcadores fueron reemplazados por los de ADN, tales como los RFLP (Polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción). Dillman *et al.* (1997) sugieren el uso de los RFLP, pero estos marcadores son lentos de obtener y muy costosos para ser aplicados en gran escala. Pejic *et al.* (1998), señalan que la diversidad informada por los marcadores SSR

(Secuencias Simples Repetidas) o microsatélites son más rápidos de obtener y de menor costo. Se ha demostrado que la amplificación de dichos marcadores son más variables que las isoenzimas, RFLP, AFLP (Amplificación de fragmentos polimórficos) y RAPD (Amplificación Aleatoria de Fragmentos Polimórficos de ADN). Por ejemplo, en un estudio a 33 líneas endocriadas de maíz, el uso de SSR produjo dos veces más información que los AFLP y RAPD, y un 40% más que los RFLP, en términos de número de alelos por locus (Pejic *et al.*, 1998).

Diversas investigaciones sobre caracterización y clasificación genética en maíz utilizaron los marcadores SSR como herramienta de análisis molecular (Senior *et al.*, 1998; Lu y Bernardo, 2001; Warburton *et al.*, 2002). Los microsatélites han sido también utilizados para medir diversidad genética de diversas especies anuales como: soya (*Glycine max*) (Akkaya *et al.*, 1992), arroz (*Oryza sativa*) (Wu y Tanksley, 1993), cebada (*Hordeum vulgare*) (Becker y Heun, 1995) y trigo (*Triticum aestivum*) (Röder *et al.*, 1995).

Warburton *et al.*, (2002) estudió en cual se caracterizaron con 85 marcadores de tipo microsatelites (SSR) a siete poblaciones de maíz de polinización abierta y 57 líneas puras. Las poblaciones fueron agrupadas según su pedigree y heterosis. La diversidad genética dentro de cada población fue significativamente mayor que la diversidad entre las poblaciones, concluyendo que las poblaciones son heterogeneas a nivel molecular. Las líneas puras también mostraron un alto nivel de diversidad genética, indicando que los mejoradores han incorporado con éxito diversidad genética en el germoplasma de maíz CIMMYT.

En Venezuela, González et al., (2002), caracterizaron molecularmente 35 líneas de maíz blanco, pertenecientes a Fundación Danac y tres líneas probadoras (CML-144, CML-254 y L20-2-#1) correspondientes al patrón heteróticos tropical ETO x Tuxpeño, utilizando 13 pares de iniciadores del tipo microsatélites SSR. Las líneas tropicales de maíz estudiadas se agruparon en base a sus similitudes de acuerdo a la técnica de microsatélites. Este agrupamiento fue relacionado con los grupos heteróticos de acuerdo a la presencia en éstos de líneas conocidas.

Por su parte, Hernández *et al.*, (2010), caracterizaron líneas parentales de híbridos de maíz de Fundación Danac, con un nivel de endogamia S3-S4, utilizando marcadores RAPD y SSR. Sus resultados permitieron agrupar las líneas en dentadas y duras, en coincidencia con la clasificación que en la práctica realizan los mejoradores. Los datos moleculares permitieron confirmar la información del pedigree.

En tal sentido, la aplicación de marcadores moleculares se hace fundamental en los programas de mejoramiento para obtener información genética. El uso de este conocimiento puede ayudar a definir estrategias de mejoramiento y acelerar el desarrollo de nuevos cultivares más rendidores y menos dependientes de insumos.

Fundación para la Investigación Agrícola Danac

Fundación Danac es una organización sin fines de lucro, creada y sustentada por Empresas Polar. Fue fundada en diciembre de 1986, tiene su sede en

San Javier, municipio San Felipe, Estado Yaracuy, situada geográficamente a 10° 21' 45" N, 68° 39' 00" W y a 107 msnm; con oficinas en Calabozo, estado Guárico y Acarigua, estado Portuguesa. Se dedica a la generación de conocimientos y tecnologías para rubros de interés nacional como maíz, arroz y soya; contribuyendo de esta forma con la seguridad agroalimentaria del país.

Para el cumplimiento de su misión, ha desarrollado un conjunto de programas en las distintas áreas estratégicas de la institución; que incluye el desarrollo de nuevos materiales genéticos con características óptimas que satisfagan las exigencias de los circuitos agroalimentarios del maíz, el arroz y la soya de Venezuela.

El mejoramiento genético del maíz, arroz y soya ha sido y continúa siendo la actividad central de la institución. En el desarrollo de nuevos cultivares, los investigadores de Danac toman en cuenta diversidad de criterios de evaluación del material genético en un conjunto de localidades, luego combinan métodos genéticos convencionales con selección asistida por marcadores moleculares, que aceleran algunas etapas del proceso general de mejoramiento. Evalúan también los costos de la adopción de la tecnología por parte del productor y la eficacia de los impactos que los nuevos cultivares generan en el proceso productivo. Como resultados de este trabajo constante y sostenido en el tiempo, han obtenido cultivares de alto rendimiento en campo, características agronómicas adecuadas, tolerancia o resistencia a las principales enfermedades, granos de alta calidad agroindustrial y de conformidad con el patrón de consumo de la población venezolana.

En el proyecto de mejoramiento genético del maíz, desde su inicio,

Fundación Danac se planteó como estrategia para la investigación en este cultivo la formación y mejoramiento de poblaciones propias por selección recurrente de familias de medios hermanos, que constituyeran fuentes genéticas para la obtención de variedades y líneas para la formación de híbridos con endospermo blanco semiduro, dados los requerimientos de la industria de harina precocida, con buena adaptabilidad a las principales zonas maiceras del país y con resistencia o tolerancia a las enfermedades de importancia económica.

Aún cuando el programa dedica los mayores esfuerzos a la obtención de híbridos, se realiza mejoramiento de variedades, para atender un sector de pequeños agricultores con limitantes de producción y manejo del cultivo con bajos niveles tecnológicos, donde la respuesta de una variedad puede ser superior a la del híbrido.

Los principales objetivos en la selección de cultivares de maíz en Fundación Danac han sido el rendimiento de grano, la dureza del grano, resistencia a las principales enfermedades del maíz en Venezuela y el mejoramiento de la calidad nutricional, particularmente la calidad proteica y el contenido de aceite. En el Cuadro 1, se presenta los cultivares de maíz obtenidos por Fundación Danac durante el período 1986-2006

Cuadro 1. Cultivares de maíz obtenidos por el programa de mejoramiento de Fundación Danac, durante el período de 1986-2006.

Cultivares Danac	Tipo	Color del Grano	Año de Obtención
DANAC 5013	Variedad	Blanco	2006
DANAC 5008	Variedad	Blanco	2006
DANAC 022030	Híbrido (CIMMYT-Fund. DANAC (QPM))	Blanco	2005
DANAC SD2004	Híbrido (CIMMYT-Fund. DANAC (QPM))	Blanco	2004
DANAC 5003	Variedad	Blanco	2003
DANAC 5005	Variedad	Amarillo	2003
DANAC 2160	Híbrido Triple	Blanco	2003
DQPM-1	Híbrido (CIMMYT-Fund. DANAC (QPM))	Blanco	2003
DANAC 2002	Híbrido Triple	Blanco	2002
DANAC 3273	Híbrido Doble	Blanco	2001
DANAC 5006	Variedad	Blanco	1999
DANAC 3084	Híbrido Doble	Blanco	1999
DANAC 2562	Híbrido Triple	Blanco	1999
DANAC 9006	Híbrido intervarietales	Blanco	1992
DANAC 9003	Híbrido intervarietales	Amarillo	1992
FP-2B	Variedad	Blanco	1986
FP-2A	Variedad	Amarillo	1986

Registros Programa Maíz, Fundación Danac

CAPITULO II

Progreso genético para mejoramiento de características agronómicas, morfológicas y de calidad de grano en híbridos y variedades de maíz blanco obtenidos por Fundación Danac en el período 1986-2006

INTRODUCCIÓN

La selección de cultivares de maíz mejorado ha sido un objetivo de Fundación Danac desde sus inicios hace más de dos décadas, período en el cual se han liberado alrededor de veinte cultivares, incluyendo híbridos y variedades de polinización libre de diferentes características.

En otros países, diversas estimaciones se han realizado de las contribuciones genéticas al mejoramiento del rendimiento en maíz. Tollenaar (1989), estimó la ganancia genética sobre el rendimiento del grano en nueve híbridos de maíz representativos de tres décadas de producción comercial en Ontario, Canadá, así como cuantificó el efecto de la densidad de plantas y su interacción con el rendimiento. La ganancia genética sobre el rendimiento total, a una densidad óptima, fue de 1,7 % por año. Hallauer (1973), estimó las contribuciones genéticas en un 33%. Russell (1985), estimó entre un 79% y 63% y Duvick (1977), estimó las contribución genética entre un 57% y 60% sobre la ganancia del rendimiento total.

Si bien es cierto que la mejora genética ha contribuido considerablemente a los avances en la producción de maíz en los campos de los agricultores, aun

no queda claro en cuanta proporción los mejoradores han logrado incrementar el potencial de producción. Por consiguiente, la identificación de los factores que han contribuido a estas tendencias se hace fundamental para la asignación eficiente de inversiones de investigación para sostener las mejoras requeridas en rendimiento (Duvick y Cassman, 1999). Este tipo de conocimiento es necesario tanto para el mejorador como para el agrónomo, pues en conjugación con los actuales métodos de mejora pueden asegurar un mayor incremento de la productividad del maíz.

En este capítulo se presenta una estimación del *progreso genético para mejoramiento de características agronómicas, morfológicas y de calidad de grano en híbridos y variedades de maíz blanco obtenidos por Fundación Danac en el período 1986-2006.*

MATERIALES Y MÉTODOS

Materiales genéticos

Los cultivares de maíz blanco incluyen los obtenidos por el programa de mejoramiento genético de Fundación Danac durante el período de 1986 a 2006. Los híbridos y variedades evaluados y su año de obtención, así como también los testigos utilizados en los ensayos se describen en el cuadro 2.

La producción de la semilla de los cultivares se llevó a cabo en el campo experimental de Fundación Danac, en San Javier, estado Yaracuy. Para la formación de híbridos se sembraron los parentales de cada material con una relación de macho-hembra de 2:3 hileras de 5 metros de largo, separados a 0,7 metros, con una densidad en la hilera de 4 plantas/metro líneal. Se dispuso del número de parcelas adecuadas para cada material con el fin de obtener la suficiente cantidad de semillas para los ensayos. Las variedades se obtuvieron mediante la multiplicación de semillas almacenadas en el banco de germoplasma.

Un set de testigos comerciales desarrollados por compañías de semillas transnacionales y nacionales fueron incluido en los ensayos. Esta semilla, en el caso de los híbridos, fue adquirida de casas comerciales de agroinsumos. Las semillas de las variedades Choro 1 y Turen 2000 fueron gentilmente donadas por sus obtentores, la Asociación Nacional de Cultivares de Algodón (ANCA) y el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA), respectivamente.

Cuadro 2. Lista de híbridos, variedades y testigos evaluados

Híbrido	Año de obtención	Variedad	Año de obtención
DANAC 022030	2006	DANAC 5013	2007
DANAC SD2004	2004	DANAC 5008	2006
DANAC 2160	2003	DANAC 5003	2003
DANAC 2002	2002	DANAC 5006	1999
DANAC 3273	2003	FP-2B	1989
D-MOLINERO	1999		
DANAC 2562	2007		
DANAC 9006	1995		
Testigos en el 1er año de evaluación		Testigos en los 2 años de evaluación	
P30R92		CHORO-1 (1er año)	
TOC550		TUREN 2000 (1er año)	
DK777			
HIMECA 4006			
Testigos en el 2do año de evaluación			
P30R92			
TOC550			
DK777			
D2A-228			

Registros Fundación Danac

Procedimientos experimentales

Se establecieron dos tipos de ensayos, uno de híbridos y otro de variedades, en fechas, localidades y con manejo agronómico similar, ambos bajo diseño de bloques al azar con seis repeticiones, durante dos años. En el año 2006 se establecieron en las localidades de San Javier, estado Yaracuy, Palo Gordo, estado Portuguesa y Tucupido, estado Guárico y para el año 2007, se establecieron en las localidades de Sabana de Parra, estado Yaracuy, el Socorro y Tucupido, Estado Guárico. La parcela experimental estuvo conformada por cuatro hileras de cinco metros, separadas a 0,7 metros con cuatro plantas por metro lineal. Las dos hileras centrales por parcela fueron las evaluadas y cosechadas, dejando dos hileras externas para reducir el efecto bordura.

Las siembras se realizaron en forma manual colocando dos semillas en cada hoyo, con el objeto de asegurar la población requerida en cada unidad experimental. Posteriormente, se realizó el entresaque dejando una planta cada 0,25 metros.

Siete días después de la siembra se fertilizó con la formula comercial 12-24-12, a razón de 0,4 t /ha, aplicándolo en bandas a 5 centímetros por debajo y al lado de la semilla. El control de malezas se realizó en forma química, para lo cual inmediatamente, luego de la siembra, se realizó una aplicación de los herbicidas Prowl (Pendimetalin: N-(1-etilpropil)-3,4-dimetil-2,6-dinitrobenzenamina) y Triazol (atrazina) según la dosis recomendada. Posteriormente, se aplicaron controles manuales, cuando se requirió. Para el

control del gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda*), se utilizaron aplicaciones del insecticida Lannate (Methomilo) a razón de 1,5 L/ha.

En cada localidad y en cada ensayo se evaluaron las características que se muestran en el cuadro 3, siguiendo las metodologías que se mencionan a continuación:

Cuadro 3. Características agronómicas, morfológicas y de calidad de granos evaluados en los cultivares bajo estudio.

Características Agronómicas	Características Morfológicas	Calidad de grano
Rendimiento en grano (kg/ha)	Altura de planta	Dureza de grano
Acame de tallo	Altura de mazorca	Endospermo
Acame de raíz	Longitud de la espiga	Contenido de proteína
Mazorca podrida	Peso de la espiga	Contenido de almidón
Aspecto de mazorca	Angulo de la hoja	
Cobertura de mazorca	Hileras por mazorca	
	N° granos por hilera	

✓ *Rendimiento*: fue estimado utilizando las siguiente fórmula:

$$Rendimiento \left(\frac{kg}{ha} \right) = peso \text{ grano} \times \left(\left(\frac{(100 - \%Hum)}{(100 - 12,5 Hum)} \right) \times \left(\frac{10.000m^2}{\text{área parcela}} \right) \right)$$

Los rendimientos en grano de cada parcela fueron ajustados en humedad de grano y por las plantas perdidas.

- ✓ *Mazorcas podridas*: número de mazorcas cosechadas que presenten pudrición en cualquier parte de la misma.
- ✓ *Acame de tallo*: al final del ciclo se registró el número de plantas con tallos rotos por debajo de la mazorca. Aquellos tallos rotos por encima de la primera mazorca no se consideró acame de tallo (CIMMYT, 1991).
- ✓ *Acame de raíz*: al final del ciclo se registró el número de plantas que tuvieron una inclinación mayor a 30° con respecto a la vertical (CIMMYT, 1991).
- ✓ *Aspecto de mazorca*: después de la cosecha, las mazorcas fueron calificadas visualmente usando como criterio su tamaño y uniformidad, el llenado del grano y el daño por insectos y enfermedades a través de una escala del 1 al 5, donde 1 es excelente, 2 bueno, 3 regular, 4 malo y 5 es pésimo (CIMMYT, 1991).
- ✓ *Cobertura de mazorca*: se tomó el número de mazorcas en la parcela que antes de la cosecha tuvieran expuestas alguna parte de la mazorca (CIMMYT, 1991).
- ✓ *Dureza de grano*: al mismo tiempo que se evaluó el aspecto de mazorca, se calificó visualmente la dureza del grano a través de una escala del 1 al 4 donde 1=flint, 2= semi flint, 3= semi dentado y 4= dentado (CIMMYT, 1991).
- ✓ *Rendimiento de endospermo*: la determinación del rendimiento de endospermo de maíz, se realizó mediante la aplicación del Manual de Procedimiento del Laboratorio de Calidad de Granos y Semilla de Fundación Danac, establecidos por Hernández y Romero (1993), sobre dos repeticiones de cada tratamiento.
- ✓ *Contenido de proteína (%)*: los valores de este parámetro fueron obtenidos a través de un servicio realizado por el Laboratorio de Nutrición del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias. El

método utilizado por este laboratorio fue de Bromatología completa- Método Weende (AOAC, 1980).

- ✓ *Contenido de Almidón (%)*: los valores de este parámetro fueron obtenidos a través de un servicio realizado por el Laboratorio de Nutrición del Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias. El método utilizado por este laboratorio fue: Método de Almidón Colorimétrico R.M, McCready *et al.* (1950).
- ✓ *Peso de grano*: Peso del grano trillado de las mazorcas por parcelas.
- ✓ *Porcentaje de humedad*: porcentaje de humedad presente en el grano al momento de la cosecha, utilizando un determinador de humedad de granos portátil. Marca Dickey-John, modelo 46233-1230A.
- ✓ *Altura de planta*: distancia en centímetros desde el suelo hasta el nudo donde se inserta la hoja bandera. Se determinó como promedio en cinco plantas representativas de la parcela, determinada luego de la floración (CIMMYT, 1991).
- ✓ *Altura de mazorca*: distancia en centímetros desde el suelo hasta el nudo donde se inserta la mazorca más alta de la planta. Realizado luego de la floración. Promedio de cinco plantas por parcela (CIMMYT, 1991).
- ✓ *Longitud de la espiga (cm)*: distancia comprendida entre el último nudo superior del tallo y el extremo superior del eje principal de la panoja. Determinada después de la madurez fisiológica, en cinco plantas por parcelas (Muñoz *et al.*, 1993)
- ✓ *Peso seco de la espiga (g)*: luego de determinada su longitud, las espigas fueron llevadas a la estufa y sometidas a temperaturas entre 65 y 75°C, hasta obtener un peso constante (Muñoz *et al.*, 1993). e determinó como promedio en cinco espigas por parcela.
- ✓ *Ángulo predominante de inserción de la lamina foliar*: se midió el ángulo formado entre el eje principal del tallo y la lámina foliar

inclinada, para ello existen tres categorías: 1= menos de 30°, 2= entre 30° y 60° y 3= más de 60°. Tomadas después de la madurez fisiológica, en cinco plantas por parcelas (Muñoz *et al.*, 1993).

- ✓ *Número de hileras por mazorca*: se contó en la parte central de la mazorca evitando la base y la punta de ella, en cinco mazorcas por parcela (Muñoz *et al.*, 1993).
- ✓ *Número de granos por hileras*: se contó en tres hileras, desde la base hasta el ápice de la mazorca, en cinco mazorcas por parcelas (Muñoz *et al.*, 1993).

Análisis estadísticos

Análisis de la varianza combinado de los cultivares en los ambientes

Se realizó análisis de varianza (ANAVAR), para todas las variables cuantitativas por ambiente, previa comprobación de los supuestos de ANAVAR y la homogeneidad. Se realizó análisis combinado por localidad y por año. Las diferencias de medias fueron discriminadas o separadas mediante la prueba de mínima diferencia significativa.

Análisis de regresión

Se realizó análisis de regresión de cada variable con relación al año de liberación del cultivar (excluyendo los testigos), para conocer el progreso o variación de las características con los años del programa de mejoramiento de maíz de Fundación Danac.

El análisis de regresión permitió estudiar la relación funcional que existe entre la variable “año” y todas las variables estudiadas. La representación

descriptiva de los datos se presenta en gráficos de dispersión en donde cada punto representa una observación.

El modelo de regresión lineal se muestra a continuación:

$$Y_{ij} = \alpha + \beta X_i + E_{ij}$$

Donde:

Y_{ij} = observación de la variable dependiente bajo el i -ésimo nivel de X , $i=1, \dots, K$ en la j -ésima unidad experimental, $j=1, \dots, m$.

X_i = i -ésimo valor de la variable independiente (año), $i=1, \dots, K$

α = parámetro que representa la ordenada al origen de la recta (indica el valor esperado de Y cuando X es igual a 0).

β = parámetro que representa la pendiente de la recta (tasa de cambio en Y frente al cambio unitario en X).

E_{ij} = variación aleatoria (o no explicada por el modelo) asociada a la j -ésima observación de Y bajo el nivel de X_i .

Los E_{ij} se suponen normales e independientes distribuidos con esperanza 0 y variancia constantes σ^2 para todo X en un intervalo donde el modelo se supone verdadero.

