Depresión por endogamia en líneas S₁ generadas de 14 poblaciones nativas de maíz harinoso

Machado Correa, Verónica¹ vm2379337@gmail.com
Arenas, Cinthia²
Miranda, Diana Patricia
miranda.di.91@gmail.com

Resumen

En Paraguay el maíz harinoso o avatimorotî es el más utilizado para consumo humano, siendo su principal problema el bajo rendimiento, debido en primer lugar al material genético utilizado por los pequeños agricultores, en cuyas fincas se concentra la producción de este tipo de maíz. El rendimiento puede ser incrementado con el uso de cultivares mejorados, entre los cuales sobresale el híbrido. Para obtener híbridos superiores, las líneas que los componen juegan un papel de capital importancia; por ello, en el proceso de selección de líneas uno de los aspectos a considerar es la evaluación de la depresión endogámica. Como parte del proceso mencionado, 14 poblaciones nativas de maíz harinoso fueron evaluadas con el objetivo de estimar la depresión por endogamia sobre caracteres agronómicos y productivos. Las poblaciones nativas fueron autofecundadas en 2016 y 2017. Los experimentos con las 14 poblaciones S₀ y 64 líneas S₁, en diferente número por población, fueron conducidos en la zafra alternativa de 2018 en finca de productor en el distrito de San Juan del Paraná, Itapúa, Paraguay, usándose el diseño experimental de bloques completos al azar, con dos repeticiones. Fueron evaluados caracteres de ciclo (días a flor masculina y femenina), caracteres de desarrollo de planta (alturas de mazorca y planta), caracteres de mazorca y grano (longitud, número de granos en la hilera y porcentaje de grano) y rendimiento. Se observó efecto negativo de la endogamia para ambas variables de ciclo, incrementándose sus valores con un ciclo de autofecundación. La depresión por endogamia en los caracteres de desarrollo de planta, mazorca y grano, fueron más bajos quepara rendimiento, variando de 3,3% a 19,2%, con predominancia de efectos genéticos aditivos. El valor de la depresión endogámica para rendimiento de granos fue de 37,5%, con una mayor participación de los efectos de dominancia.

Palabras clave: Maíz harinoso, líneas, efectos genéticos, rendimiento.

_

¹Ing. Agr. M.Sc. Investigadora Principal del Programa de Maíz. Docente Investigadora Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales, UNI, Encarnación, Paraguay. Autor para correspondencia, correo:

² Cinthia Arenas², Diana Miranda, Ing. Agrop. Investigadoras Asistentes del Programa de Maíz, UNI

Summary

The most used maize for human consumption in Paraguay is the floury type, commonly known as avatimorotî, which main hindrance is low yielding, due to the genetic material planted by small farmers, which grow this type of maize. Yield could be increased by using improved cultivars, mainly hybrid. To obtain superior hybrids, good lines are of paramount importance; thus, in the process of selecting lines to produce hybrids one of the aspects to be considered is the evaluation of inbreeding depression. As part of the aforementioned process, 14 landrace populations of floury maize were assessed for agronomical and productive characters to estimate inbreeding depression. Landrace populations were subjected to self-pollination in 2016 and 2017. Experiments with 14 S₀ populations and 64 S₁ lines, varying in number per population, were conducted in a randomized complete block design with two replications, in out of season of 2018, at farmer field, in San Juan del Paraná district, Itapúa, Paraguay. Characters of cycle (male and female days to flowering), plant growth characters (ear and plant height), ear and kernel characters (lenght, number of kernel per hill and kernel percentage) and yield, were evaluated. Negative effects for selfingwere observed in both characters of cycle, increasing their values in the S1 generation. Inbreeding depression values for plant growth and ear and kernel characters were lower than for yield, varying from 3.3% to 19.2%, with predominance of additive genetic effects. Inbreeding depression value for grain yield was 37.5%, with a higher participation of dominance effects.