Los datos fueron procesados mediante el uso del programa estadístico SAS JMP 7.0.2 (SAS Institute, 2007).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A continuación se presentan los resultados para cada característica estudiada, sus pruebas de comparación de medias y el análisis de regresión. Los resultados fueron obtenidos con base a análisis de datos combinados de los distintos ambientes por cada año, tanto en híbridos como en variedades.

Características agronómicas

Rendimiento en grano (t/ha)

Cuando se compara los resultados obtenidos por híbridos y variedades para ambos años se encontró que en todos los casos, los híbridos rindieron más que las variedades (Gráfica 3). Las medias de los rendimientos mostrados en las distintas localidades fueron mayores para el año 2006 con valores de 6,83 t/ha, con relación a 5,59 t/ha del año 2007. Se encontró diferencias significativas entre los cultivares evaluados, lográndose ubicar hasta en cinco grupos estadísticos.

El mayor rendimiento de los híbridos sobre las variedades era un resultado esperado, debido a la expresión de la heterosis en los híbridos.

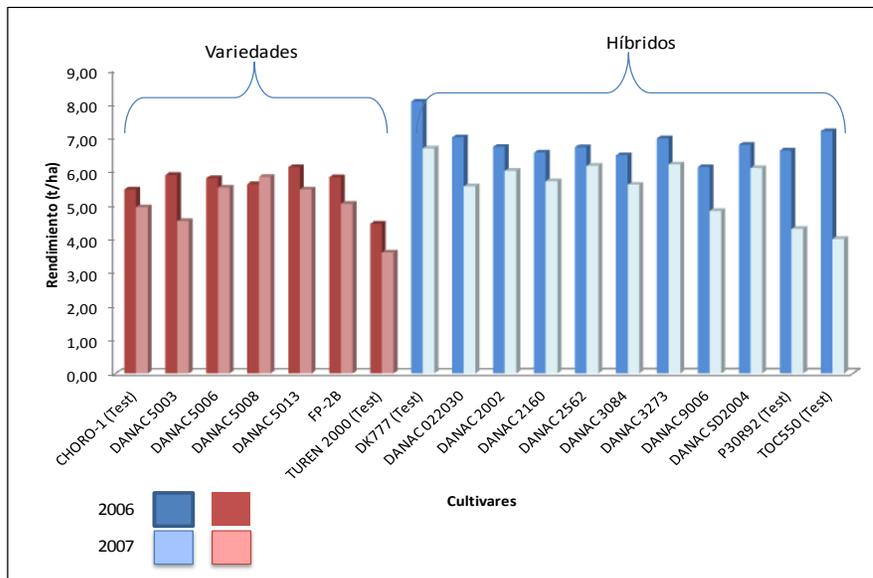
El híbrido DK777 (testigo) superó en rendimiento al resto de los híbridos en ambos años, con valores de 8,05 y 6,66 t/ha para los años 2006 y 2007 respectivamente. Los híbridos TOC550 (testigo) y Danac-022030 ocuparon el

segundo y tercer lugar para rendimiento en el año 2006 y los híbridos Danac-3273 y Danac-2562 el segundo y tercer lugar en el año 2007 (cuadro 4).

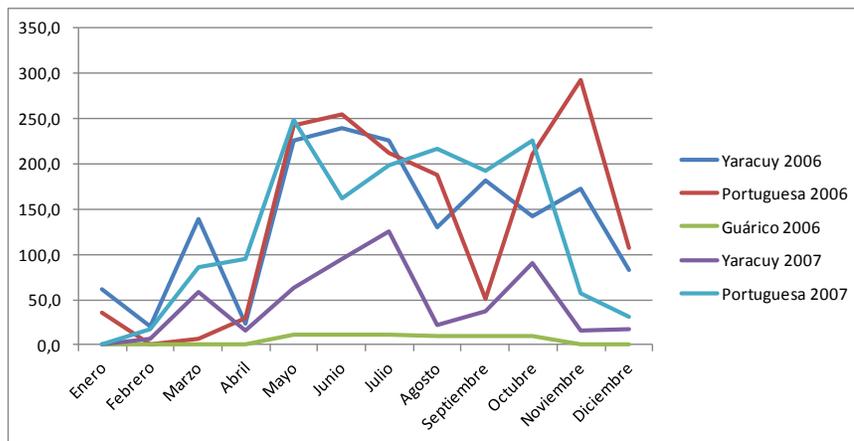
Las medias de los rendimientos mostrados por las variedades en las distintas localidades también fueron mayores para el año 2006, con una media de 6,83 t/ha y de 5,59 t/ha para el año 2007 y con diferencia significativa entre los cultivares evaluados, lográndose ubicar en cuatro grupos estadísticos. Los materiales Danac-5013 en el año 2006 y Danac-5008 en el año 2007 mostraron los mayores rendimientos, con 6,11 t/ha y 5,82 t/ha, respectivamente. La variedad Turen 2000 (testigo) mostró el comportamiento más pobre en ambos años (Cuadro 5).

Es importante señalar, que a partir de información climática disponible en cinco de los ambientes en los cuales se llevaron los ensayos durante los dos años de evaluación, se encontró que en el año con el mayor nivel de productividad (2006), ocurrió más lluvia y con una mejor distribución durante el ciclo del cultivo, específicamente en las localidades de Yaracuy y Portuguesa. Por tanto, las diferencias de rendimiento obtenidos en los años de evaluación puede ser atribuido a factores ambientales, específicamente al comportamiento de las precipitaciones y con ello la disponibilidad de agua durante las fases críticas del cultivo (Gráfica 4). Respecto a esto, Martelo, (1995) y Rodríguez, (2000) señalaron que el rendimiento de maíz está más relacionado con la distribución de las precipitaciones a lo largo del ciclo del cultivo, que con la cantidad de agua que cae durante la temporada de lluvias.

Gráfica 3. Rendimiento promedio mostrado por híbridos y variedades a través de las localidades y los dos años de evaluación.



Gráfica 4. Promedio de precipitación mensual durante los años 2006 y 2007, de cinco ambientes en los cuales se establecieron los ensayos.



Fuente: Estación Carrizales Aviación Militar Bolivariana, estado Guárico; San Javier Estación Climática Naranjal Fundación Danac San Javier; estado Yaracuy; Turen Estación Metrológica de Araure del Centro de Investigaciones Agropecuarias del estado Portuguesa, Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas.

El período comprendido entre los años 1990 y 2007 fue significativo para el incremento del rendimiento promedio del maíz en Venezuela, debido a que en ese período, el promedio nacional aumentó de 2,168 t/ha a 3,472 t/ha (FAO,2012). Al comparar el rendimiento promedio nacional del año 2006, con el rendimiento promedio obtenido en los ensayos de híbridos (6,830 t/ha) y variedades (5,580 t/ha) en ese mismo año, se concluye que existe una brecha estimada en un 49,7 % y un 60% de aprovechamiento del potencial genético de los híbridos y las variedades, respectivamente. El mayor aprovechamiento del potencial genético de los cultivares mejorados por parte de los agricultores permitiría el aumento de la producción nacional del maíz.

Ningún híbrido de Fundación Danac superó al testigo DK777, que además fue consistente en rendimiento en los diferentes ambientes. Los otros testigos, al igual que los híbridos de Danac, tuvieron un comportamiento variable para rendimiento. El híbrido de Fundación Danac con menor rendimiento fue Danac-9006, que es el único híbrido intervarietal evaluado. Esto demuestra que ese tipo de cultivar no ofrece las características de rendimiento deseadas. Las desventajas de los híbridos intervarietales fue señalada por Lonquist y Gardner (1961), quienes indicaron la poca

aceptación por parte de los productores debido a las bajas ganancias en rendimiento.

Aun cuando hubo diferencias climáticas entre los años 2006 y 2007, el híbrido de mayor rendimiento en ambos años fue DK-777, lo que puede indicar plasticidad en su adaptación a diferentes condiciones ambientales en Venezuela.

La interacción localidad x cultivar, resultó altamente significativa en híbridos para ambos años y significativa para variedades en el 2006 (Cuadro 5), lo cual indica que los cultivares van a mostrar un comportamiento diferencial dependiendo del ambiente en donde se desarrolle, por ende esta interacción localidad x cultivar es de gran importancia ya que las diferencias entre ambientes y años pueden cambiar la magnitud de la respuesta relativa de los cultivares a ambientes contrastantes. Es por esto, que los agricultores necesitan nuevos cultivares que respondan consistentemente a la mayoría de condiciones ambientales. Al respecto, Córdova (1992), indica que la respuesta diferencial de los cultivares evaluados en diferentes ambientes implica la utilización de metodologías que permitan discriminar adecuadamente los genotipos que contribuirán al progreso por selección. Adicionalmente, Tollenaar y Lee (2002), analizaron los rendimientos de varios híbridos sembrados en diferentes ambientes y concluyeron que el aumento de rendimiento en grano en maíz fue el resultado de una mejora en la interacción genotipo x ambiente, la cual se expresa como la habilidad de los genotipos para mantener altos rendimientos por planta a medida que los recursos declinan.

Cuadro 5. Comparación de medias mediante la prueba de Student's para las características agronómicas evaluadas en variedades en los años 2006 y 2007.

Año de evaluación 2006								Año de evaluación 2007							
Año de obtención	VARIETADES	REN (kg/ha)	ACR	ACT	MP	COB	ASPM	Año de obtención	VARIETADES	REN (kg/ha)	ACR	ACT	MP	COB	ASPM
2006	DANAC 5013	6,11 A	16,25 CD	3,66	6,29	5,65 A	2,61	2006	DANAC 5008	5,82 A	6,82 A	3,83 B	1,58	4,01	2,08 BC
2003	DANAC 5003	5,88 AB	24,10 AB	2,69	3,99	4,58 AB	2,78	1999	DANAC 5006	5,50 AB	5,87 A	4,17 AB	1,16	4,56	2,17 ABC
1986	FP-2B	5,81 AB	16,09 CD	5,11	4,14	2,94 BC	2,72	2006	DANAC 5013	5,45 AB	6,03 A	5,50 A	1,58	7,01	2,17 ABC
1999	DANAC 5006	5,78 AB	11,80 D	4,18	3,52	2,13 C	2,78	1986	FP-2B	5,02 BC	6,81 A	5,00 AB	1,75	4,11	2,42 A
2006	DANAC 5008	5,60 B	22,03 ABC	5,18	3,24	2,31 C	2,89		CHORO-1 (Test)	4,92 BC	8,31 A	3,58 B	1,25	6,17	2,33 AB
	CHORO-1 (Test)	5,44 B	26,11 A	3,77	5,12	2,33 C	2,78	2003	DANAC 5003	4,51 C	7,12 A	3,83 B	1,08	1,69	2,00 C
	TUREN 2000 (Test)	4,43 C	19,40 BC	4,10	3,53	2,92 BC	2,89		TUREN 2000 (Test)	3,58 D	2,10 B	0,97 C	0,40	12,8	2,08 BC
	Media	5,5786	19,39714	4,10	4,26	3,2657	2,78		Media	4,9714	6,151	3,84	1,31	5,764	2,18
	CV %	12,62	47,66	82,23	84,31	92,66	18,21		CV %	8,43	55,65	54,57	118,00	112	14,14
	Interacción LOC*VAR	ns	**	*	ns	**	ns		Interacción LOC*VAR	*	ns	*	ns	ns	*

Medias en las columnas no conectadas con la misma letra son significativamente diferentes. ns, * , ** indican no significancia y significancia a un nivel del 0,05 y 0,01, respectivamente.

REN= rendimiento en kilogramo por hectárea, ACR= acame de raíz, ACT= acame de tallo, COB= mala cobertura de mazorca, ASPM= aspecto de mazorca.

Acame de raíz y tallo

Para estas características, los híbridos en ambos años mostraron diferencias significativas. Menores valores de plantas acamadas fueron mostrados para el año 2007 con una media de 6,3 plantas acamadas de tallo y 6,43 en plantas acamadas de raíz. En este año los cultivares híbridos que mostraron un buen comportamiento para el acame de tallo fueron: P30R92 (testigo), DK777 (testigo) y el cultivar DANAC 0220330 con 2,29; 4,43 y 5,15 plantas acamadas, respectivamente.

El mejor comportamiento para el acame de raíz fueron mostrados por los cultivares: DK 777 (testigos), DANAC 3273 y DANAC 2002 con 1,92; 4,48 y 5,09 plantas acamadas respectivamente. Para el año 2006 las medias mostradas para el acame de tallo y raíz fueron de 10,55 y 14,13, respectivamente. Para ambas características los testigos mostraron mejor comportamiento, siendo P30R92 el mejor para la característica acame de tallo en ambos años y el testigo DK777, el mejor para acame de raíz (Cuadro 4).

Las variedades en el año 2007 mostraron menor media de plantas acamadas comparado con el año 2006, tanto para el acame de tallo como de raíz, la media fue de 3,84 y 6,15 respectivamente (Cuadro 5).

Las variedades no mostraron diferencias significativas para el acame de raíz en el 2007, caso contrario ocurrió con el acame de tallo, donde los cultivares mostraron diferencia significativa entre ellos, siendo el testigo Turen 2000 el

de mejor comportamiento para esta característica. En el año 2006, los cultivares mostraron altos valores en acame de raíz y con diferencias altamente significativas entre ellos, siendo el cultivar con mejor comportamiento el DANAC 5006 con 11,8 plantas acamadas (Cuadro 5).

Los mayores niveles de acame observados en el año 2006, puede atribuirse a condiciones ambientales favorables para esta característica, como la presencia de fuertes vientos o lluvias intensas, quizás asociado a la mayor cantidad y frecuencia de precipitaciones en la mayoría de las localidades. Al respecto, Heber *et al.* (1992), señalaron que el desarrollo de una planta de maíz está altamente afectada por las condiciones ambientales por lo tanto, la expresión genética de un determinado carácter puede cambiar de un año a otro, por lo que se hace necesario la combinación de características favorables en un mismo genotipo cuando se realizan programas de mejoramiento para aumentar la resistencia al acame.

Por otro lado, Jugenheimer (1990) menciona que la resistencia al acame varía en función de la madurez, estructura del tallo, sistema radical, altura de planta, altura de mazorca y fertilidad edáfica, en esta última más específicamente la falta de potasio que acorta las raíces.

A su vez, Hall (1934), estudiando la relación entre ciertas características morfológicas y el acame, encontró que la ausencia del acame está asociada positivamente con alturas de mazorcas más bajas. Respecto a esto, los resultados de esta investigación concuerdan con lo dicho por este autor, pues el híbrido de mayor productividad (DK-777), en la mayoría de los casos,

presentó menores niveles de acame de raíz, inferiores a la mayoría de los cultivares evaluados, y a su vez altura de mazorca baja.

Generalmente, los testigos comerciales demostraron el mejor comportamiento para estas características. Estos resultados evidencian la necesidad del programa de mejoramiento de Fundación Danac de realizar mayores esfuerzos en la incorporación de la resistencia en sus cultivares, lo que puede lograrse con una mayor presión de selección en progenitores y en progenies evaluadas en ambientes que favorecen ese estrés, por ejemplo, sembrando a mayor densidad de plantas.

Los híbridos mostraron un mejor comportamiento para acame que las variedades. Las razones genéticas pueden estar asociadas al uso de una mayor presión de selección en las líneas parentales que forman los híbridos, es decir, dentro del proceso de mejoramiento genético para la formación de híbridos, la evaluación y selección de estas características se ha realizado con mayor énfasis comparado con el proceso de obtención de variedades. Por otro lado, las variedades están compuestas por grupos de líneas recombinadas, que las hacen más heterogéneas. Esto condiciona que las variedades sean flexibles para adaptación general a los ambientes, pero a su vez puede hacerlas inestables para algunas características específicas como lo es la resistencia al acame en ambientes que favorecen la expresión de ese estrés.

Cobertura de mazorca, mazorca podrida, y aspecto de mazorca

Para la cobertura de mazorca se encontró diferencias significativas entre los cultivares, excepto entre variedades para el año 2007 (Cuadros 4 y 5). En ambos años de evaluación, los híbridos, mostraron el mejor comportamiento para esta característica obteniendo los menores valores de medias. Lo anterior puede ser atribuible, a que en su momento, este criterio de selección fue tomado en cuenta para formación y selección de las líneas que conforman los híbridos¹. En variedades, la proporción heterogénea de los individuos que le confiere respuestas diferenciales en los ambientes y una menor presión de selección para estas características al momento de su formación pudo influir en la respuesta observada. Otros factores como el daño por organismos vivos (insectos y pájaros), puede ocasionar la mala cobertura de las mazorcas, sin embargo, las evaluaciones de campo no evidenciaron este tipo de daño.

En todos los casos, se identificaron cultivares de Fundación Danac con mejor comportamiento que los testigos comerciales, demostrando la capacidad del programa para mejorar estas características. El híbrido DANAC-SD2004 en el año 2006 y el testigo D2A-228 en el año 2007 fueron los materiales resaltantes con menor número de plantas con mala cobertura, con valores promedio de 0,98 y 1,37 plantas, respectivamente (Cuadro 4).

Cuando se estudia el comportamiento de los cultivares con respecto al número de plantas con mazorcas podridas, se encuentra que los valores promedio siempre fueron menores en el año 2007 (Cuadro 4 y 5).

¹1. Jesus Alezones. Programa Maíz. Comunicación personal

Las variedades en el año 2006 obtuvieron los mayores valores superando a los híbridos. Esta respuesta puede ser atribuida a la ocurrencia de mayores precipitaciones en este año. El exceso de humedad favorece el desarrollo de agentes patógenos como los hongos los cuales son los principales causantes de estas pudriciones y aun más cuando se presentan lluvias tardías durante el proceso de secado del grano (Jugenheimer, 1990).

Otro factor que puede explicar el mayor nivel de plantas con mazorcas podridas presentado por los cultivares en el año 2006, es que ocurrió una mayor caída de las plantas, que en muchos casos colocó en contacto a las mazorcas con el suelo, favoreciéndose la pudrición de las mismas. La mala cobertura es otro factor determinante en la pudrición. El mayor índice de mazorcas podridas en variedades, comparados con los híbridos, podría atribuirse a la presencia de un mayor número de mazorcas con mala cobertura; estos resultados coinciden con los reportados por Sierra *et al.* (2004), quienes encontraron una asociación positiva entre el porcentaje de mazorcas con mala cobertura y el porcentaje de daño por pudrición.

En los ensayos de híbridos, los testigos mostraron el mejor comportamiento para mazorcas podridas, destacando el cultivar DK777 en 2006 con 1,04 y TOC550 en 2007 con 0,51 mazorcas afectadas. En variedades, Danac-5008 y el testigo Turen 2000 tuvieron el mejor desempeño, con valores promedio de 3,24 y 0,4 mazorcas podridas, respectivamente (Cuadro 4 y 5). Estos resultados reflejan la necesidad del programa de mejorar de manera más eficiente la incorporación de la resistencia a la pudrición de mazorcas en el proceso de selección.

Por otro lado, en el aspecto de las mazorcas, no se encontró diferencias entre cultivares en el año 2006, mientras que el año 2007 si se encontró. Los valores fueron similares en híbridos y variedades, con promedio de escala entre 2 y 3, clasificándolos entre buenos y regulares (Cuadro 4 y 5). El aspecto de mazorca permite realizar una evaluación fenotípica rápida de la sanidad y el aspecto general de las mazorcas, pero en si mismo no es un criterio de peso en la selección de los cultivares en etapas avanzadas del proceso de mejoramiento.

Características morfológicas

Altura de planta y de mazorca

En variedades, se encontró diferencias significativas ($P < 0,05$) entre los cultivares en el año 2006. Las medias mostradas en la altura de planta fueron de 240,16 cm para el año 2006 y de 235,13 cm para el año 2007. La media en la altura de inserción de mazorca fue de 132,43 cm para el año 2006 y de 137,4 cm para el año 2007 (Cuadro 6).

En híbridos, para altura de plantas, se encontraron diferencias significativas ($P < 0,05$) y altamente significativas ($P < 0,01$) entre los cultivares para los años 2006 (236,63 cm) y 2007 (227,92 cm). Los cultivares fueron inconsistentes en altura de plantas en ambos años, ya que el cultivar menos alto en el primer año no fue el menos alto en el segundo año de evaluación. El mismo comportamiento se evidenció para la altura de mazorca con diferencia altamente significativa entre los cultivares, con promedio de 122,69 cm para el año 2006 y de 120,89 cm para el año 2007 (Cuadro 7).

Al respecto, Millán y Malavé (1991) señalan que la altura de plantas y de mazorcas es influenciada por las condiciones ambientales y por eso pueden variar considerablemente de una localidad a otra.

La mayoría de los cultivares (híbridos y cultivares) se desviaron ligeramente por encima de la altura de planta recomendada, excepto por los cultivares DANACSD2004 y DANAC9006. Según Guzmán (1995), dicha altura oscila entre 190-220 cm, la cual en ciertas circunstancias pudiera evitar el problema de vuelco o acame, a la vez que garantiza una mayor área foliar y buena intersección de radiación lo que aumentaría los rendimientos. En contraste, el híbrido DK-777 fue el híbrido de mayor rendimiento y sobrepasa la altura recomendada. Esto indica que cuando se tiene tallos fuertes y buen anclaje de las raíces, es posible obtener alto rendimiento y bajo acame, con plantas altas, tal como ocurre con el híbrido DK-777

Los resultados obtenidos en esta investigación indican que existe poca diferencia en altura entre los híbridos y variedades y que los cultivares evaluados mostraron poca asociación entre altura y rendimiento en grano. Este comportamiento demuestra que el rendimiento del maíz en esta investigación no estuvo asociado a la altura de las plantas.

En contraste, se han señalado correlaciones positivas significativas entre altura de plantas y rendimiento del forraje, altura de plantas y rendimiento de la materia seca, altura de plantas y rendimiento en grano y la altura de mazorca con la altura de plantas (McKee *et al.*, 1974; Hansen, 1976).

Por otra parte, la expresión de la altura está determinada por aspectos genéticos y el medio ambiente. Muchos factores ambientales y agronomicos (por ejemplo, densidades de siembra, fertilizacion, plagas y enfermedades) influyen en la expresión de estas características. Su expresión esta controlada por muchos genes y por sus interacciones. La heredabilidad de estas características es alta y muestran una variabilidad significativa genotípica y heterosis positiva (Wu, 1988; Mason *et al.*, 1974; Nyhus *et al.*, 1989; Thompson, 1983).

Longitud y peso seco de la espiga

El estudio de la longitud de espigas en cultivares híbridos mostró diferencias altamente significativas ($P < 0,01$) y diferencias significativas ($P < 0,05$) entre variedades. La longitud de la espiga en híbridos estuvo entre 41,28 – 49,21 cm y en variedades entre 40,07- 47,1cm (Cuadro 6 y 7).

Para el peso seco de la espiga, se encontró diferencias altamente significativas entre cultivares híbridos y para variedades solo en el año 2007. En general el peso de la espiga estuvo entre 27,33 g y 41,58 g (Cuadro 6 y 7).

Duvick (2005), reportó que los cambios en estas características están asociados a otras características que contribuyen a aumentar el potencial de producción. Específicamente, los pesos menores de espiga fueron encontrados en híbridos de mayor rendimiento en grano.

Respecto a esto, la asociación más cercana que se pueda realizar con los datos obtenidos en esta investigación, es que los híbridos presentaron pesos de espiga inferiores que las variedades y mayores niveles de rendimiento en grano. Por otra parte el híbrido (testigo) de mayor productividad presentó la mayor longitud de espiga y el peso obtenido estuvo dentro de los más bajos. Sin embargo, existe muy poca información que pueda validar este comportamiento, ya que se desconoce si dentro del proceso de mejoramiento utilizado para la obtención de este cultivar estas características sean objeto de selección.

Por su parte, a pesar de encontrarse diferencias estadísticas entre los valores obtenidos por los cultivares de Fundación Danac, no se evidenció un patrón de comportamiento que permita asociarlo a los resultados de rendimiento. El peso de la espiga no ha sido objeto de selección intencional en el programa de mejoramiento genético de Fundación Danac.

Ángulo predominante de inserción de la lámina foliar, (Ángulo de la hoja):

Las evaluaciones de inserción de la lamina foliar mostraron que la mayoría de los cultivares poseen ángulos entre 30° y 60°. Se encontró diferencias significativas ($P < 0,05$) y altamente significativas ($P < 0,01$) para los híbridos en ambos años de evaluación y para variedades solo en el año 2007 (Cuadro 6 y 7).

No se evidenció diferencias importantes para esta característica entre híbridos y variedades, esto pueden ser atribuible a que esta característica no es intencionalmente utilizada como criterio de selección por parte de los mejoradores. Tampoco se encontró ninguna asociación con el rendimiento.

Penleton *et al.* (1968), citado por Jungenheimer (1990), reportaron resultados de investigaciones realizadas sobre la relación de ángulo de la hoja y la forma de la cubierta vegetal con el rendimiento de grano y la fotosíntesis aparente del maíz. Señalaron, que el arreglo mecánico de las hojas de un híbrido comercial ampliamente cultivado, a una posición más vertical, dio como resultado rendimientos de grano superiores producidos por el mismo híbrido con su orientación foliar y su cubierta vegetal normales. Las mediciones de la fotosíntesis aparente de hojas individuales de maíz mostraron que la eficiencia relativa de fijación de CO₂ por unidad de luz solar asimilada se incrementó constantemente conforme disminuyó el ángulo de la hoja.

Números de hileras por mazorca y número de granos por hileras

Según Jungenheimer (1990), el número y el tamaño de los granos contribuyen con el rendimiento de grano. El número de granos está determinado por la longitud de la mazorca, el número de hileras por mazorca, el número de mazorcas por planta y el número de plantas por unidad de área

Para el número de hileras por mazorca los resultados indican diferencias altamente significativas ($P < 0,01$), para los híbridos solo para el año 2007.

Las variedades mostraron diferencias altamente significativas en ambos años. La media obtenida por los híbridos fue de 14,17 hileras por mazorcas para el año 2006 y 14,13 para el año 2007. En las variedades el promedio fue de 13,99 y 13,92 en 2006 y 2007, respectivamente. El mínimo valor mostrado para esta característica fue de 12,8 hileras en la variedad Danac 5006 y un máximo valor de 15,03 hileras mostrado por el híbrido DANAC SD2004. En variedades, los cultivares que demostraron mayor rendimiento también mostraron mayor número de hileras por mazorca. Los cultivares híbridos no presentaron el mismo comportamiento (Cuadro 6 y 7).

El comportamiento del número de granos por hileras mostró diferencias significativas entre híbridos solo para el año 2006, mientras que las variedades mostraron diferencias significativas para ambos años. La media para los híbridos estuvo comprendida de 33,74 granos por hileras para el año 2006 y de 32,76 para el año 2007. Para las variedades el promedio fue de 31,7 granos por hileras para el año 2006 y de 30,94 para el año 2007 (Cuadro 6 y 7).

La interacción genotipo x ambiente para ambas características no fue significativa, excepto en el ensayo de variedades para el año 2007.

Al respecto, las diferencias encontradas en estas características muy probablemente se deban a las diferencias genotípicas entre los cultivares, tal como se ha demostrado en numerosos trabajos que indican su alta heredabilidad. Al respecto Bejarano *et al.* (2000) reportaron diferencias genotípicas significativas para todas las variables de rendimiento de grano y

sus componentes que fueron evaluados en cruzamientos simples de maíz. Rafique *et al.* (2004) encontraron un bajo efecto ambiental para las variables longitud de mazorca, diámetro de mazorca y número de hileras, evidenciado por la alta heredabilidad (mayor a 80%) encontrada para estos caracteres en 14 líneas parentales y 49 híbridos de maíz amarillo; dicha heredabilidad, fue variable dependiendo del genotipo. Da Costa y Miranda Filho (2008), también reportaron un bajo efecto ambiental para estas tres variables y para el número de granos por hileras en la población de maíz tropical ESALQ-PB-1.

Cuadro 6. Comparación de medias mediante la prueba de Student's para las características morfológicas evaluadas en variedades en los años 2006 y 2007.

Año de evaluación 2006									Año de evaluación 2007								
Año de obtención	VARIETADES	AP (cm)	AM (cm)	LESP (cm)	PESP (g)	ANGH	N°HIL por MAZ	GR.HIL	Año de obtención	VARIETADES	AP (cm)	AM (cm)	LESP (cm)	PESP (g)	ANGH	N°HIL por MAZ	GR.HIL
2006	DANAC 5013	238,57 AB	124,1 C	45,6 ABC	29,25 CD	1,73	14,22 ABC	33,18 A	2006	DANAC 5013	236,42	136,94	42,92 BC	38,58	2,39 A	14,57 A	30,80 BC
2003	DANAC 5003	243,32 A	135,5 AB	45,8 ABC	33,75 AB	1,58	14,44 A	31,55 A	2003	DANAC 5003	236,58	140,36	42,98 ABC	38,83	2,25 AB	14,43 A	29,81 BC
1986	FP-2B	239,16 AB	135,8 AB	44,6 BCD	31,17 BC	1,77	14,18 ABC	31,76 A	1986	FP-2B	234,92	141,61	40,70 CD	37,58	1,92 C	14,43 A	28,81 C
1999	DANAC 5006	232,25 BB	125,8 C	44,0 CD	27,33 D	1,73	13,05 D	27,50 B	1999	DANAC 5006	229,58	135,02	39,55 D	33,75	2,26 AB	12,80 B	29,51 C
2006	DANAC 5008	243,70 A	137,5 A	42,6 D	30,75 C	1,86	13,82 C	32,60 A	2006	DANAC 5008	235,09	138,61	40,07 D	39,50	2,22 ABC	14,83 A	32,30 B
	CHORO-1 (Test)	246,00 A	139,5 A	46,2 AB	36,33 A	1,73	14,37 AB	31,63 A		CHORO-1 (Test)	234,17	135,77	45,73 AB	41,58	2,11 BC	14,87 A	30,41 BC
	TUREN 2000 (Test)	238,11 AB	128,9 BC	47,1 A	34,58 A	1,75	13,86 BC	33,94 A		TUREN 2000 (Test)	234,60	130,63	45,91 AB	40,25	2,23 ABC	14,73 A	35,49 A
	Media	240,16 *	132,43 **	45,11 *	33,88 **	1,73 ns	13,99 **	31,7 **		Media	235,13 ns	137,4 ns	41,95 *	38,27 ns	2,20 *	13,92 **	30,94 *
	CV%	5,07	8,19	5,64	10,5	21,00	5,84	12,93		CV%	5,51	11,70	13,35	17,41	15,4	5,97	10,28
	Interacción LOC*VAR	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		Interacción LOC*VAR	*	ns	ns	ns	ns	ns	*

Medias en las columnas no conectadas con la misma letra son significativamente diferentes. ns, *, ** indican no significancia y significancia a un nivel del 0,05 y 0,01, respectivamente.

AP= Altura de planta, AM= Altura de mazorca, LESP= Longitud de la espiga, PESP= Peso de la espiga, ANGH= ángulo de la hoja, N°HIL por MAZ= número de hileras por mazorca, GR. HIL= número de granos por hileras

Cuadro 7. Comparación de medias mediante la prueba de Student's para las características morfológicas evaluadas en los híbridos en los año 2006 y 2007.

Año de evaluación 2006									Año de evaluación 2007								
Año de obtención	HIBRIDOS	AP (cm)	AM (cm)	LESP (cm)	PESP (g)	ANGH	N°HIL por MAZ	GR,HIL	Año de obtención	HIBRIDOS	AP (cm)	AM (cm)	LESP (cm)	PESP (g)	ANGH	N°HIL por MAZ	GR,HIL
	DK777(Test)	243,06 AB	118 C	49,21 A	27,83 DEF	1,83 AB	14,00 CD	34,77 AB		DK777(Test)	228 BCDE	116 BC	47,00 A	36,56	1,92 EF	13,85	33,29
	TOC550(Test)	225,56 D	112 C	44,59 BC	29, 50 BCDE	1,87 AB	14,51 B	32,23 C		TOC550(Test)	222DEF	113 CD	42,30 CD	36,89	2,19 BC	14,44	33,01
2005	DANAC022030	235,28 BCD	118 C	41,28 D	29, 92 BCD	1,73 BCD	14, 07 BCD	35,94 A	2005	DANAC022030	229 BCD	123 ABC	42,45 CD	37,22	2,38 AB	14,02	34,22
2002	DANAC3273	228,33 CD	117 C	44,85 BC	30,17 BC	1,91 AB	14,49 B	33,46 BC	2002	DANAC3273	234 ABC	116 BC	42,16 CD	36,61	2,00 DE	14,71	30,62
	HIMECA 4006(Test)	241,01 ABC	130 A	44,80 BC	34,85 A	1,59 CD	13,93 CD	34,29 AB		D2A-228 (Test)	221DEF	114 BCD	44,30 BC	37,17	1,98 DE	14,15	34,06
2003	DANACSD2004	248,89 A	127 AB	41,66 D	27, 75 EF	1,78 AB	15,03 A	34,33 AB	2003	DANACSD2004	217EF	116 BC	42,57 CD	37,28	2,22 ABC	14,76	32,85
2000	DANAC 2002	233,89 BCD	118 C	41,94 D	31,17 B	1,95 A	14,19 BC	33,16 BC	2000	DANAC 2002	231 ABCD	124 AB	45,29 AB	37,11	2,39 A	13,25	29,98
2001	DANAC 2562	228,33 CD	119 C	42,20 D	27,00 F	1,80 AB	14,13 BC	33,59 BC	2001	DANAC 2562	238 AB	132 A	42,38 CD	38	2,21 ABC	13,62	33,84
2001	P30R92(Test)	238,33 ABCD	134 A	42,13 D	30,92 BC	1,53 D	13,84 CD	34,61 AB	2001	P30R92(Test)	224CDEF	118 BC	41,79 D	37,56	1,97 DEF	13,99	34,89
1999	DANAC 2160	235,56 ABCD	120 BC	46,49 BC	28,83 CDEF	1,73 BCD	13,62 D	32,14 C	1999	DANAC 2160	241 A	133 A	43,28 BCD	39,44	2,11CD	13,89	33,24
1998	DANAC 3084	237,00 ABCD	128 AB	43,46 CD	30,33 BC	1,82 AB	13,94 CD	33,41 BC	1998	DANAC 3084	236 AB	134 A	42,23 CD	39,8	1,80 F	14,31	32,12
1992	DANAC 9006	243,89 AB	133 A	43,02 CD	30,25 BC	1,83 AB	14,31 BC	33,00 BC	1992	DANAC 9006	213 F	105 D	44,00 BCD	38,54	1,93 DEF	14,62	31,40
	Media	236,63*	122,69**	43,79**	29,77**	1,78 *	14,17**	33,74 *		Media	227,92**	120,89**	43,3**	37,67**	2,09**	14,13ns	32,76ns
	CV%	8,56	10,17	6,28	8,8	14,71	5,22	8,84		CV%	7,42	13,17	8,22	6,44	13,04	11,27	14,65
	Interacción LOC*VAR	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		Interacción LOC*VAR	*	*	ns	*	*	ns	ns

Medias en las columnas no conectadas con la misma letra son significativamente diferentes. ns, * , ** indican no significancia y significancia a un nivel del 0,05 y 0,01, respectivamente.

AP= Altura de planta, AM= Altura de mazorca, LESP= Longitud de la espiga, PESP=Peso de la espiga, ANGH= ángulo de la hoja, N°HIL por MAZ= numero de hileras por mazorca, GR. HIL= numero de granos por hileras

Estimación del progreso para características morfológicas y agronómicas en híbridos y variedades de maíz obtenidos por Fundación Danac desde 1986-2006

A continuación se explican las tendencias y/o variaciones que han sufrido las características tanto morfológicas como agronómicas estudiadas, con relación a los años de liberación de cada cultivar (variedades e híbridos), y como estas variaciones puedan estar asociadas a la mejora del rendimiento en grano, esto, a través de ecuaciones de regresión para estimar la magnitud de los cambios de cada característica.

Solo la característica de rendimiento y cobertura de mazorca en híbridos mostraron significancia del modelo, sin embargo, para el resto de las características muestra una tendencia de variación con relación al año de liberación.

Rendimiento en grano (t/ha). Las regresiones que muestran el comportamiento del rendimiento en grano, tanto para híbridos como para variedades ilustran una proyección lineal de aumento (Cuadro 8). Anualmente, la ganancia de rendimiento en híbridos estadísticamente significativa ha sido de 0,0561871 t/ha/año ($R^2=0,56$) y para las variedades, aun cuando el progreso no ha sido significativo, los resultados muestran una ganancia de 0,010735 t/ha/año ($R^2=0,13$).

Cuadro 8. Regresiones del rendimiento en grano (t/ha) de híbridos (A) y variedades (B) con relación al año de obtención.

A) Híbridos	
Modelo de predicción	
REND = -106.2079+ 0.0561871*AÑO	
Ajuste (R2)= 0.562707	
Significación del modelo	
Significativo 0.0199	
B) Variedades	
Modelo de predicción	
REND = -15.91132 + 0.010735*AÑO	
Ajuste (R2)= 0.132085	
Significación del modelo	
No significativo	

Estos resultados coinciden con estudios realizados en otros países entre los que destacan los realizados por Duvick, 1992, quien evaluó 41 híbridos comerciales y una variedad de polinización abierta en Estados Unidos liberados entre los años 1934 y 1989, todos adaptados a la región central del estado de Iowa. Los mismos fueron evaluados durante dos años en tres localidades por cada año y sembrados en tres densidades de siembra (baja, media y alta), encontrando un incremento en el rendimiento con un valor de 0,056 t/ha por año, equivalente a una ganancia anual del 56%. Este aumento en el rendimiento estuvo acompañado de un aumento a la resistencia de la pudrición del tallo, acame de tallo y raíz.

Más recientemente, Duvick (2005), señaló que en promedio, la ganancia de rendimiento en grano de híbridos de maíz en Estados Unidos, ha sido de 0,115 t/ha por año, durante los años 1934-2004. En este caso, la mejora genética ha sido responsable de un 50-60% del total de la ganancia y los cambios en las prácticas culturales (manejo) han sido responsables del resto. Este mismo autor señala, que numerosas estimaciones de ganancia genética de rendimiento en los híbridos de maíz han mostrado sin excepción, que la ganancia genética del rendimiento durante los 70 años fue positiva y lineal. Esto coincide con los resultados obtenidos en este estudio, el cual mostró un crecimiento positivo y significativo a lo largo de los años para el caso de los cultivares híbridos.

Cambios en otras características evaluadas han ayudado al aumento evidenciado del rendimiento en híbridos como son: un mejor aspecto de mazorca (Cuadro 9) el cual es evaluado según el tamaño, uniformidad y llenado de grano, también ha mejorado de manera significativa la cobertura mazorca (Cuadro 10) ya que los híbridos más recientes mostraron un buen comportamiento para esta característica, este cambio de manera directa favorece la disminución del número de mazorca podridas y por ende mayor rendimiento en grano.

En estados Unidos, los híbridos han cambiado significativamente en fenotipo, en tolerancia a estreses bióticos y abióticos y en genotipo, esto, medido por pedigrí y marcadores moleculares. Los cambios en fenotipo pueden indicar mejoras en la eficiencia en la producción de grano (por ejemplo, la espiga

pequeña puede relacionarse con mayor energía disponible para la producción de grano). Por otra parte, reportan que el rendimiento de los híbridos nuevos es mayor que los viejos, en gran parte, porque han mejorado su habilidad de soportar una mayor densidad de plantas (Duvick, 2005).

Duvick, (2005) señala, que la ganancia en rendimiento puede ser causada por cambios en prácticas culturales y por la contribución del mejoramiento genético de plantas. Los dos aspectos interactúan, la ganancia en rendimiento a partir de cambios en las prácticas culturales dependen de cambios en la mejora genética y viceversa. En Venezuela, las prácticas culturales prácticamente no han variado, por esto se puede asumir que la ganancia en rendimiento obtenida se refiere a la capacidad al mayor potencial de los híbridos más nuevo.