Keywords: Floury maize, lines, genetic effects, yield.

Introducción

El maíz harinoso conocido comúnmente como *avati morotî* en el Paraguay, es la base de varios alimentos tradicionales de la población, siendo muy apreciado sobre todo en el plato más conocido como "sopa paraguaya" que tiene como ingrediente principal a la harina de maíz. Sin embargo, este tipo de maíz no ha tenido un desarrollo como cultivo comercial produciéndose en las fincas de los pequeños agricultores, con el uso de materiales genéticos nativos y baja aplicación de tecnología que no permite incrementar los rendimientos. Una alternativa para aumentar el rendimiento es el uso de cultivares mejorados (variedades, sintéticos, híbridos) cuyo costo para el agricultor es relativamente bajo.

En general, los maíces nativos correspondientes a la raza *avatimorotî*tienen rendimientos bajos; sin embargo, poseen una amplia variabilidad tanto en rendimiento como en otros caracteres que puede ser explotada en un programa de mejoramiento genético. Machado et al. (2004) reportaron resultados de productividad de un total de 169 accesiones de esta raza colectadas en fincas localizadas en 11 Departamentos de la Región Oriental del Paraguay, cuyos rendimientos variaron de 1638 a 3971 kg/ha en Capitán Miranda (zona sur) y de 2551 a 6366 kg/ha en Choré (zona norte).

Uno de los objetivos principales del mejoramiento en maíz es la obtención de híbridos sobresalientes a partir de líneas endogámicas siendo la autofecundación el método más usado para el desarrollo de estas líneas (Hallauer, 1990). La autofecundación artificial tiene como consecuencia principal la depresión por endogamia. Por lo tanto, el valor de una población como fuente de líneas depende de la depresión por endogamia con relación a varios caracteres, principalmente el rendimiento de granos, lo que limita la generación de buenas líneas para obtener finalmente híbridos vigorosos (Lima et al., 1984).

El efecto denominado depresión por endogamia se caracteriza por la reducción en el valor medio de caracteres cuantitativos, relacionados con la capacidad reproductiva o eficiencia fisiológica de la planta, debido a la homocigosis de alelos deletéreos (Falconer, 1989). Las

causas genéticas que controlan la depresión endogámica no se conocen en su totalidad, existiendo algunas hipótesis que la explican. Una primera explicación está relacionada al hecho de que los genes favorables tienden a ser dominantes o parcialmente dominantes; y, la segunda a que el heterocigoto tiene un valor fenotípico mayor que el homocigoto (Crow y Kimura, 1970). En especial, en el primer caso, la depresión por endogamia resultaría, entonces, del quiebre de la combinación ideal de los alelos que gobiernan el carácter en cuestión.

Falconer (1989) menciona que los niveles más altos de depresión por endogamia se esperan en poblaciones con elevada frecuencia de heterocigotos en locus con dominancia génica, como los híbridos simples, y en poblaciones que presenten acentuada carga genética, como el caso de las poblaciones no mejoradas. En general los híbridos presentan mayor depresión por endogamia comparado a otras clases genéticas.

Desde el punto de vista del mejoramiento genético, la endogamia puede ser potencialmente aprovechada para el desarrollo de líneas con alelos de interés que posteriormente pueden ser usadas, en el caso del maíz, en la formación de híbridos simples, triples, dobles o en la selección recurrente que involucran progenies parcialmente endogámicas (S₁, S₂ y S₃), para el desarrollo de poblaciones mejoradas (Hallauer y Miranda Filho, 1981).