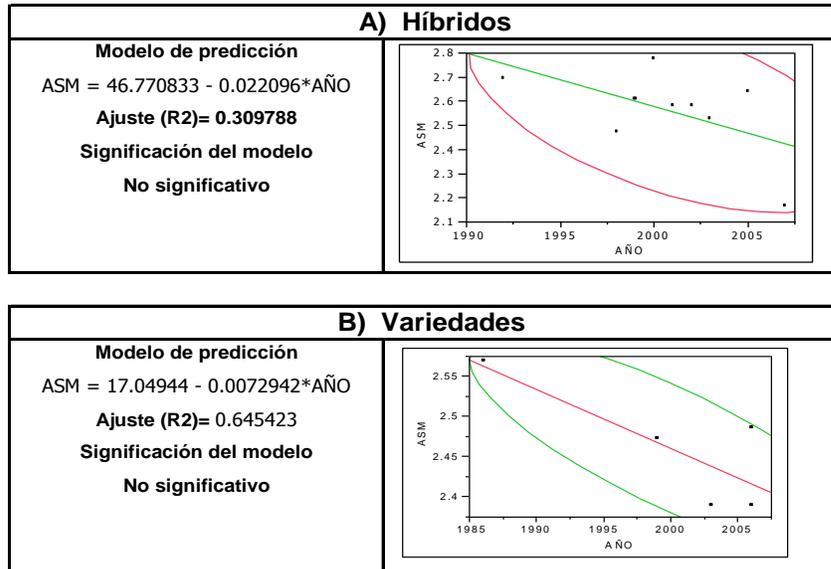
En los Estados Unidos, la aplicación de fertilizantes nitrogenados aumentó después de la segunda guerra mundial. Se aceleró notablemente a mediados de los años 60 (de aprox. 60 kg ha⁻¹ en 1964 a 140 kg ha⁻¹ en 1985), pero se estabilizó en la década de los 80 (Daberkow *et al.*, 2000). Es decir, el aumento de la eficiencia del uso de fertilizante ha sido un factor clave que ha impulsado el rendimiento. La densidad de siembra ha aumentado constantemente, durante los últimos 50 años, las ganancias en la densidad de plantas en la franja maicera de los Estados unidos ha sido cada vez mayor, las densidades en la actualidad suelen ser de alrededor de 80 mil plantas ha⁻¹ (Duvick, 1977, 1984, 1992).

En Venezuela, el maíz es el cultivo que mas fertilizante consume entre todos los rubros sembrados en el país (35%). Sin embargo, las cantidades de fertilizantes usados en el maíz en Venezuela a través de los años no han mostrado una correlación con la productividad, lo cual es indicativo de una baja eficiencia de uso de fertilizante aplicado. Los aumentos en la productividad observados de los años 1994 a 1997 se deben más al uso de híbridos de altos rendimientos que a una mejor respuesta a la fertilización. (Casanova, 2000).

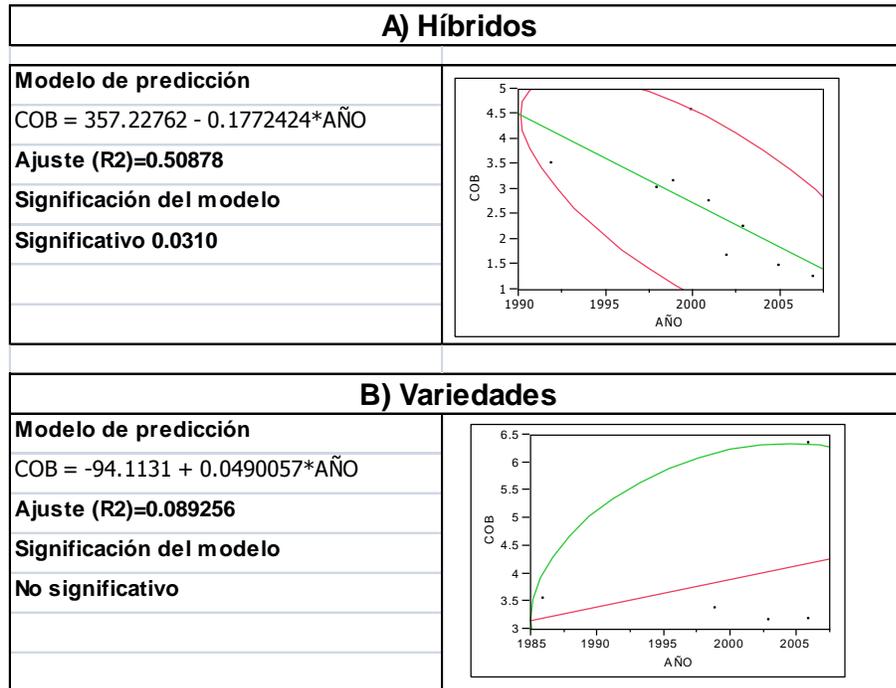
Tollenaar y Lee (2002), señalan que la selección para la tolerancia al estrés sería una adecuada estrategia para hacer progresos en el rendimiento en el grano de maíz. Por ejemplo, el mantenimiento del índice del área foliar verde (“stay green”) ha sido un atributo asociado con menores caídas en rendimiento ante situaciones de algún estrés tal como sequía (Bolaños y Edmeades, 1993).

Adicionalmente, Lafitte y Edmeades (1995) encontraron que híbridos seleccionados por tolerancia a sequía fueron también más tolerantes a un estrés de nitrógeno. Después del estrés hídrico, la deficiencia de N es el estrés más frecuente en el maíz y se traduce en una disminución del índice del área foliar, un anticipo de la senescencia posterior a la floración y, en consecuencia, una reducción en el número y peso de granos (Valentinuz *et al.*, 2003). En este estudio se evaluó la característica de “stay green” o permanencia en verde, pero ninguno de los cultivares presentó algún grado de “stay green” en la etapa de maduración fisiológica (momento adecuado para realizar la evaluación), por lo tanto, es evidente que no se ha realizado mejora en esta característica.

Cuadro 9. Regresiones del aspecto de la mazorca con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.

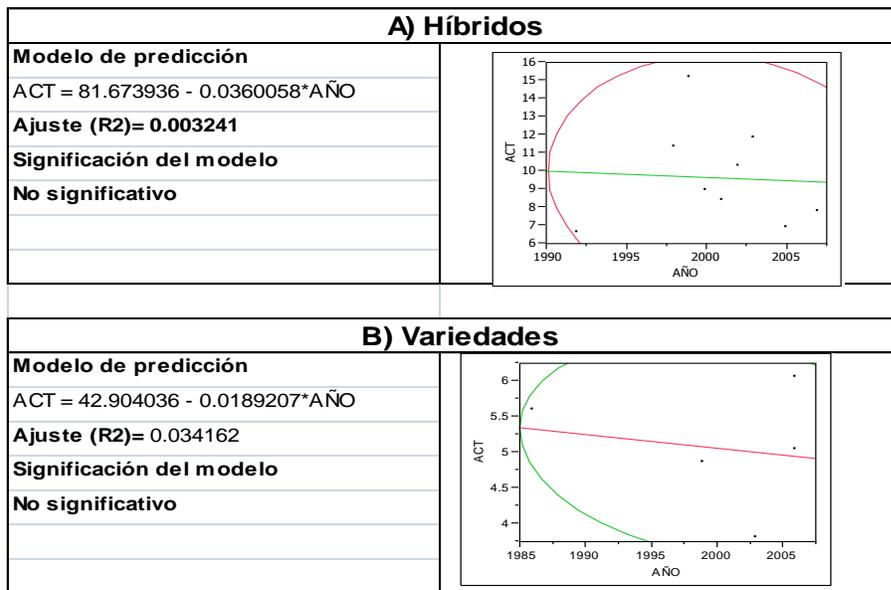


Cuadro 10. Regresiones de la cobertura de la mazorca con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.

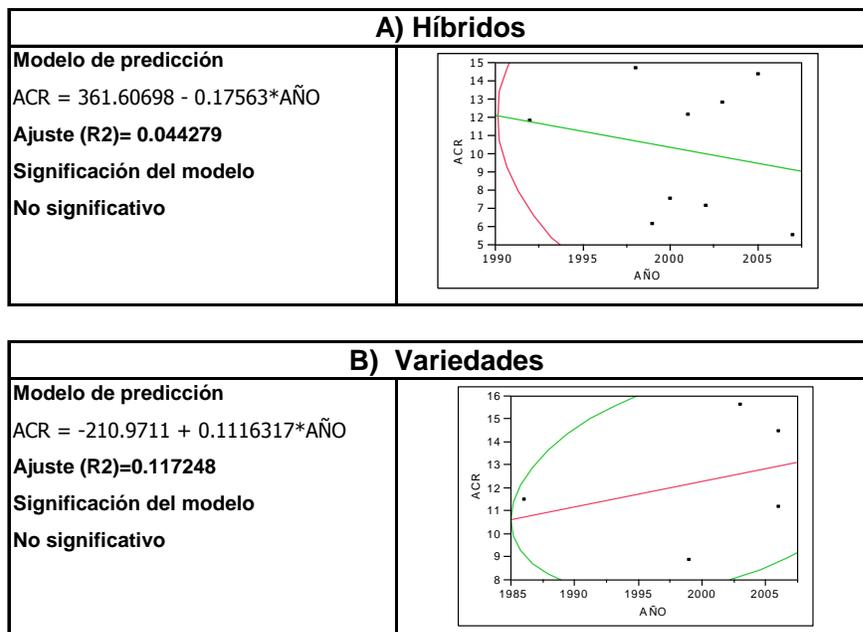


Acame de raíz y de tallo. Tanto en híbridos como en variedades son características que no han mostrado mejoría a través de los años (Cuadro 11 y 12); incluso en variedades, el acame de raíz ha mostrado tendencias al aumento. Estos resultados no concuerdan con los reportados por Duvick, 1977 en el cual señala la ganancia genética obtenida en el rendimiento de 19 híbridos comerciales liberados en Iowa en el período de 1939 y 1971. En dicho trabajo, la resistencia al acame de tallo, raíz y a las altas densidades de plantas fue asociada al mejoramiento del rendimiento de los híbridos más recientes debido a que mostraron mejoras significativas con el tiempo. Los resultados obtenidos son de gran importancia para los mejoradores, es un indicativo de la necesidad de hacer mayor énfasis para mejoramiento de estas características en el proceso de evaluación y selección de nuevos cultivares.

Cuadro 11. Regresiones del acame de tallo con relación al año de obtención en híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac



Cuadro 12. Regresiones del acame de raíz con relación al año de obtención en híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.



Ninguna de las características evaluadas en variedades muestran cambios significativos. Hay una tendencia favorable en el aspecto de la mazorca (Cuadro 13), pero para el resto de características no se observaron cambios. Estos resultados indican la necesidad de aplicar estrategias de mejoramiento que permitan mejorar estas características agronómicas relevantes para los agricultores.

Cuadro 13. Regresiones del número de mazorcas podridas con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.

A) Híbridos	
<p>Modelo de predicción $MP = 201.82339 - 0.099636 * \text{AÑO}$ Ajuste (R2)=0.178008 Significación del modelo No significativo</p>	
B) Variedades	
<p>Modelo de predicción $MP = 17.670662 - 0.007022 * \text{AÑO}$ Ajuste (R2)= 0.006067 Significación del modelo No significativo</p>	

El poco progreso demostrado por las variedades posiblemente se deba a que los mejoradores han mantenido una amplia variabilidad genética para características agronómicas importantes, lo que hace difícil el aumento de frecuencias favorables de los genes que determinan esas características. Por

otro lado, este resultado puede ser consecuencia del menor esfuerzo y recursos aplicados al programa de mejoramiento de poblaciones de las cuales se derivan las variedades, comparado con los recursos aplicados al mejoramiento de híbridos a través del tiempo.

En este estudio, las características morfológicas en variedades no han mostrado cambios significativos con el tiempo, a excepción del ángulo predominante de inserción de la lámina foliar en cual ha sido mayor en variedades más recientes (Cuadro 14). Esta característica es poco favorable pues está relacionada con una menor capacidad de penetración o intercepción de luz solar y por ende una menor incidencia de radiación solar absorbida por las hojas necesaria para los procesos fotosintéticos (Tollenar *et al.*, 2004). En ángulo de la inserción de las hojas en los híbridos evaluados no presentó cambios significativos relacionados con los años de liberación, sin embargo, muestra una tendencia (no significativa) a la disminución. Esta característica no ha sido objeto de selección intencional dentro del programa de mejoramiento genético de Fundación Danac, sin embargo, puede ser de importancia porque en la arquitectura de la planta, el ángulo de la hoja ha sido señalado como una característica que podría incrementar el potencial de rendimiento, debido a que mejora la eficiencia en el uso de la alta radiación solar. Un número de estudios soportan esta hipótesis, y ha sido asociada con un 4% de rendimiento promedio mayor en isolíneas en trigo (Innes and Blackwell, 1983, reportado por Reynolds *et al.*, 1999).

En el trópico, la producción del maíz depende principalmente de la cantidad de radiación interceptada por el cultivo. En un estudio de 41 diferentes siembras en Hawaii, E.E.U.U., la producción del grano estuvo relacionada

con la cantidad de radiación solar incidente durante los cuatro meses de duración del cultivo con un coeficiente de correlación de 0,785 (Jong *et al.*,1982, citado por Bolaños y Lafitee, 1988). En ese estudio, todos los componentes de producción fueron afectados por el nivel de radiación. En general a mayor radiación interceptada hay una mayor producción de materia seca y de grano.

Duvick y Cassman (1999) señalan, en datos provenientes de experimentos conducidos en Iowa desde 1991 a 1994, que se evidencia el cambio de ángulos de hojas, con tendencias hacia hojas más erectas híbridos de maíz y de una variedad de polinización abierta en relación a los años de liberación, correspondiendo con una mayor capacidad de producción.

Cuadro 14. Regresiones del ángulo de la hoja con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.

A) Híbridos	
<p>Modelo de predicción $ANGH = 15.15028 - 0.0065748 * AÑO$ Ajuste (R2)= 0.117537 Significación del modelo No significativo</p>	
B) Variedades	
<p>Modelo de predicción $ANGH = -16.55518 + 0.0092626 * AÑO$ Ajuste (R2)=0.725051 Significación del modelo Significativo</p>	

Posiblemente, con el estudio de un mayor número de variedades los ajustes de significancia del modelo de regresión tenderían a ser mayor, sin embargo, las tendencias mostradas por los cultivares reflejan los puntos críticos a tomar en cuenta por los mejoradores para las sucesivas selecciones.

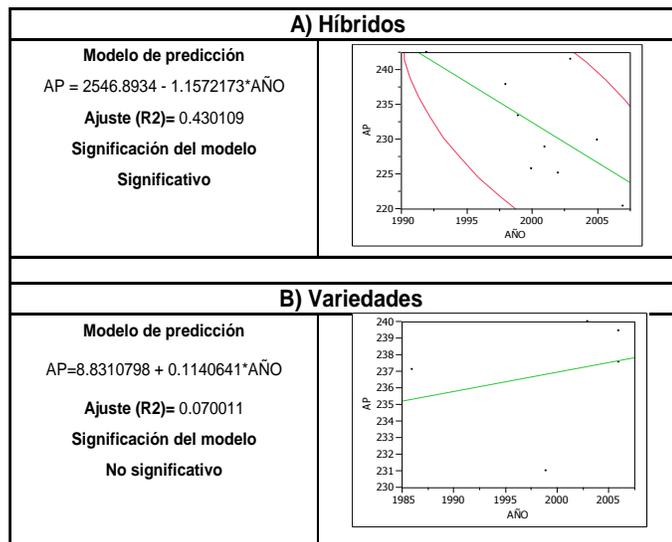
La altura de planta y de mazorca. En híbridos, mostraron una disminución significativa y altamente significativa con relación al año de liberación (Cuadro 15 y 16). En contraste, Rusell, 1985; Duvick *et al.*, 2004, señalaron una tendencia irregular en la reducción de la altura de planta y de mazorca (especialmente en la altura de la mazorca) pero la tendencias fueron débiles.

A través de los años, el programa de mejoramiento ha hecho énfasis en disminuir la altura de plantas, con el objetivo de reducir el acame y tener mayores niveles de productividad. Sin embargo, el incremento de la resistencia al acame en híbridos no ha sido significativo, aun cuando si se la logrado incrementar la productividad.

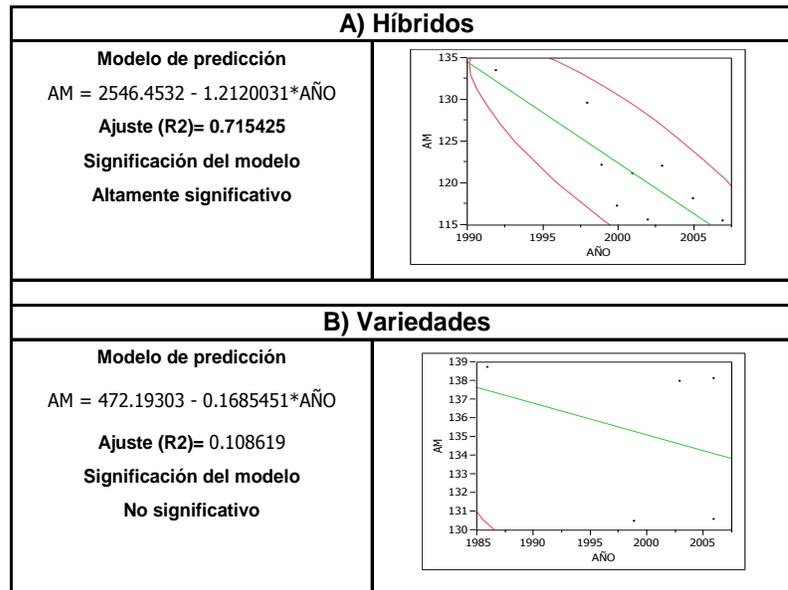
La importancia de la evaluación y comportamiento de estas características radica en que existen correlaciones positivas significativas que han sido reportadas por varios autores entre altura de la planta y el rendimiento de forraje, altura de planta y rendimiento de materia seca, y la altura de la planta y rendimiento de grano. La altura de la mazorca también está correlacionada con la altura de la planta. Depende de la variedad o el medio ambiente, pero es probable que sea la misma altura dentro de una población. Muchos factores ambientales y agronómicos (por ejemplo, densidad de siembra, fertilización, plagas y enfermedades) influyen en la expresión de estos

caracteres. Su expresión está controlada por muchos genes y por las interacciones entre estos genes. La heredabilidad de estas características es alta y muestra una variabilidad genotípica significativa y heterosis positiva, como se ha señalado en la literatura (Zsubori *et al.*,2002).

Cuadro 15. Regresiones de la altura de planta con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.



Cuadro 16. Regresiones de la altura de mazorcas con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) liberados por Fundación Danac.



En características de componentes de rendimiento como el número de hileras por mazorcas y el número de granos por hileras, no se evidenció cambios con el tiempo. Una tendencia de aumento más clara se muestra en el número de granos por hileras para híbridos, pero no fue significativo (Cuadro 17 y 18). Por tanto, el comportamiento de estas características es indicativo de su bajo aporte al aumento de los rendimientos en los materiales.

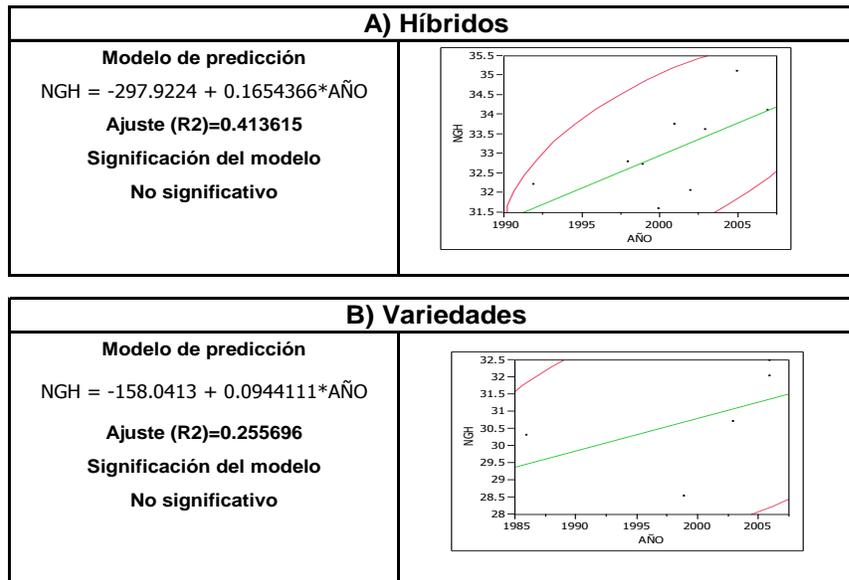
Diferentes autores señalan que en evaluaciones de híbridos de maíz, la característica peso de granos por mazorcas, generalmente tiende a

aumentar como resultado del proceso de mejoramiento, pero no así, el número de granos por mazorca (Russel., 1985; Duvick, 1997; Edmeades *et al.*, 2003; Barker *et al.*, 2005).