Para la obtención de líneas viables, desde el punto de vista económico, además de presentar buena capacidad de combinación para el desarrollo de híbridos promisorios, también deben ser buenas polinizadoras; es decir, que deben presentar una buena producción de semillas, en el caso de su utilización como macho o hembra en las hileras de cruzamiento en un campo de producción de semillas. Una condición para aumentar la probabilidad de obtener esas líneas es el hecho de partir de poblaciones genéticamente adecuadas, lo que significa que esas poblaciones deben contener una alta frecuencia de alelos favorables para los diversos caracteres de interés (Miranda Filho y Viegas, 1987), con una pequeña carga genética, o sea, una baja frecuencia de alelos deletéreos (Vencovsky y Barriga, 1992). La primera condición se puede interpretar como una alta capacidad general de combinación, la cual se puede alcanzar por medio de la selección recurrente; y, la segunda, que la depresión por endogamia debe ser baja (Vencovsky y Barriga, 1992).

Existen trabajos que citan estimaciones de depresión por endogamia para varios caracteres empleando diferentes poblaciones,tratándose en general de maíces normales (Pacheco et al., 2002;Mendes et al., 2013; Somera et al., 2018) o de maíz pichingá (Scapim et al., 2006;Arnhold et al., 2010). En maíz harinoso no se han encontrado datos de depresión por endogamia, con excepción de Machado y Arenas (2017).

El objetivo de este trabajo fue estimar los efectos de endogamia sobre caracteres agronómicos y productivos en líneas S_1 provenientes de 14 poblaciones nativas de maíz harinoso.

Materiales y Métodos

Las poblaciones nativas de *avatimorot*îusadas en el estudio provienen de colectas efectuadas en el Departamento de Itapúa, Alto Paraná y Cordillera. Éstas poseen la denominación del lugar de colecta precedida de las letras AM que significa AvatiMorotî y corresponden a parte del grupo de materiales genéticos del Programa de Mejoramiento de Maíz Harinoso de la Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales (FaCAF) de la Universidad Nacional de Itapúa (UNI). Las poblaciones estudiadas fueron: *AMNva.Alborada,AMItacurubí de la Cordillera,AMTriunfo4,AMItapúaPoty,AMGral.Artigas03,AMGral.Artigas04,AMYatytay01,A MYatytaty02,AMYatytaty03,AMYatytay04,AMYatytay05,AMNatalio01,AMNatalio02* y *AMTavapy*. Las líneas S₁ fueron derivadas de las poblaciones mencionadas, en la zafra normal de 2016 y zafra alternativa de 2017, realizando las autofecundaciones en los lotes de regeneración de semilla de las respectivas poblaciones, establecidos en el campo experimental

usado por la FaCAF en finca de productor, en el distrito de San Juan del Paraná, Itapúa, Paraguay.

En la zafra alternativa de 2018 se establecieron dos experimentos en forma contigua, en finca de productor, en el distrito de San Juan del Paraná, con ubicación geográfica de 27° 16' 55" de latitud sur y 55° 57' 36" de longitud oeste y altitud de 236 msnm. El suelo de la finca corresponde al TypicPaleaquult, con textura franco arcillosa fina (López et al., 1995).La siembra de ambos experimentos se realizó el mismo día (16/01/18) así como también la cosecha (28/06/18). Durante el tiempo de ejecución de los experimentos en el campo, la cantidad de lluvia registrada fue de 800 mm, con cantidades superiores a 100 mm en la segunda quincena de enero y los meses de febrero, marzo y mayo de 2018. Los experimentos fueron instalados en suelo sin laboreo, donde se había sembrado maíz en la zafra alternativa de 2017, quedando en barbecho posteriormente. La siembra se efectuó después de la desecación de malezas con herbicida glifosato 48% en la dosis de 4 l/ha más cletodim en la dosis de 1 l/ha. Los experimentos recibieron una aplicación básica de fertilizante de la fórmula 04-30-10, equivalente a 200 kg/ha más una aplicación de cobertura de 100 kg/ha de urea (46-00-00). El control de malezas se realizó manualmente, efectuándose dos carpidas entre la siembra y la prefloración. Un experimento estuvo constituido por las 14 poblaciones nativas y el otro experimento por 64 líneas S₁, provenientes en diferente número, de las 14 poblaciones. Para cada experimento se usó el diseño experimental de bloques completos al azar, con dos repeticiones. La unidad experimental en los dos experimentos fue una hilera de 4,00 metros de largo, con separación de 0,70 m entre hileras y 0,25 m entre plantas, que corresponde a una población de 57.143 plantas por hectárea. El área útil de la parcela estuvo representada por la misma hilera en toda su extensión, correspondiendo a 2,975 m².