Cuadro 17. Regresiones del número de hileras por mazorcas con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.

A) Híbridos	
<p>Modelo de predicción</p> <p>$HILM = 11.658333 + 0.0012626 * AÑO$</p> <p>Ajuste (R2)=0.000189</p> <p>Significación del modelo</p> <p>No significativo</p>	
B) Variedades	
<p>Modelo de predicción</p> <p>$HILM = 1.4382934 + 0.006225 * AÑO$</p> <p>Ajuste (R2)=0.005582</p> <p>Significación del modelo</p> <p>No significativo</p>	

Cuadro 18. Regresiones del número de granos por hileras con relación al año de obtención de híbridos (A) y variedades (B) de Fundación Danac.



Para el resto de características morfológicas en híbridos al igual que las variedades no mostraron cambios significativos con relación a su año de liberación.

Estimación del progreso genético para características de calidad de grano en híbridos y variedades de Fundación Danac:

En los cuadros 19 y 20 se presentan los promedios de las variables consideradas en este estudio para el análisis de calidad de grano en híbridos y variedades para ambos años de evaluación.

En variedades, solo se encontró diferencias estadísticamente significativas entre los cultivares en la característica dureza de grano. Para ambos años, el rango de clasificación estuvo comprendido entre 2 y 3, definiendo los materiales como semiduro y semi dentado, los cuales los ubican dentro del rango de selección establecido por Fundación Danac. El mismo comportamiento fue mostrado por los híbridos en ambos años de evaluación (Cuadro 19).

Para la variable referida al porcentaje de endospermo, se encontró que el promedio general tanto de las variedades como de los híbridos fue mayor a 70% (Cuadro 19 y 20). Estos valores los ubican dentro valor deseado para la obtención de cultivares óptimos para el procesamiento industrial de harinas (porcentaje de endospermo $\geq 70\%$) (Robutti *et al.*, 2002).

Estos resultados son indicio del adecuado potencial para la molienda seca que presentan los materiales evaluados incluyendo los testigos. Este comportamiento era esperado, ya que la mayor parte de la producción del maíz en Venezuela es destinada a la molienda seca. La evaluación de las variables asociadas a la dureza permite predecir la aceptación industrial de los maíces que serán sometidos a una evaluación para la certificación oficial nacional. Por otra parte, esta respuesta puede ser atribuida a que estos cultivares liberados en cada época fueron suficientemente probados y cumplieron con las exigencias para su aceptación en la industria nacional, por tanto, se puede concluir que el programa de mejoramiento genético para esta característica ha sido exitoso. Al respecto, Fox y Manley (2009) señalan que gracias a que la dureza de grano está sujeta a un componente genético, es posible mejorarla vía mejoramiento genético, mediante la introducción de

líneas del tipo duro en el germoplasma conjuntamente con otras características deseables tales como alto rendimiento.

Los niveles de proteína presentaron promedios muy similares para los cultivares evaluados, incluyendo los testigos. Los promedios fueron de 9,8 y 10,4% en el año 2006 y 2007, respectivamente, y los híbridos de 9,4 y 9,7 % en el 2006 y 2007, respectivamente (Cuadro 19 y 20). Estos resultados concuerdan con los reportados por Jugenheimer (1990), donde valores de contenido de proteína de 579 híbridos diferentes en Illinois fluctuaron de 7,85 a 12,45%, con una media de 9,96%.

En las variedades, el contenido de proteína puede oscilar entre el 8 y 11% del peso del grano, y en su mayor parte se encuentra en el endospermo (FAO, 1993). Por lo tanto, los rangos obtenidos en este estudio se encuentran dentro de los valores normales para esta característica.

Los porcentajes de almidón presentaron promedios que oscilaron en variedades, de 68,8% en el año 2006 a 61,1% en el 2007. En híbridos, los promedios fueron 69,7% en el 2006 y 65,44% en el 2007 (Cuadro 19 y 20). En estudios llevados por Jiang *et al.* (2006), para determinar la distribución de los diferentes componentes del grano de maíz en híbridos comerciales de China, obtuvieron que el porcentaje de almidón presentó rangos de mínimo 62,25% y máximo 76,43% y en promedio 71,98%.

Las propiedades de los granos varían de acuerdo al cultivar, condiciones ambientales tales como el tipo de suelo, el agua, la fertilidad y el clima, así como el manejo durante y después de la cosecha (Watson, 1987). El ambiente en que se desarrolla el cultivo tiene un impacto importante en la calidad final del grano. Para los cultivos de cereales, el suelo, el perfil de nutrientes, la humedad disponible y las condiciones ambientales antes y durante el llenado del grano pueden influir en el contenido de almidón y proteínas. La proteínas y el almidón del maíz condicionan la dureza, y estos a su vez son influenciados por el medio ambiente del crecimiento del cultivo (Fox y Manley, 2009).

Cuadro 19. Valores promedio de características de calidad de grano en variedades de Fundación Danac evaluadas en los años 2006 y 2007.

Año de liberación	Variedades	Año de evaluación 2006				Año de evaluación 2007					
		DG	% ENDOS	% PROT	% ALM	DG	% ENDOS	% PROT	% ALM		
	CHORO-1 (Test)	2	BC	72,3	9,9	68,6	3	B	72,6	12,5	59,8
2000	TUREN 2000 (Test)	3	AB	73,7	10,1	73,2	3	AB	73,7	10,6	56,7
1988	FP-2B	2	BC	72,5	10,1	69,5	3	AB	72,7	9,8	63,9
1988	DANAC 5003	2	C	72,7	10,2	67,7	4	A	72,9	10,1	59,8
2001	DANAC 5006	3	A	73,9	9,2	70,2	2	C	74,3	9,7	62,5
2004	DANAC 5008	2	C	70,9	9,9	66,1	4	A	72,8	10,2	59,8
2006	DANAC 5013	2	BC	73,8	9,4	66,9	3	AB	73,9	10,1	65,2
	Media	2,4 **		72,85 ns	9,8 ns	68,8 ns	3 **		73,2 ns	10,4 ns	61,1 ns
	% CV	16		2,2	4,3	8,6	13		1,3	9,9	9,0

DG= dureza de grano, ENDOS= rendimiento de endospermo en grano en porcentaje, PROT=contenido de proteína en grano en porcentaje, ALM= contenido de almidón en grano en porcentaje. Letras diferentes indican diferencias significativas según prueba de mínima diferencia significativa ($P \leq 0,05$).

Cuadro 20. Valores promedio de características de calidad de grano en híbridos de Fundación Danac evaluadas en los años 2006 y 2007.

Año de liberación	Híbridos	Año de evaluación 2006				Año de evaluación 2007								
		DG	% ENDOS	% PROT	% ALM	DG	% ENDOS	% PROT	% ALM					
2002	DK777 (Test)	2	BC	73,0	B	9,8	AB	69,5	2	C	77,1	A	10,5	58,5
2003	TOC550 (Test)	2	CD	68,7	I	8,8	DE	68,6	3	AB	73,2	CDEF	9,6	69,1
2001	P30R92 (Test)	2	BC	73,5	A	9,4	BC	68,9	3	B	74,4	BCDE	8,7	59,7
1992	DANAC 9006	2	BC	70,7	F	9,8	AB	68,0	3	AB	74,5	BCD	10,1	68,9
2000	DANAC 2102	2	CD	71,9	D	10,0	A	72,4	3	A	72,9	CDEF	10,3	66,2
1999	DANAC 2160	2	D	72,2	C	9,2	CD	68,0	3	A	73,9	BCDEF	9,8	62,0
2001	DANAC 2562	2	CD	73,4	A	9,7	ABC	72,0	3	AB	75,4	AB	10,1	64,4
2002	DANAC 3273	2	BC	71,2	E	9,1	CD	74,8	3	B	72,3	EF	10,3	69,3
2003	DANAC SD2004	3	AB	70,0	G	9,2	CD	70,1	2	C	72,5	DEF	9,2	64,5
2005	DANAC 022030	3	A	70,1	G	8,3	E	67,9	3	C	71,8	F	8,8	69,0
1998	DANAC 3084	2	CD	72,9	B	9,8	AB	69,3	3	C	74,1	BCDE	9,9	64,5
	Media	2,4 **		71,43 **		9,4 **		69,7 ns	3 **		73,91 **		9,73 ns	65,44 ns
	% CV	20		0,2		3,8		8,4	16		1,7		16,9	11,3

DG= dureza de grano, ENDOS= rendimiento de endospermo en grano en porcentaje, PROT=contenido de proteína en grano en porcentaje, ALM= contenido de almidón en grano en porcentaje. Letras diferentes indican diferencias significativas según prueba de mínima diferencia significativa ($P \leq 0,05$).

Progresos del porcentaje de proteína y almidón en granos en relación a los años de obtención de híbridos y variedades de Fundación Danac.

En híbridos. El porcentaje de proteína disminuyó con relación a los años de liberación presentando un modelo de regresión significativa con un ajuste del $R^2 = 0,56$. La curva de regresión indica que en cada año se produjo una reducción de 0,016% de la concentración. Simultáneamente, una tendencia al aumento del porcentaje de almidón es presentado por los cultivares cada

año, con un modelo no significativo y un ajuste de $R^2 = 0,02$ (Cuadro 21). Estos resultados concuerdan con los reportados por Duvick y Cassman (1999), los cuales estudiaron las características asociadas al aumento del rendimiento durante 60 años, encontrando una disminución significativa del porcentaje de proteína y simultáneamente aumentos del contenido de almidón en relación al año de liberación en 19 híbridos de maíz y una variedad de polinización abierta, en estudio realizado en Iowa de 1991 a 1994 también coincide en que estos cambios no resultaron de los esfuerzos de selección directos por parte de los mejoradores.

En variedades. Estas características han tenido un comportamiento totalmente opuesto a los cultivares híbridos, sin significancia en los modelos de regresión el porcentaje de proteína ha mostrado una tendencia al aumento con un ajuste de $R^2 = 0,17$. Por otra parte, el almidón muestra una tendencia muy ligera a la disminución con un ajuste $R^2 = 0,07$ (Cuadro 22).

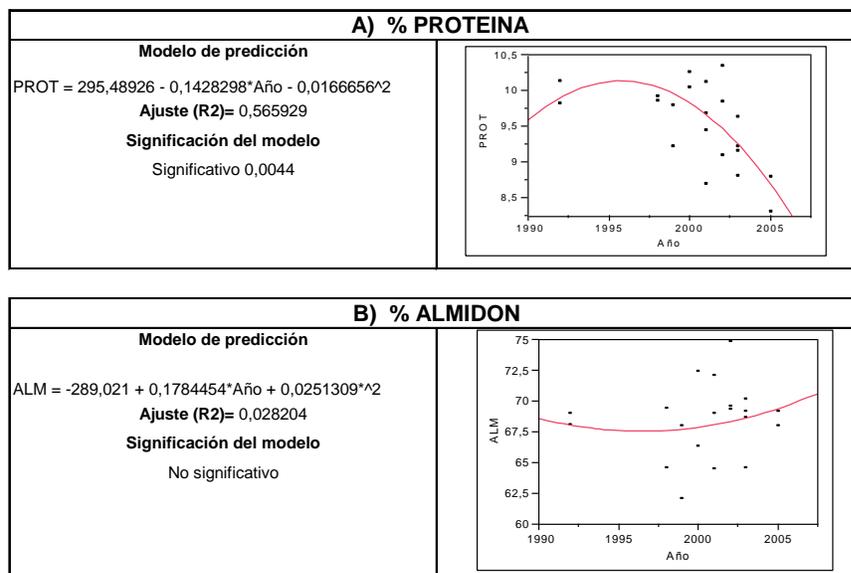
Aun cuando los niveles de proteína y almidón presentan tendencias de aumentos y disminución dependiendo de los cultivares (híbridos y variedades) estos valores se encuentran dentro del rangos normales conforme a las proporciones reportadas por otros autores (Jiang *et al.*, 2006; FAO, 2003).

Las reducciones significativas del porcentaje de proteínas en los híbridos no implicaría riesgo desde el punto de vista alimenticio del cultivo, esto principalmente porque el maíz en Venezuela, en comparación con otros cereales, es un alimento de alto valor energético y poco tenor de proteína, la

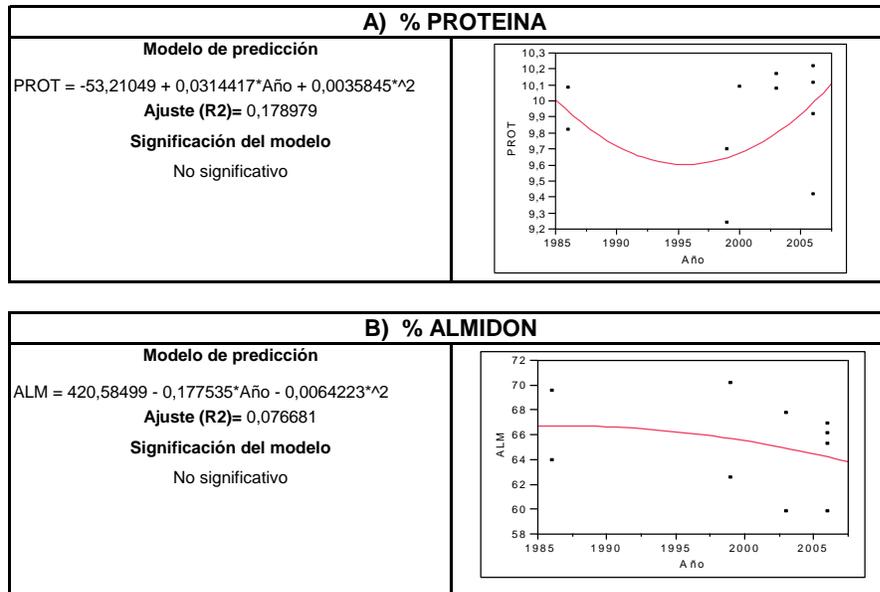
misma que al estar principalmente constituidas por zeína, es deficiente en los aminoácidos esenciales lisina y triptófano (Angeles, 1972; Villegas, 1972).

Desde el punto de vista genético, Dubley *et al.* (1977) informó sobre una correlación negativa entre los rendimientos del maíz y la concentración de proteína. En base a sus resultados, como estrategia de mejoramiento propusieron la selección para niveles intermedios de concentración de proteínas y altos rendimientos.

Cuadro 21. Progreso en el contenido de A) proteína y B) almidón en híbridos de maíz blanco obtenidos por Fundación Danac durante el período 1986-2006.



Cuadro 22. Progreso en el contenido de A) proteína y B) almidón en variedades de maíz blanco obtenidos por Fundación Danac durante el período 1986-2006



CAPITULO III

Estimación de la variabilidad genética molecular de híbridos y variedades de maíz blanco liberados por Fundación Danac mediante marcadores microsatélites.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la diversidad y las relaciones genéticas de germoplasma podría ser una valiosa ayuda en las estrategias de mejoramiento genético de los cultivos. Actualmente hay disponibles una serie de métodos útiles para el análisis de la diversidad genética de diferentes genotipos. Estos métodos se han basado en datos genealógicos, morfológicos, de comportamiento agronómico, bioquímicos y moleculares (basado en ADN) (Mohammadi y Prasanna, 2003).

La evaluación precisa de los niveles y patrones de diversidad genética puede ser muy valiosa en el mejoramiento de los cultivos para diversas aplicaciones incluyendo: i) Análisis de variabilidad genética (Smith, 1984; Cox *et al*, 1986), ii) La identificación de diversas combinaciones de padres para crear progenies segregantes con la máxima variabilidad genética (Barrett y Kidwell, 1998) y iii) Introducción de genes deseables de germoplasma diverso en la base genética disponible (Thompson *et al.*, 1998).

Para la explotación del máximo potencial genético en el desarrollo de híbridos de maíz se ha utilizado un limitado número de líneas elites, esta práctica, aumenta el riesgo de la disminución de la diversidad genética del maíz comercial en los campos de producción (Hallauer y Miranda, 1981).

Mientras tanto, han habido frecuentes advertencias acerca de la vulnerabilidad genética del maíz (Goodman, 1990), esto hace que los mejoradores se vean en la necesidad de mantener y de realizar una mejor gestión de los recursos genéticos (Goodman, 1994).

Una mejor comprensión sobre la diversidad genética ayuda a los mejoradores en la planificación de cruces para el desarrollo de híbridos, en la asignación de grupos heteróticos, y en la distinción de la constitución fenotípica y genética de los genotipos con el fin de proteger los derechos de propiedad intelectual del mejorador (Pejic *et al.*, 1998).

El uso de la tecnología de marcadores de ADN en los programas de mejoramiento genético ha progresado rápidamente durante la última década (Hoisington *et al.*, 1998). El descubrimiento y la utilización de marcadores moleculares basados en la diferenciación de ADN son una gran herramienta para conocer e identificar la variabilidad genética de diversas especies de cultivos.

Por otro lado, las nuevas exigencias y desafíos para incrementar el rendimiento de los cultivos han llevado a la generación de nuevas

herramientas genéticas que han reforzado la eficacia de la selección. Nuevas herramientas genéticas hacen uso de varias técnicas basadas en marcadores moleculares, lo que permite el establecimiento de mapas de ligamiento en plantas de cultivo (Kim *et al.*, 1996). Además, estos mapas de ligamiento permiten a los mejoradores identificar, caracterizar y usar la variabilidad genética en plantas de importancia económica (Brar y Khush, 1997; Briney *et al.*, 1998; Frova *et al.*, 1999).

Fundación Danac, durante dos décadas, utilizó principalmente fuentes de germoplasma ofrecida por el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), México.

Los mejoradores del CIMMYT crean germoplasma adecuado para una gran variedad de ambientes a nivel mundial donde se cultiva maíz, estos ambientes se diferencian en estaciones de temperaturas, altitud y otros aspectos que afectan la adaptación del cultivo. Para mejorar la eficiencia, CIMMYT desarrolló programas de investigación para cuatro megambientes principales: i) tropical de tierras bajas, ii) de altitud media, iii) subtropical y iv) altiplano (Xia *et al.*, 2004).

Tras el despliegue con éxito de cientos de variedades de polinización abierta en la década de 1970 y 1980, el programa de maíz del CIMMYT comenzó el desarrollo de híbridos de maíz para satisfacer las necesidades de los campos de los países en desarrollo (Xia *et al.*, 2004) y distribuyó un número importante de líneas mejoradas para cada uno de los ambientes, la mayoría

de estas líneas, identificadas con el código CML, se desarrollaron a partir de 60 poblaciones de amplia base genética.

El conocimiento de la diversidad genética entre líneas e híbridos es de suma importancia en el cultivo de maíz, para el desarrollo de nuevas líneas y para la asignación a los distintos grupos heteróticos. El presente capítulo describe el estudio de variabilidad genética en híbridos y variedades de maíz blanco liberados por Fundación Danac durante dos décadas mediante la aplicación de marcadores microsatélites.

MATERIALES Y MÉTODOS

Variabilidad molecular de híbridos y variedades de maíz mediante marcadores microsatélites.

Material vegetal. Se analizaron 11 cultivares de maíz liberados por Fundación Danac, seis de ellos híbridos y cinco variedades. Se sembraron 20 semillas de cada material en bandejas de aluminio con tierra esterilizadas, ubicadas en casa de vegetación, bajo condiciones controladas, en las instalaciones de Fundación Danac en San Javier, estado Yaracuy. Para la extracción del ADN se tomó muestras de tejido vegetal de plantas de 5-7 días después de germinadas y fueron llevadas al Laboratorio de Biología Molecular de Fundación Danac. La identificación de los híbridos se muestra en el cuadro 23 y el de las variedades en el cuadro 24.

Extracción de ADN, PCR y electroforesis. La extracción de ADN se realizó bajo el método descrito por Dellaporta *et al.* (1983). El ADN diluido fue utilizado para realizar reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Se utilizaron 43 marcadores distribuidos aleatoriamente en los 10 cromosomas del maíz (Sen *et al.*, 2009) para amplificar sectores específicos del genoma y detectar similitud entre los materiales evaluados en las regiones microsatélites. Estos iniciadores se seleccionaron a partir del trabajo realizado por Warburton *et al.*, (2002), bajo el criterio de mayor contenido de información polimórfica (PIC) (cuadro 25). Los productos amplificados del PCR fueron analizados en geles verticales de electroforesis con poliacrilamida al 6%, utilizando búfer 1X TBE. Las corridas se realizaron a

40w de electricidad. Para la resolución de las bandas se utilizó el método de tinción de plata (geles de poliacrilamida) usando el kit Promega (SILVER SEQUENCE™).

Análisis de datos. Los locis encontrados fueron registrados en una matriz binaria de datos como presentes (1) y ausentes (0). Las matrices de distancia genética entre poblaciones se estimó con base al índice de Nei's (1972), usadas para la obtención del dendrograma mediante el método "unweighted pairgroup using arithmetic averages" (UPGMA), usando el programa estadístico NTSY'S pc 2.1 (Rohlf, 2000). Para determinar la estabilidad del agrupamiento se empleó el método de remuestreo (*bootstrap*) de 1000 combinaciones, utilizando el software Free-Tree versión 0.9-1.50 (Pavlieek *et al.*, 1999). El contenido de información polimórfica (PIC) se usó para evaluar la capacidad discriminatoria de los loci, éste fue calculado usando la formula:

$$PIC = 1 - \sum_{i=1}^N P_i^2$$

Donde P_i : frecuencia alélica del i -ésimo alelo, y N : número de alelos observados

Cuadro 23. Identificación y origen de los híbridos evaluados mediante marcadores moleculares

Año liberación	Híbridos	Pedigree	Línea	Origen
1999	D-2562	(L20-2#1 x L25-1-#1) x 40101-4-1	L20-2#1	Tuxpeño PB-5
			L25-1-#1	La maq. Guarabao 79-3
			40101-4-1	
2003	D-2160	(L17-7#3x L15-2#10) x P21-104	L17-7#3	Suwan x la posta blanco
			L15-2#10	Poza Rica 7929- pob 29
			P21-104	Tuxpeño Pob. 21
1992	D-9006	OMONITA x FP-01B	OMONITA	Pob. 43 (Omonita 7643)
			FP-01B	pob. CIMMYT (flia medios Hermanos)
2004	SD-2004	(CML-144 x CML-159) x CML-176	CML-144	Pob. 62
			CML-159	Pob. 63
			CML-176	Pob. 63* pob.67
2002	D-2002	(L20-2#1x L25-1-#1) x L-15-2#10	L20-2-#-1	Tuxpeño PB-5
			L25-1-#-1	La maq. Guarabao 79-3
			L15-2-#-10	Poza Rica 7929- pob 29
2001	D-3273	(81202-9-13 x 80702-1-1-1) x (82201-22-11 x 82201-25-1-1)	81202-9-1-3	Palmira 8643 pob. 43
			80702-1-1-1	CU88 (HB85)
			82201-22-1-1	Chitedze 8625
			82201-25-1-1	Chitedze 8625

Cuadro 24. Identificación y origen de las variedades evaluadas mediante marcadores moleculares

Año liberación	Variedad	Descripción y germplasma origen		Fuentes
2006	D-5013	10 mejores familias S1 del segundo ciclo de selección recurrente de la población FD-01B-G	Compuesta por las poblaciones: Santa Ana, CIMCALI93 SA6, FPX01BFMHC3, FPX03BFMHC4, TUX SEQUIA C8, TIWF DMR y FPX02BPSMC5; y las líneas elites: L25HC, L20HC, L15-2#10, F20, F04, D07-7, D-25, 40101-4-1, L17-7#3, P21-104, 80802-2 y 80502-14.	<p>1.- Población Tuxpeño Sequía: Del Centro Internacional de Mejoramiento del Maíz y el Trigo (CIMMYT) en su ciclo 8.</p> <p>2.- Variedad Santa Ana: Obtenida en CIAE-Portuguesa y desarrollada para la tolerancia al déficit de oxígeno en el suelo. Originalmente de la Población 43 (La Posta) del CIMMYT</p> <p>3.- Variedad CIMCALI 93-SA6: Se formó recombinando seis familias S1 de la población SA6 en su tercer ciclo. SA6 (tolerancia a suelos ácidos) es una población mejorada por CIMMYT-Colombia.</p> <p>4.-TIWF-DMR: Es la población del CIMMYT Tropical Intermedial White Flint con tolerancia a falsa punta loca causada por el hongo <i>Perosclerospora sorghi</i>.</p> <p>5.- FPX-2B prolífica ciclo 5: Población de Fundación Danac</p> <p>6.- FPX-01B ciclo 3: Población de Fundación Danac</p> <p>7.- FPX-03B ciclo 4. Población de Fundación Danac</p>
2006	D-5008	10 mejores familias S1 del primer ciclo de selección recurrente de la población FD-01B-P	Compuesta por las poblaciones: Santa Ana, CIMCALI93SA6, FPX01BFMHC3, FPX03BFMHC4, TUXPEÑO SEQUIA C8, TIWF DMR y FPX02BPSMC5; y las líneas elites: L25HC, L20HC, L15-2#10, F20, F04, D07-7, D-25, 40101-4-1, L17-7#3, P21-104, 80802-2 y 80502-14.	<p>1.- Población Tuxpeño Sequía: Del Centro Internacional de Mejoramiento del Maíz y el Trigo (CIMMYT) en su ciclo 8.</p> <p>2.- Variedad Santa Ana: Obtenida en CIAE-Portuguesa y desarrollada para la tolerancia al déficit de oxígeno en el suelo. Originalmente de la Población 43 (La Posta) del CIMMYT</p> <p>3.- Variedad CIMCALI 93-SA6: Se formó recombinando seis familias S1 de la población SA6 en su tercer ciclo. SA6 (tolerancia a suelos ácidos) es una población mejorada por CIMMYT-Colombia.</p> <p>4.-TIWF-DMR: Es la población del CIMMYT Tropical Intermedial White Flint con tolerancia a falsa punta loca causada por el hongo <i>Perosclerospora sorghi</i>.</p> <p>5.- FPX-2B prolífica ciclo 5: Población de Fundación Danac</p> <p>6.- FPX-01B ciclo 3: Población de Fundación Danac</p> <p>7.- FPX-03B ciclo 4. Población de Fundación Danac</p>
2003	D-5003	12 mejores familias de medios hermanos del ciclo 3 de la población FPX-03B	Selección blanca de la combinación de las variedades: Tuxpeño crema PB, Blanco DMR, La Máquina 7422, Omonita 7643, La Máquina Guarabao 79, Poza Rica 7929 y Across 7824.	
1999	D-5006	Selección prolífica proveniente de una introducción del CIMMYT. De grano blanco semiduro.	Selección de plantas prolíficas de SPLC8F1	
1986	FP-2B	Variedad proveniente de la recombinación de la 10 mejores FMH del ciclo 1 de la población FPX02B	Selección blanca de la combinación de las variedades: Across 7822, Across 7824, Across 7835, Amarillo Cristalino (Pob. 27), Amarillo DMR, Antigua - República Dominicana (Pob. 35), Blanco DMR, Bogor DMR, Cali 7823, CENIAP DMR, Compuesto blanco amarillo DMR, Compuesto Duro 77, Compuesto República, Compuesto semi dentado 71, Cotaxtla, Cupúrico x Flint, ETO Blanco (Pob. 32), Eva DMR II, Guanacaste 7928, Jutiapa 7930, La Máquina 7422, La Máquina EPA 81, La Máquina Guarabao 79, Mezcla Amarilla (Pob. 26), Nariño 330, Omonita 7643, Pirsabak 7930, Poza Rica 7822, Poza Rica 7925, Poza Rica 7926, Poza Rica 7928, Poza Rica 7929, San Andrés 7632, San Andrés 7925, Suwan 1 CEC 79, TIWF (Pool 19), Tocumen 7931, Tuxpeño crema PB, Tuxpeño-1 (Pob21), TEYD (Pool 18) y VS 523 A	

Cuadro 25. Marcadores SSR polimórficos utilizados en el análisis de variabilidad molecular de híbridos y variedades de maíz blanco liberados por Fundación Danac.

Item	Marcador	Forward	Reverse	Cromosomas
1	nc130	GCACATGAAGATCCTGCTGA	TGTGGATGACGGTGATGC	5
2	nc133	AATCAAACACACACCTTGCG	GCAAGGGAATAAGGTGACGA	2,05
3	phi011	TGTTGCTCGGTCACCATACC	GCACACACACAGGACGACAGT	1,09
4	phi034	TAGCGACAGGATGGCCTTTCT	GGGGAGCACGCCCTTCTTCT	7,02
5	phi041	TTGGCTCCCAGCGCCGCAA	GATCCAGAGCGATTTGACGGCA	10
6	phi053	CTGCCCTCTCAGATTCAGAGATTGAC	AACCCAACGTACTCCGGCAG	3,05
7	phi056	ACTTGCTTGCCCTGCCGTTAC	CGCACACCACTTCCCAGAA	1,01
8	phi059	AAGCTAATTAAGGCCGGTCATCCC	TCCGTGTACTCGGCGGACTC	10,02
9	phi070	GCTGAGCGATCAGTTCATCCAG	CCATGGCAGGGTCTCTCAAG	6,07
10	phi072	ACCGTGCATGATTAATTTCTCCAGCCTT	GACAGCGCGCAAATGGATTGAACT	4,01
11	phi076	TTCTTCCGCGGCTTCAATTTGACC	GCATCAGGACCCGACAGATC	4,11
12	phi084	AGAAGGAATCCGATCCATCCAAGC	CACCCGTACTTGAGGAAAACCC	10,04
13	phi087	GAGAGGAGGTGTTGTTTGACACAC	ACAACCGGACAAGTCAGCAGATTG	5,06
14	phi089	GAATTGGGAACAGACCACCCAA	ATTTCCATGGACCATGCCTCGTG	6,08
15	phi109188	AAGCTCAGAAGCCGGAGC	GGTCATCAAGCTCTCTGATCG	5
16	phi109275	CGGTTTCATGCTAGCTCTGC	GTTGTGGCTGTGGTGGT	1
17	phi109642	CTCTCTTTCTTCCGACTTTCC	GAGCGAGCGAGAGAGATCG	2
18	phi123	GGAGACGAGGTGCTACTTCTTCAA	TGTGGCTGAGGCTAGGAATCTC	6,07
19	phi227562	TGATAAAGCTCAGCCACAAGG	ATCTCGGCTACGGCCAGA	1,12
20	phi233376	CCGGCAGTCGATTACTCC	CGAGACCAAGAGAACCCTCA	8,03
21	phi328175	GGGAAGTGCTCCTTGCCAG	CGGTAGGTGAACGCGGTA	7,04
22	phi331888	TTGCGCAAGTTTGTAGCTG	ACTGAACCGCATGCCAAC	5,04
23	phi420701	GATGTTTTCAAACCACCCAGA	ATGGCACGAATAGCAACAGG	8
24	phi423796	CACTACTCGATCTGAACCACCA	CGCTCTGTGAATTTGCTAGCTC	6,02
25	phi452693	CAAGTGCTCCGAGATCTTCCA	CGCGAACATATTCAGAAGTTTG	6,06
26	phi453121	ACCTTGCCCTGTCTTCTTTCT	CAAGCAAGACTTTTGATCAGCC	3
27	phi96100	AGGAGGACCCCAACTCCTG	TTGCACGAGCCATCGTAT	2
28	umc1061	AGCAGGAGTACCCATGAAAGTCC	TATCACAGCACGAAGCGATAGATG	10,06
29	umc1143	GACACTAGCAATGTTCAAACCCC	CGTGGTGGGATGCTATCCTTT	6
30	umc1152	CCGAAGATAACCAACAATAATAGTAGG	ACTGTACGCCTCCCTTCTC	10,01
31	umc1153	CAGCATCTATAGCTTGCTTGCAAT	TGGGTTTTGTTTGTGTTTGTGTTG	5,09
32	umc1161	GGTACCGCTACTGCTTGTTACTGC	GCTCGCTGTTGGTAGCAAGTTTTA	8,06
33	umc1399	GCTCTATGTTATTCTCAATCGGC	GGTCCGTCGGTACTCTGCTCTA	3,07
34	umc1555	ATAAACGAACGACTCTCTACCG	ATATGCTGACGAGCTTCGACACC	2,02

Cromosoma/ Indica la localización relativa de los marcadores en los cromosomas

PIC/ es el contenido de información polimórfica

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el estudio de diversidad genética en híbridos se obtuvo que de los 32 pares de iniciadores amplificados, solo uno fue monomórfico (phi 056), por lo que se continuó la discriminación molecular con los 31 marcadores que mostraron diferencias en los alelos. Los SSR polimórficos amplificaron un total de 76 alelos, con un promedio de 2,45 alelo por locus, siendo el mínimo de dos alelos y un máximo de cuatro alelos (phi328175, phi420701 y umc1515). El contenido de información polimórfica (PIC) varió de 0,28 (phi053, phi059, phi076, phi087, umc1061, umc1161y umc1399) a 0,81 (phi420701) con promedio de 0,47.

En variedades, el estudio de diversidad genética reveló que de los 30 pares iniciadores amplificados solo 16 mostraron diferencias en los alelos. Los SSR polimórficos amplificaron un total de 61 alelos. El número de fragmentos por marcador estuvo en un rango de uno a cuatro alelos (phi109188), con una media de 2,56 por marcador. El PIC de los marcadores estuvo en un rango de 0,24 (umc1061) a 0,82 (phi109188) con un promedio de 0,52.

El número de alelos obtenidos en nuestro estudio, tanto en híbridos como en variedades, fue mayor al obtenido por Bonamico *et al.* (2004), en los cuales analizaron 19 híbridos de maíz con 17 marcadores SSR consiguiendo un total de 67 bandas polimórficas con un promedio de 3,6 por marcador, logrando clasificar los híbridos según la procedencia de los mismos.

Sin embargo, el número de bandas promedio por marcador fue menor al detectado por Lu y Bernardo (2001) y Warburton *et al.* (2002), quienes observaron 4,9 bandas por marcador cuando trabajaron con una mayor cantidad de marcadores (83 y 85 marcadores SSR) y analizaron una mayor cantidad de líneas endocriadas (40 y 57 líneas de maíz), respectivamente.

El mayor tamaño de muestra utilizado por otros autores podría explicar parcialmente la mayor variabilidad detectada en sus estudios; por otro lado, el bajo número de marcadores con poder discriminantes y la posible relación genética entre algunos materiales podría estar determinando la baja diversidad encontrada. A estas mismas conclusiones llegaron Dhliwayo *et al.* (2009) los cuales estudiaron la diversidad genética entre 20 líneas elites provenientes del CIMMYT e IITA, encontrando con 62 marcadores amplificados un total de 209 alelos con un promedio de 3,4 alelos por locus y con valores de PIC que variaron de 0,0 a 0,77, con una media de 0,43. Liu *et al.* (2003) utilizaron cientos de líneas templadas, subtropicales y tropicales que provienen de diferentes programas de mejoramiento cuyos genomas fueron explorados con 94 marcadores microsatélites identificando un total de 2039 alelos con un promedio de 21,7 alelos por locus. Todo esto puede explicar la mayor cantidad de alelos por locus reportados por los mencionados autores.

Se compararon algunos valores obtenidos del contenido de información polimórfica (PIC) con los publicados por otros autores (Cuadro 26). Warburton *et al.*, 2002 estudiaron líneas de maíz con una diversidad genética muy amplia, obteniendo así valores algo superiores. Estos valores también

fueron menores a los reportados para líneas tropicales por Betrán *et al.*, 2003 en 17 líneas; Xia *et al.*, 2004; y en líneas templadas endogámicas por Senior *et al.*, 1998 y Barata y Carena, 2006.

Cuadro 26. Comparaciones entre valores de contenido de información polimórfica obtenidos en el presente estudio en híbridos y variedades con los obtenidos por Warburton et al., 2002.

Autores		Obtenidos en Híbridos Perdomo, R.		Obtenidos en Variedades Perdomo, R.		Warburton et al., 2002 Líneas
Primer	Cromosoma	PCI	Alelos detectados	PCI	Alelos detectados	PCI
nc130	5,00	0,50	2	0,58	3	0,58
nc133	2,1	0,38	2	-	-	0,47
phi011	1,1	0,38	2	-	-	0,59
phi034	7,0	0,44	2	-	-	0,84
phi041	10,0	0,44	2	0,64	3	0,40
phi053	3,1	0,28	2	-	-	0,70
phi056	1,0	-	-	0,34	2	0,73
phi059	10,2	0,28	2	-	-	0,64
phi070	6,1	0,49	2	-	-	0,49
phi072	4,0	0,44	2	-	-	0,59
phi076	4,1	0,28	2	0,58	3	0,65
phi084	10,0	-	-	0,41	2	0,52
phi087	5,1	0,28	2	0,62	3	0,69
phi089	6,1	0,50	2	-	-	0,48
phi109188	5,0	0,61	3	0,82	4	0,71
phi109275	1,0	0,50	3	0,64	3	0,65
phi109642	2,0	0,44	2	-	-	0,54
phi123	6,1	0,50	2	-	-	0,45
phi227562	1,1	-	-	0,34	2	0,79
phi233376	8,0	0,61	3	-	-	0,58
phi328175	7,0	0,67	4	-	-	0,67
phi331888	5,0	-	-	0,65	3	0,53
phi420701	8,0	0,81	4	-	-	0,56
phi423796	6,0	0,44	2	0,46	2	0,32
phi452693	6,1	0,50	3	-	-	0,57
phi453121	3,0	0,50	3	-	-	0,69
phi96100	2,0	0,61	3	-	-	0,75
umc1061	10,1	0,28	2	0,24	2	0,62
umc1143	6,0	0,50	2	0,46	1	0,62
umc1152	10,1	0,65	3	0,57	3	0,74
umc1153	5,1	0,57	3	0,64	3	0,72
umc1161	8,1	0,28	2	-	-	0,30
umc1399	3,1	0,28	2	-	-	0,62
umc1555	2,0	0,72	4	0,34	2	0,76
zct118	5,1	0,49	2	-	-	0,76
Promedio		0,47	2,45	0,52	2,53	

En híbridos, la distancia genética de Nei's calculada sobre la frecuencia de los alelos creó el dendrograma presentado en la Figura 1, por el método de agrupación de UPGMA. El grupo I incluyen los híbridos SD-2004, D-2002 y D-2160, el grupo II conformado únicamente por el híbrido D-9006 y el grupo III incluye los híbridos D-2562 y D-3273. Estos resultados revelan poca concordancia con los datos originales de pedigrí (Cuadro 23). Cuando se estudia el agrupamiento y se relaciona con los años de liberación de los híbridos estudiados, se encontró que el grupo I está conformado por los híbridos más nuevos, el grupo II lo conforma el híbrido más antiguo (D-9006).

Los híbridos que presentaron similitud genética para los alelos estudiados fueron D-2002 y D-2160. Se maneja muy poca información sobre los orígenes de las líneas paternas y por tanto no es posible discernir la relación entre los materiales.

En variedades, el dendrograma generado mediante el cálculo de la distancia genética de Nei's se muestra en la Figura 2. Las variedades presentaron un rango de asociación, expresado una menor distancia genética entre 0,03 y 0,13, comparada con la presentada por los híbridos (0,40 y 0,91). Esta agrupación revela una baja distancia genética entre variedades la cual puede atribuirse a la similitud de origen de los materiales.

El germoplasma utilizado por los programas nacionales para la formación de híbridos y variedades ha tenido una marcada influencia del germoplasma del CIMMYT. San Vicente (2000), reportó que cerca de un 70% de los materiales liberados por el programa nacional de Venezuela contienen algún germoplasma de CIMMYT.

Desde sus inicios el programa de mejoramiento genético de Fundación Danac se ha centrado en la extracción y verificación de diferentes fuentes de germoplasma de maíz. Desde 1982, los mejoradores comenzaron a utilizar germoplasma del CIMMYT para crear variedades de polinización abierta, así como líneas como parentales de híbridos.

En su mayoría, el germoplasma introducido del CIMMYT fue sintetizado para ambientes tropicales, que por lo general son de una amplia base genética al compararlos con maíces templados. Los materiales utilizados en el presente estudio no cuentan con una clara descripción de las poblaciones de origen lo que dificulta la identificación de materiales emparentados o relacionados dentro de los grupos.

La información del pedigrí se ha utilizado tradicionalmente para inferir las relaciones entre las líneas y las poblaciones de muchas especies, como el maíz (Duvick, 1984; Smith, 1988; Smith, 1997). Sin embargo, en este estudio, debido al origen mixto de las líneas parentales que conforman las poblaciones e híbridos, la información de pedigrí no es suficiente para entender las relaciones genéticas entre los cultivares.