Se evaluaron los siguientes caracteres agronómicos: días a floración masculina y femenina, registrado desde la emergencia de plántulas hasta que el 50% de las plantas en la unidad experimental emitieron polen y estigma; altura de mazorca, medida promedio de tres plantas desde el suelo hasta el nudo de la mazorca superior; altura de planta, medida promedio de tres plantas desde el suelo hasta el ápice de la panoja; longitud de mazorca, medida promedio de tres mazorcas desde su base hasta el ápice; número de granos en la hilera de la mazorca, promedio contado en la hilera más larga en tres mazorcas; porcentaje de grano, calculado por regla de tres simple con el peso de la mazorca completa y el peso del grano cosechado en cada unidad experimental; y, rendimiento, corregido primero por población ideal dentro de cada unidad experimental mediante la fórmula adaptada de LeClerg (1966), que se presenta a continuación:

```
P_{Corregido} = P_{Campo}[(PI) - (0,3 \text{ x M})/(PI - M)] donde P = peso; PI = población ideal; y, M = número de plantas faltantes
```

El peso parcelario corregido fue ajustado a 13% de humedad y expresado en kg/ha.

Se realizaron los análisis de varianza en forma separada para cada experimento. Para el experimento de S_1 los datos analizados corresponden al promedio del grupo de líneas generadas en cada población. Para las variables que resultaron con diferencias significativas se usó la prueba de Duncan al 5% de probabilidad de error para la separación de medias. Se utilizó el programa estadístico InfoStat versión 1.1 (INFOSTAT, 2002). Se calculó la depresión endogámica usando la metodología desarrollada por Gardner (1965) y descrita en detalle por Vencovsky y Barriga (1992). La notación propuesta por Gardner (1965), con base en el mode lo aditivo dominante en las medias de una población panmíctica, muestra que μ es la media general, α provee información acerca de la contribución acumulativa de los *loci* en homocigos is a la media de la población y δ representa la contribución de los *loci* en heterocigosis.

Las estimaciones de las medias esperadas de las líneas obtenidas al azar en una población, según deducción, es:

$$\mu + \alpha = 2S_1 - S_0$$

La estimación de la contribución de los loci en heterocigosis (δ) para una variable, es:

$$\delta = 2(S_0 - S_1)$$

La estimación de la depresión por endogamia (DE), en porcentaje, en las poblaciones de polinización libre, se obtiene con la fórmula siguiente:

$$DE = [(S_0 - S_1) / S_0] * 100$$

en que: S_0 = media de la población original; S_1 = media de la población después de una generación de autofecundación.

Resultados y Discusión

Los coeficientes de variación de todas las variables evaluadas estuvieron dentro de los límites aceptables para experimentación agrícola, conforme con Scapim et al. (1995) (Tablas 1 a 4).

Las diferencias en ciclo entre las poblaciones sin autofecundar y con un nivel de autofecundación fueron significativas (Tabla 1), denotando la variabilidad existente entre las mismas, lo cual indica la posibilidad de seleccionar para el carácter deseable de precocidad, cual es uno de los objetivos del mejoramiento en maíz harinoso.