Sin embargo, en híbridos se muestra un mayor esfuerzo por parte los mejoradores en la creación de nuevas combinaciones de genes. En variedades la baja diversidad genética puede atribuirse a la similitud de las fuentes de origen, como se menciona anteriormente. Los mejoradores en

este particular han sido laxos en la incorporación de nuevas fuentes de variabilidad que sumen nuevos alelos de interés, es necesario estrictas selecciones de familias que conformen las futuras variedades, incorporación de nuevas fuentes de germoplasma e identificación de asociaciones de alelos que proporcionen genotipos con un mayor potencial de rendimiento y con una amplia adaptación en los ambientes agrícolas

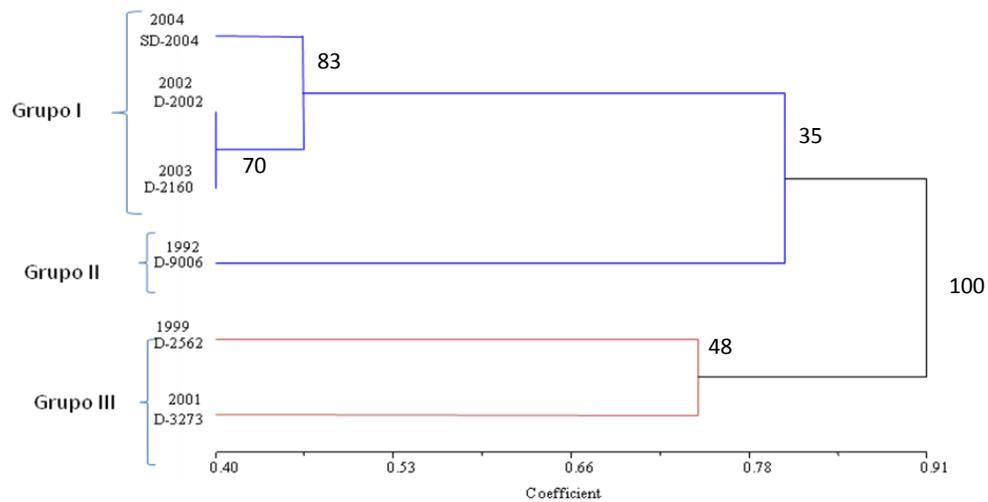


Figura 1. Dendrograma obtenido mediante el logaritmo UPGMA de los coeficientes de distancia genética de Nei's (1972) con datos de 31 marcadores SSR en los seis híbridos de maíz.

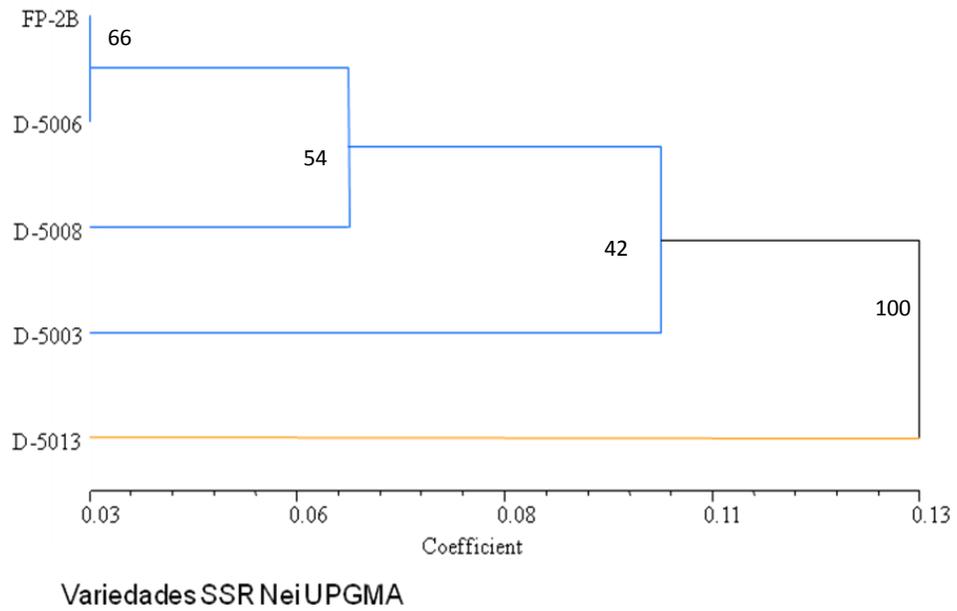


Figura 2. Dendrograma obtenido mediante el logaritmo UPGMA de los coeficientes de distancia genética de Nei's (1972) con datos de 16 marcadores SSR en cinco variedades de maíz.

CAPITULO IV

DISCUSIÓN GENERAL

Analizando los resultados obtenidos en esta investigación encontramos:

1. Que el incremento del rendimiento de los híbridos a través de los años demuestra la capacidad de los híbridos más nuevos de producir más, así como la efectividad del mejoramiento para esta característica. La mayor ganancia en rendimiento en híbridos sobre las variedades puede ser atribuida al fenómeno de heterosis, sin embargo, otros factores pueden haber influido como por ejemplo, una mejor respuesta a estreses bióticos y abióticos que no fueron evaluados en esta investigación. Otra posible causa es el mayor esfuerzo del programa en el mejoramiento de híbridos en cuanto a presión de selección, precisión en la evaluación fenotípica y mayor inversión de recursos económicos. Esto se debe a la mayor inversión de recursos en el mejoramiento de híbridos competitivos para el mercado, debido al predominio del uso de semilla híbrida en Venezuela.

Por otro lado, cuando se estudia el nivel del rendimiento del germoplasma utilizado por el programa de mejoramiento, se encuentra que, a pesar que el programa para la obtención de variedades ha implicado la selección por estabilidad, resistencia a las plagas y enfermedades, las exigencias en criterio de selección para rendimiento en el programa de híbridos y sus líneas parentales son mayores. Como lo señala Coors (1999), los programas de híbridos de mayor éxito utilizan para la selección un gran número de ensayos experimentales en ambientes contrastantes y bajo diferentes estreses. Los programas de selección recurrente para la obtención de variedades no suelen utilizar selección en ambientes bajo condiciones de estrés, por tanto este factor podría representar en gran medida las diferencias entre la respuesta de selección recurrente y la del programa de híbridos.

En ausencias de estas diferencias en la selección entre los programas es probable, que el progreso obtenido en ambos hubiese sido similar. Respecto a esto, Coors (1999) en un análisis realizado sobre el desarrollo de híbridos versus selección recurrente señala, que los métodos de selección recurrente intrapoblacional basados solamente en varianza genética aditiva han tenido éxito en el aumento del rendimiento en maíz, incluso, si se practica la selección recurrente con las mismas intensidades que los programas de híbridos las respuestas anuales serian considerablemente mayor. Sin embargo, los mejoradores han sido capaces de utilizar eficientemente la dominancia genética y la selección por aptitud combinatoria para el incremento de la tasa anual superando la media obtenida por la mejora intrapoblacional, pero los desafíos enfrentados son bastantes diferentes.

Si bien es cierto, que lo híbridos han mostrado un aumento sostenido de la producción por año, los rendimientos obtenidos por los cultivares de Fundación Danac fueron inferiores que el mejor testigo comercial (DK-777), el cual se caracterizó además por poseer una mayor tolerancia al acame y cierto grado de staygreen. Una estrategia eficaz de selección de híbridos superiores implica considerar una serie de características importantes para el rendimiento. Según resultados de esta investigación, características como acame de raíz y tallo y el número de mazorcas podridas merecen mayores esfuerzos para la selección de cultivares.

2. Un buen comportamiento en características como una mejor cobertura de mazorca, han acompañado la ganancia en rendimiento de los híbridos. Para los productores, esta característica es importante, pues constantemente experimentan perdidas por daño de pájaros y mayor índice de mazorcas podridas. La altura de planta y de mazorca disminuyeron significativamente, el comportamiento de estas características ha sido gracias al énfasis intencional del programa. En híbridos, el porcentaje de proteína disminuyó

significativamente y simultáneamente, una tendencia al aumento del porcentaje de almidón fue evidenciado. Para el programa de mejoramiento de Fundación Danac, estas características nunca han sido motivo de selección. Este comportamiento fue reportado y asociado con el aumento del rendimiento durante 60 años en los EEUU (Duvick y Cassman, 1999).

Otras características y factores especiales no pudieron ser medidos en esta investigación y deben ser consideradas en la selección de nuevos cultivares para tener impacto importante en el rendimiento. Por ejemplo, el vigor de las plántulas puede tener efecto sobre el establecimiento del cultivo en situaciones de estrés; la capacidad de permanecer verde o staygreen, que le confiere a la planta la capacidad de conservar el color de la hoja pasada la madurez fisiológica, esta característica parece mejorar la sanidad de las plantas y aumentar el peso seco del grano. Aumentar el rango del potencial del rendimiento a través de la selección en ambientes contrastantes y bajo diferentes niveles de estrés como bajas tasas de fertilización y humedad, alta densidad de plantas.

Estudios comparativos de híbridos y variedades de polinización abierta han documentado las ganancias genéticas del rendimiento y las características morfológicas y fisiológicas que han acompañado estas tendencias durante un período de hasta 60 años (Derieux et al., 1987; Duvick, 1992; Russell, 1991; Tollenaar, 1991). Sin embargo, en este estudio, a pesar del progreso positivo del rendimiento en híbridos y una marcada reducción de la altura de plantas, 20 años de investigación parecieran no ser suficientes para evidenciar otros cambios morfológicos significativos en los cultivares.

3. Si bien, la ampliación de la base genética ha sido con frecuencia objeto de preocupación, hay poca evidencia que muestre que las ganancias en las mejoras del maíz han sido restringidas por el uso de germoplasma de base

genética estrecha (Duvick, 1984, 1990; Duvick et al., 2004). En esta investigación, los resultados del estudio de diversidad revelaron una mayor distancia y diversidad genética entre híbridos que la presentada entre variedades. En híbridos se muestra un mayor esfuerzo por parte los mejoradores en la creación de nuevas combinaciones de genes. En variedades la baja diversidad genética puede atribuirse a la similitud genética entre las fuentes de germoplasma que les dio origen. Los mejoradores en este particular han sido laxos en la incorporación de nuevas fuentes de variabilidad que sumen nuevos alelos de interés, es necesario estrictas selecciones de familias que conformen las futuras variedades, incorporación de nuevas fuentes de germoplasma e identificación de asociaciones de alelos que proporcionen genotipos con un mayor potencial de rendimiento y con una amplia adaptación en los ambientes agrícolas.

El desafío entonces, es el desarrollo de germoplasma y la creación de nuevas combinaciones de genes que contribuyan a un mayor rendimiento. Una mayor comprensión del genotipo, fenotipo, ambiente y sus interacciones son requeridos, así como un uso eficiente de la diversidad de los recursos genéticos, para garantizar un progreso creciente de la productividad de maíz a largo plazo.

CONCLUSIONES

- Se encontró ganancia de rendimiento estadísticamente significativa en híbridos en 0,0561871 t/ha/año y para las variedades el progreso aun cuando no ha sido significativo los resultados muestran una ganancia de 0,010735 t/ha/año. En híbridos, se encontró progresos favorables estadísticamente significativos en la disminución de plantas con mala cobertura de mazorca y en la disminución de la altura de planta y de mazorca. El porcentaje de proteína disminuyó con relación a los años de liberación, cada año se produjo una reducción de 0,016% de la concentración, simultáneamente, una tendencia al aumento del porcentaje de almidón (no significativo) fue presentado por los cultivares cada año. En variedades, ninguna de las características morfológicas evaluadas mostró progresos significativos. En calidad de grano, las variedades mostraron un comportamiento totalmente opuesto a los cultivares híbridos, el porcentaje de proteína ha mostrado una tendencia al aumento y la concentración de almidón, ambos no significativos estadísticamente.
- Se evidenciaron pocos cambios morfológicos asociados al mejoramiento de los cultivares obtenidos en la época bajo estudio. Un buen comportamiento en características como una mejor cobertura de mazorca, una mejor altura de planta y de mazorca han acompañado la ganancia en rendimiento solamente en los cultivares híbridos.
- El estudio de diversidad genética revelaron una mayor distancia y diversidad genética entre híbridos que la presentada entre variedades. En el estudio de diversidad genética en híbridos se obtuvo que de los 32 pares de iniciadores amplificados, solo uno fue monomórfico. Los SSR polimórficos amplificaron un total de 76 alelos, con un promedio de 2,45

alelo por locus. El contenido de información polimórfica (PIC) varió de 0,28 a 0,81 con promedio de 0,47. En variedades de los 30 pares iniciadores amplificados solo 16 mostraron diferencias en los alelos. Los SSR polimórficos amplificaron un total de 61 alelos. El número de fragmentos por marcador estuvo en un rango de uno a cuatro alelos con una media de 2,56 por marcador. El PIC de los marcadores se ubicaron en un rango de 0,24 a 0,82 con un promedio de 0,52.

BIBLIOGRAFIA

Abreu, E. y De Florez, E. A. 2004. ¿Qué ha cambiando en Venezuela desde 1970 en cuanto a la disponibilidad de alimentos para el consumo humano?. *Agroalim*, 9 (19): 13-33

Agropecuarias del Estado Portuguesa. Fundación para la Investigación Agrícola DANAC. Mimeografiado 20 p.

Akkaya, M.; Bhagwat, A. y Cregan, P.1992. Length polymorphisms of simple sequence repeat DNA in soybean. *Genetics* 132:1131-1139.

Alfaro, Y.; H. Fernández; V. Segovia. 2007. Perspectivas de la producción de maíz ante la coyuntura de su uso como biocombustible. En: *Memorias de XIII Curso sobre producción de Maíz*. INIA - ASOPORTUGUESA. Araure, Portuguesa.

Barata, C. and M. J. Carena. 2006. Classification of North Dakota maize inbred lines into heterotic groups based on molecular and testcross data. *Euphytica*, 154: 339-349

Barker T., H. Campos, M. Cooper, D. Dolan, G. Edmeades, J. Habben, J. Schussler, D. Wright, C. Zinselmeier, 2005. Improving drought tolerance in maize. pp. 173-253. In: J. Janick (Ed.), *Plant Breed. Rev.*, Vol. 25. John Wiley & Sons, Inc., New York.

Barrett, B.A. and K.K. Kidwell. 1998. AFLP-based genetic diversity assessment among wheat cultivars from the Pacific Northwest. *Crop Sci.*, 38: 1261-1271.

Becerra, V. and Paredes, M. 2000. Use of biochemical and molecular markers in genetic diversity studies. *Agric. Téc.*, vol.60, no.3, p.270-281.

Becker, J. y Heun, M. 1995. Barley microsatellites: allele variation and mapping. *Plant Mol. Biol.* 27 :835-845.

Bejarano, A. 2000. Mejoramiento Genético y Biotecnología. En: Fontana, H. y González, C. (comps.) *El maíz en Venezuela*. Fundación Polar (Ed). Caracas. Venezuela. 530 p

Bejarano, A.; V. Segovia y C. Marín. 2000. Evaluación de cruzamientos simples de maíz provenientes de líneas con tres niveles diferentes de endocría. *Agronomía Trop.* 50 (3): 461-476.

Bejarano, A.; Segovia, O.; Moreno, J. y Llavaneras, J. 1980. Comportamiento del compuesto CENIAP DMR/Maíz/. En memorias Novena Reunión Maiceros e la Zona Andina, Maracay, Venezuela. Pp.233-240

Bejarano, A.; Segovia, O.; Rosales, C.; y Moreno O.; 1984. Formación prueba y descripción del híbrido de maíz CENIAP PB-8. *Agronomía Tropical* 34 (1-3): 95-109.

Bellidos, L. 1991. Cereales. Vol. I. Ediciones Mundi-prensa. Madrid, España. 539 p.

Betrán, F.J., Ribaut, J.M., Beck, D., González de León, D., 2003. Genetic diversity, specific combining ability, and heterosis in tropical maize under stress and nonstress environments. *Crop Sci.* 43, 797–806.

Bolaños J. G. O. Edmeades. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. I. Responses in grain yield, biomass, and radiation utilization. *Field Crops Res.* 31: 233-252

Bolaños, J. 1994. Bases fisiológicas del progreso genético en cultivares del programa regional de maíz. *Agronomía Mesoamericana* 5: 67-77.1994.

Bolaños, J. y R Lafitee, 1988. Efecto del exceso de humedad y altas temperaturas durante la floración en maíz. CIMMYT, México.14p

Bonamico, N. Aiassa, J; Ibañez, M; Di Renzo, M, Díaz, D. y Salerno, J. 2004. Caracterización y clasificación de híbridos simples de maíz con marcadores SSR. [En línea]. http://www.inta.gov.ar/ediciones/ria/33_2/09.pdf

Brar, D.S. & Khush, G.S. 1997. Alien introgression in rice. *Plant Mol. Biol.*, 35: 35-47

Briney, A.; Wilson, R.; Potter, R.H.; Barclay, I.; Crosbie, G.; Appels, R. y Jones, M.G.K. 1998. PCR-based marker for selection of starch and potential noodle quality in wheat. *Molecular Breeding*, vol. 4, no. 5, p. 427-433.

Cabrera, S. 1996. El cultivo del maíz en Venezuela. In: Memorias IV Reunión de Coordinadores Sudamericanos de Programas de Maíz. CIMMYT - CIAT. Cali - Colombia. pp 167-176.

Cabrera, S. 1996. El cultivo del maíz en Venezuela. In: Memorias IV Reunión de Coordinadores Sudamericanos de Programas de Maíz. CIMMYT - CIAT. Cali - Colombia. pp 167-176.

Cabrera, S; Rodríguez, P. 1996. Restricciones en la producción de maíz en Venezuela debido a la sequía: Potencial para soluciones genéticas. FONAIAP - Centro de Investigaciones

Campos, H. 1995. Marcadores moleculares: conceptos. Notas técnicas. Agro Sur 23(1): 68-75

Casanova, E. 2000. La fertilización y nutrición mineral del maíz en Venezuela. En: Fontana, H. y González, C. (comps.) El maíz en Venezuela. Fundación Polar (Ed). Caracas. Venezuela. 575-294 p.

Centro Internacional de Mejoramiento del Maíz y del Trigo. 1991. Descriptores para el Maíz. (CIMMYT/IBPGR).

CIMMYT, 2008. Crisis mundial de alimentos: Qué es y qué hace el CIMMYT ante esta situación. The Economist, 17 de abril de 2008 edición impresa. [<http://www.cimmyt.org/wps/fc/index.htm>]

CORDIPLAN. 1994. Producción y disponibilidad Agrícola, 1980-1993. Dirección General Sectorial de Agricultura. 74pp

Córdova H.S., y Trifunovic, S., 2002. Lowland Tropical Maize Subprogram. Annual Res. Report 2001. CIMMYT, Mexico, D.F. Mexico.

Córdova H.S., y Trifunovic, S., 2003. Lowland Tropical Maize Subprogram. Annual Res. Report 2002. CIMMYT, Mexico, D.F. Mexico.

Córdova, H. 1992. Resultados diferenciales para rendimiento de híbridos de maíz evaluados en ambientes contrastantes de Latinoamérica. Agron. Mesoam 3:1-8.

Cox, T.S., J.P. Murphy and D.M. Rodgers. 1986. Changes in genetic diversity in the red winter wheat regions of the United States. *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*,83: 5583-5586.

Da Costa Andrade, J. A. y J. B. de Miranda Filho. 2008. Quantitative variation in the tropical maize population, ESALQ-PB1. *Sci. Agric.* 65 (2): 174-182.

Daberkow S., H. Taylor, W.Y. Huang, 2000. *Agricultural Resources and Environmental Indicators (AH722)*. Chapter 4.4:Nutrient use and Management [Online]. Available by Economic Research Service-USDA http://www.ers.usda.gov/publications/arei/ah722/arei4_4/DBGen.htm

Dellaporta, S; Word, T and Hicks, T. 1983. A plant DNA mini preparation: Version II. *Plant Mol. Biol. Rep.* 1: 19-21.

Derieux, M ; Darrigrand M ; Gallais, A ; Barriere, D. Bloc, et Montalant Y. 1987. Estimation du progres genetique realise chez le maïs grain en France entre 1950 et 1985 *Agronomie (Paris)* 7:1–11.

Dhliwayo T, Pixley K, Menkir A, Warburton M. 2009. Combining ability, genetic distances, and heterosis among elite CIMMYT and IITA tropical maize inbred lines. *Crop Sci.* 49: 1301-1310.

Dillman, C.; Bar-hen, A.; Guerin, D.; Charcosset, A.; Murigneux, A. 1997. Comparison of RFLP and morphological distances between maize *Zea mays* L. inbred lines. Consequences for germplasm protection purposes. *Theoretical and Applied Genetics* 95: 92-102.

Duvick D.N., 1977. Genetic rates of gain in hybrid maize yields during the past 40 years. *Maydica* 22: 187-196.

Duvick D.N., 1984. Genetic contributions to yield gains of U.S. hybrid maize, 1930 to 1980. pp. 15-47. In: W.R. Fehr (Ed.), *Genetic Contributions to Yield Gains of Five Major Crop Plants*. CSSA Special Publication No. 7. Crop Science Society of America, American Society of Agronomy, Madison, WI, USA.

Duvick D.N., J.S.C. Smith, M. Cooper, 2004. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program. pp. 109- 151. In: J. Janick (Ed.),

Plant Breeding Reviews. Part 2. Long Term Selection: Crops, Animals, and Bacteria, Vol. 24. John Wiley & Sons, New York.

Duvick, D. 1992. Genetic contributions to advances in yield of U.S. maize. *Maydica* 37:69–79.

Duvick, D. 2005. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.). *Maydica* 50:193-202.

Duvick, D. N and Cassman, K. G. 1999. Post–Green revolution trends in yield potential of temperate maize in the north-central United States. *Crop Sci.* 39:1622–1630.

Duvick, D.N. 1997. What is yield? p. 332–335, In G.O. Edmeades et al. (ed.) *Developing drought- and low N-tolerant maize. Proceedings of a Symposium.* 25–29 March 1996. CIMMYT, Mexico, D.F.

Duvick, D.N. 2002. Crop breeding in the twenty-first century. In Manjit Kang (ed.) *Crop Improvement : Challenges in Twenty-first Century.* The Haworth Press, Inc., Binghampton, NY p.13-14

Dwyer, L.M., y Tollenaar, M. 1989. Genetic improvement in photosynthetic response of hybrid maize cultivars, 1959 to 1988. *Plant Science* 69:81–91.

Earl, H.J, y Tollenaar, M. 1998. Differences in rates of mature leaf respiration among commercial maize hybrids. *Field Crops Res.* 59:9–19.

Edmeades, G.O., Schussler, J., Campos, H., Zinselmeier, C., Habben, J., Collinson, S., Cooper, M., Hoffbeck, M., Smith, O., 2003. Increasing the odds of success in selecting for abiotic stress tolerance in maize. In: Birch, C.J., Wilson, S.R. (Eds.), *In: Proceedings of the 5th Australian Maize Conference (Versatile Maize – Golden Opportunities), Toowoomba, Maize Assoc. of Australia, February 18–20, pp. 16–28.*

Falconer, D. S. 1989 *Introduction to quantitative genetic.* 3ra ed. Longman Inc. New York. 340p

FEDEAGRO, 2008. Indicadores de la producción para el sector agropecuario, Venezuela. [En línea]: <http://www.fedeagro.org/produccion/Rubros.asp>.

Fehr, W.R., 1984. Genetic Contributions to Grain Yields of five Major Crop Plants. CSSA Spec. Publ., Madison, WI

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 1993. Composición química y valor nutritivo del maíz. [En línea]: <http://www.fao.org/docrep/t0395s/T0395S03.htm>.

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2012. Global Plant Quarantine. PQDB. Information System. [En línea]: <http://faostat.fao.org/>. [En línea]: <http://faostat.fao.org/>.

Fox G. y Manley, M. 2009. Hardness Methods for Testing Maize Kernels J. Agric. Food Chem. 57(13):5647-5657.

Frova C, Krajewski P, di Fonzo N, Villa M, et al. 1999. Genetic analysis of drought tolerance in maize by molecular markers I. Yield components. Theor. Appl. Genet. 99: 280-288.

Gonzalez, L., Hernández, A y Alezones J. 2009. Caracterización molecular de líneas de maíz (*Zea mays* L.) y su relación con los patrones heteróticos. Bioagro. 21(3):165-172.

Goodman, M.M. 1990. Genetic and germplasm stocks worth conserving. Journal of Heredity, v.81, p.11-16

Guzman, L. A. 1995. Evaluación Agronómica de 24 cultivares de maíz (*Zea mays* L.) de grano blanco en un Ultisol de sabana. Tesis Universidad de Oriente (UDO). Jusepin, estado Monagas 127p.

Hageman and Lambert. 1988. The use of physiological traits for corn improvement. In corn and corn improvement (Eds. G.F. Sprague and J. W. Dudley). Agronomy N°. 18 American Society of Agronomy. Madison. Wisconsin. 431-461.

HALL, D.M. 1934. The relation ship between certain morphological characterand lodging in corn. Min. Agr. Exp. Sta. Tech. Bol. 103 p.

Hallauer, A. R. 1973. Changes in quantitative traits associated with inbreeding in a synthetic variety of maize. Crop Science 13 (13):327-330.

Hallauer, A. y Carenas, M. 2009. Maize Breeding. En: Cereals. Handbook of plant breeding. Editor: Marcelo J. Carenas. 415p

Hallauer, A.R.; Miranda, J.B. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Ames Iowa State University. 1981-468 p

Hansen, L. A. 1976. The inheritance of ten quantitative characteristics in sweet corn (*Zea mays* L.). Dissertation Abstr. Int. 37. 69B.

Hebert, Y., Y. Barriere, y J. C. Bertholeau. 1992. Genotype x environment in interaction for root traits in maize, as analyzed with factorial regression models. *Euphytica* 81:85-92

Hernández –Cornejo, J. 2004. The Seed Industry in U.S. Agriculture: An Exploration of Data and Information on Crop Seed Markets, Regulation, Industry Structure, and Research and Development. Agriculture Information Bulletin Number 786, Resource Economics Division, Economic Research

Hernández, A. y Romero M. 1993. Manual de procedimientos. Programa de semilla. Unidad de investigación y laboratorio. DANAC. Venezuela. 36p.

Hernández, A., San Vicente, F y Figueroa R. (2010). Evaluación y caracterización de líneas parentales de híbridos de maíz (*Zea mays* L.) en tres ambientes de Venezuela. *Interciencia*. Vol. 35 N° 4: 290-298.

Ibañez, M.; Di Renzo, M.; Poverene, M. 1993. Isozyme diversity among and within peach groups: freestone, clingstone and nectarines. *Scientia Horticulturae* 53: 281-288.

Instituto Nacional de Nutrición (INN). 2007. Hojas de balance de alimentos de Venezuela 2002-2004. Caracas. Dtto Capital. 333pp.

Jugenheimer, R. 1990. Maíz, variedades mejoradas. Métodos de cultivo y producción de semillas. Ed. Limusa. México. 834p

Kim S.K., S.O. Ajala, 1996. Combining ability of tropical maize germplasm in West Africa II. Tropical Vs Temperate X Tropical origins. *Maydica* 41: 135-141.

- Lafitte, H.R. y Edmeades, G.O. 1995. Stress tolerance in tropical maize is linked to constitutive changes in ear growth characteristics. *Crop Sci.*, 35: 820-826
- Lentini, Z. 2000. Mejoramiento y biotecnología. Biotecnología en el fitomejoramiento del maíz En: *El Maíz en Venezuela*. Fundación Polar. pp. 207-234.
- Liu K., M. Goodman, S. Muse, J.S. Smith, E. Buckler, J. Doebley, 2003 Genetic structure and diversity among maize inbred lines as inferred from DNA microsatellites. *Genetics* 165: 2117-2128.
- Lonquist, J. H., y Gardner, C. O. 1961. Heterosis in intervarietal crosses in maize and its implication in breeding procedures. *Crop Sci.* 1(3): 179-183.
- Lu, H.; Bernardo, R. 2001. Molecular marker diversity among current and historical maize inbreds. *Theoretical and Applied Genetics* 103: 613-617.
- Marteló, M. T. 1995. Los análisis probabilísticos y las imágenes de satélite en el pronóstico de las lluvias en Venezuela. En III curso de actualización de maíz. Fundación Danac. Yaracuy, Venezuela.
- Mason, L.-Mondart, C. L. Jr.-Chaney, C. R.-Martin, P.-Milam, M. 1974. Corn forage as affected by plant population, nitrogen rate and hybrid on Olivier soil. *Bulletin, Agr. Exp. Stat., Louisiana St. Univ.* 677, 23.
- MCCready. R. M., Guggolz, J., Silviera, V., and Owens, H. S. 1950. Determination of starch and aylose in vegetables. *Anal. Chem.* 22:1156
- McKee, G. W.-McGahen, J. H.-Peiffer, R. A.-Allen, J. R. 1974. Interrelationships of maturity, leaf area index, time of black layer formation, heat units and yield of 120 corn hybrids. *Agron. Abstr.* 87.
- Medina, S. y Segovia, V., 1995. Evaluación de variedades experimentales de maíz en la región Nor-Oriental del estado Guárico-Venezuela. *Agronomía tropical* 46 (2): 171-187.
- Millán, A. J. y E. Malavé. 1987. Resumen de la investigación realizada en la zona maicera del estado Monagas: 1979-1987. Informe FONAIAP. Estación Experimental Monagas. Maturín. 12 p.

Mohammadi S.A., B.M. Prasanna, 2003. Analysis of genetic diversity in crop plants-salient statistical tools and considerations. *Crop Sci.* 43: 1235-1248.

Muñoz, G; Giraldo, G y De Soto, J. 1993. *Descriptores Varietales: Arroz, Frijol, Maíz, Sorgo.* Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT).

Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 106:283-292

Nieves, Y. 2008. Maíz: Rubro prioritario para la alimentación de los venezolanos Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA) (Consulta 18 noviembre 20011) URL: <http://www.inia.gob.ve7index.php?option=com>

Nyhus, K. A.-Russell, W. A. y Guthrie, W. D. 1989. Changes in agronomic traits associated with recurrent selection in two maize synthetics. *Crop Sci.* 29. 269-275.

Obregón, P. 1959. Estado actual del mejoramiento dl cultivo de maíz en Venezuela. III convención Nacional de Ingenieros Agrónomos. Maracay. 13 pp. *Reproducción Ingeniería Agronómica (Venezuela)* 26: 33-36.

Obregón, P. 2000. Mejoramiento y biotecnología. Mejoramiento genético del maíz en Venezuela. En: *El Maíz en Venezuela.* Fundación Polar. pp. 67-194.

Obregón, P., y Oropeza, P. 1956. Tres variedades de maíz híbridas para Venezuela. *Boletín N° 21*, Ministerio de Agricultura y Cría, Extensión Agrícola. Caracas. 10 pp.

Paliwal, R. 2000. Maize- growing environments in: *Tropical maize: improvement and production.* Paliwal, R. and Granados (Comp.) *FAO Plant Production and Protection series N°28.*363 p.

Paterniani, E. 1973 Recent studies on heterosis. En: *Agricultural genetic: selected topics p1-21.* Rom Moav De. John Wiley and sons. Toronto

Paterniani, E. 2000. Origen y evolución de la especie. Origen del maíz. En: *El Maíz en Venezuela.* Fundación Polar. pp. 11-14.

Pavliček A, Hrdá S, Flegr J, 1999. FreeTree – Freeware program for construction of phylogentic trees on the basis of distance data and bootstrap/jackknife analysis of the tree robustness. Aplication in the RAPD analysis of the genus *Frenkelia*. *Folia Biol (Phara)* 45: 97-99.

Pejic, L.; Ajmone-marsan, P.; Morgante, M.; Kovumplick, V.; Castiglioni, P.; Taramino, G.; Motto, M. 1998. Comparative analysis of genetic similarity among maize inbred lines detected by RFLPs, RPADs, SSRs, and AFLPs. *Theoretical and Applied Genetics* 97: 1248-1255.

Pingali, P. L. 1999. CIMMYT 1998-1999. World wheat facts and trends. Global wheat research in a changing world: Challenges and achievements. CIMMYT. Mexico, D.F.

Pingali, P. L. 2001. CIMMYT 1999-2000. World maize needs meeting: Technological opportunities and priorities for the public sector. CIMMYT. México, D.F. [En línea]: www.cimmyt.org/Research/Economics/map/facts_trends/maizeft9900/pdfs/maizeft9900_Part1a.pdf

Productora de Semilla C.A. PROSECA. Depto. Técnico. 1975. Descripción del híbrido de maíz "Proseca-71". *Agronomía Tropical (Venezuela)*, 23 (1): 13-15.

Programa de Maíz. 1999. Desarrollo, mantenimiento y multiplicación de semilla de variedades de polinización libre. Segunda edición. México, D.F.: CIMMYT.

Puecher, D; Ibañez, M; Di Renzo, M. 1996. Classification and diversity values of seventeen cultivars of *Eragrostis curvula*. *Seed Science & Technology* 24, 139-149.

Rafique, M.; A. Hussain, T. Mahmood, A. Wadood A. y M. Bashir A. 2004. Heritability and interrelationships among grain yield and yield components in maize (*Zea mays* L.). *Int. J. Agri. Biol.* 6: 1113-1114.

Rajcan, I., and Tollenaar, M. 1999. Source–sink ratio and leaf senescence in maize. I. Dry matter accumulation and partitioning during the grain-filling period. *Field Crops Res.* 60: 245–253.

Reynolds, M. P., Sayre, K. D., and Rajaram, S. 1999. Physiological and genetic changes in irrigated wheat in the post Green Revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop Sci.* 39: 1611–1621.

Riccelli, M. 2000. Mejoramiento y biotecnología. Introducción a la genética del maíz. En: El Maíz en Venezuela. Fundación Polar. pp. 77-92.

Robutti, J., Borrás, F. Gonzalez R., Torres R., Torres R. y De Gref, D. 2002. Endosperms. II. Structure viewed with a scanning electron microscope. Cereal Chem. 51: 173-179

Röder, M.; Plaschke, J.; Köning, S.; Börner, A.; Sorrels, M.; Tanksley, S. y Ganai, M. 1995. Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites in wheat. Mol. Gen. Genet. 246: 327-333.

Rodríguez, P. 2000. Aspectos climatológicos relacionados con la producción comercial de maíz. En: Fontana, H. y González, C. (Comps). El maíz en Venezuela. Fundación Polar (Ed). Caracas. Venezuela. 530 p.

Rohlf, F.J. 2000. NTSYS-pc, Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Version 2.1. Exeter Publications, New York, USA.

Rosegrant, M.W., Leach, N. and Gerpacio, R.V. 1999. Alternative futures for world cereal and meat consumption. Summer meeting of the Nutrition Society. Guildford, UK. 29 June–2 July 1998. Proc.Nutr. Soc. 58:1–16.

Russell, W.A. 1985. Evaluations for plant, ear, and grain traits of maize cultivars representing different eras of breeding. Maydica 30:85–96.

SAS Institute. 2002. JMP A Business Unit Of SAS version 5. SAS Institute Inc. Cary, NC,USA.

Segovia, V. y Alfaro, Y. 2002. Cinco décadas de mejoramiento genético del maíz en el CENIAP. Consultado En: <http://www.ceniap.geo.ve/pbd/congreso/jornadas/%20de%20maíz/6%20jornadas /congreso/segovia>.

Segovia, A.; Bejarano, N.; Rosales, D.; Nuñez, J.; Azuaje y T. Coelho. 1990. El retorno de la inversión en el mejoramiento genético. Caso híbrido CENIAP PB-8. In: XIV Reunión de maiceros de la zona Andina y I Reunión Sudamericana de maiceros. FONAIAP-CIMMYT. Maracay, Venezuela.

Senior, M.; Murphy, M.; Goodman, M.; Stuber, C. 1998. Utility of SSRs for determining genetic similarities and relationships in maize using an agarose gel system. *Crop Sci.* 38: 1088-1098.

Service, U.S. Department of Agriculture. [En línea]
<http://www.ers.usda.gov/publications/AIB786/>

Shull, G.H. 1908. The composition of a field of maize. *Amer. Breed. Assoc. Rpt.* 4:296-301

Sierra M., M.; Márquez S., F.; Valdivia B., R.; Córdoba O., H.; Lezama G., R. y Pescador R., A. 2004. Uso de probadores en la selección de líneas para formar híbridos de maíz (*Zea mays* L.), *Agric. Téc. Méx.* 30(2):169-181.

Smith, J.S.C. 1984. Genetic variability within U.S. hybrid maize: Multivariate analysis of isozyme data. *Crop Sci.*, 24: 1041-1046.

Smith, J.S.C., and O.S. Smith. 1988. Associations among inbred lines of maize using electrophoretic, chromatographic, and pedigree data. 2. Multivariate and cluster analysis of data from Iowa Stiff.

Smith, J.S.C., E.C.L. Chin, H. Shu, O.S. Smith, S.J.Wall, M.L. Senior, S.E. Mitchell, S. Kresovich, and J. Ziegler. 1997. An evaluation of the utility of SSR loci as molecular markers in maize (*Zea mays* L.): Comparisons with data from RFLPs and pedigree. *Theor. Appl. Genet.* 95:163–173.

Terrón, A.; Preciado, E.; Córdoba, H.; Mickelson, H.; López, R. 1997. Determinación del patrón heterótico de 30 líneas de maíz derivadas de la población 43SR del CIMMYT. *Agron. Meso.* 8(1):26-34.

Thompson, J.A., R.L. Nelson and L.O. Vodkin. 1998. Identification of diverse soybean germplasm using RAPD markers. *Crop Sci.*, 38: 1348-1355.

Thompson, S. A. 1983. Mass selection for prolificacy in corn at high and low plant densities: cycle means and genotypic variances. *Dissertation Abstracts International* 43. 2414B

Tollenaar, M. 1991. Physiological basis of genetic improvement of maize hybrids in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Sci.* 31:119–124.

Tollenaar, M., 1989. Genetic Improvement in grain yield of commercial maize hybrids grown in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Sci.* 29:1365– 1371.

Tollenaar, M., and Aguilera, A. 1992. Radiation use efficiency of an old and a new maize hybrid. *Agro. J.* 84:536–541.

Tollenaar, M., and Wu, J. 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Sci.* 39:1597– 1604.

Tollenaar, M., y Lee, E. A. 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crop Res.* 75: 161–169.

Tollenaar, M., Ahmadzadeh, A., Lee, E.A. 2004. Physiological Basis of Heterosis for Grain Yield in Maize. *Crop Sci.* 44 2086 – 2094

Troyer, A. 2000. Temperate Corn- Background, Behavior, and Breeding. *Specialty Corns. Second Ed.* Edited by Arnel R. Hallauer. 479p.

Valentinuz, O.R., y M. Tollenaar. 2004. Vertical profile of leaf senescence during the grain-filling period in older and newer maize hybrids. *Crop Sci.* 44:827–834.

Valentinuz, O.R.; Melchiori, R.; Caviglia, O.; Tollenaar, M. 2003. Leaf senescence and kernel weight under nitrogen and light stress in maize. *Proceedings of the ASA-CSSA-SSSA Annual Meeting, Denver, Colorado.*

Vyn, T.J., and Tollenaar, M. 1998. Changes in chemical and physical quality parameters of maize grain during three decades of yield improvement. *Field Crops Res.* 59:135–140.

Warburton, M.; Xianchun, X.; Crossa, J.; Franco, J.; Melchinger, A.; Frisch, M.; Bohn, M.; Hoisington, D. 2002. Genetic characterization of CIMMYT inbred lines and open pollinated populations using large scale fingerprinting methods. *Crop Sci.* 42: 1832-1840.

Watson, S. 1987. Structure and composition. In: S.A. Watson y P.E. Ramstad. Eds. *Corn: Chemistry and technology*, p. 53-82. St Paul, EE:UU., Am. Assoc. Cereal Chem.

Wu, K. y Tanksley, S. 1993. Abundance, polymorphism and genetic mapping of microsatellites in rice. *Mol. Gen. Genet.* 241 :225-235.

Xia, X.C., Reif, J.C., Hoisington, D.A., Melchinger, A.E., Frisch, M., Warburton, M.L., 2004. Genetic diversity among CIMMYT maize inbred lines investigated with SSR markers. I: Lowland tropical maize. *Crop Sci.* 44, 2230–2237.

Zsubori Z. Gyenes Z, Ottó I. Pók I. Rác F. Szőke C. 2002. Inheritance of Plant and Ear Height in Maize (*Zea Mays* L.). [En línea]: <http://www.date.hu/acta-agraria/2002-08i/zsubori.pdf>.