Tabla 1. Promedios de días a flor masculina y femenina, en poblaciones nativas de *avatimorotî* no autofecundadas (S_0) y autofecundadas (S_1) , y la estimación del porcentaje de depresión por endogamia (DE), el promedio esperado de las líneas homocigotas $(\mu + \alpha)$ y la contribución de los heterocigotos (δ) . FaCAF, UNI. San Juan del Paraná 2018.

| Población nativa | Flor masculina (días) | | | | | | | | Flor femenina (días) | | | | | | | |
|------------------|-----------------------|----|-------|------|------|----------------|-------|-------|----------------------|-------|-----|------|----------------|-------|--|--|
| | S_0 | | S_1 | | DE | $\mu + \alpha$ | δ | S_0 | | S_1 | | DE | $\mu + \alpha$ | δ | | |
| AMNvaAlborada | 65 | bc | 70 | abcd | -8,5 | 75,5 | -11,0 | 68 | abcd | 74 | cd | -8,1 | 79,0 | -11,0 | | |
| AMItacurCord. | 70 | de | 74 | d | -6,5 | 78,5 | -9,0 | 72 | cd | 77 | d | -6,9 | 82,0 | -10,0 | | |
| AMTriunfo 4 | 70 | de | 67 | abc | 4,3 | 63,5 | 6,0 | 74 | d | 70 | bc | 5,4 | 65,5 | 8,0 | | |
| AMItapúaPoty | 71 | de | 70 | abcd | 0,7 | 69,5 | 1,0 | 73 | cd | 73 | bcd | 0,7 | 72,0 | 1,0 | | |
| AMGralArtigas03 | 69 | d | 71 | bcd | -2,9 | 72,5 | -4,0 | 71 | bcd | 72 | bcd | -0,7 | 72,0 | -1,0 | | |
| AMGralArtigas04 | 64 | ab | 67 | abc | -5,5 | 70,5 | -7,0 | 66 | ab | 68 | abc | -3,0 | 70,0 | -4,0 | | |
| AMYatytay05 | 62 | a | 66 | ab | -6,5 | 69,5 | -8,0 | 63 | a | 67 | ab | -5,6 | 70,0 | -7,0 | | |
| AMYatytay01 | 65 | bc | 64 | a | 1,6 | 62,5 | 2,0 | 66 | ab | 62 | a | 6,1 | 58,0 | 8,0 | | |
| AMYatytay02 | 64 | bc | 67 | abc | -3,9 | 69,0 | -5,0 | 64 | a | 68 | abc | -5,5 | 71,0 | -7,0 | | |
| AMYatytay03 | 66 | c | 69 | abcd | -3,8 | 71,0 | -5,0 | 68 | abcd | 71 | bcd | -4,4 | 73,5 | -6,0 | | |
| AMYatytay04 | 65 | bc | 67 | abc | -2,3 | 68,0 | -3,0 | 66 | ab | 69 | bc | -4,6 | 71,5 | -6,0 | | |
| AMNatalio01 | 71 | de | 73 | cd | -3,5 | 75,5 | -5,0 | 71 | bcd | 74 | cd | -4,2 | 77,0 | -6,0 | | |
| AMNatalio02 | 71 | e | 71 | bcd | 0,0 | 71,0 | 0,0 | 73 | cd | 73 | bcd | 0,0 | 72,5 | 0,0 | | |
| AMTavapy | 70 | de | 70 | abcd | -0,7 | 70,5 | -1,0 | 73 | cd | 72 | bcd | 1,4 | 70,5 | 2,0 | | |
| Media | 67 | | 69 | | -2,7 | 70,5 | -3,5 | 69 | | 70 | | -2,1 | 71,8 | -2,8 | | |
| F_{calc} | 21,00 | ** | 2,48 | * | | | | 4,44 | ** | 3,79 | ** | | | | | |
| CV(%) | 1,46 | | 3,88 | | | | | 3,54 | | 3,86 | | | | | | |

^{*, **} Significativos al 5% y 1% de probabilidad de error, respectivamente, por la prueba de F. Medias

seguidas de la misma letra no difieren entre sí por la prueba de Duncan al 5 % de probabilidad de error.

Uno de los efectos inmediatos de la autofecundación es el alargamiento del ciclo a floración. Como se observa en las columnas de DE para floración masculina y femenina, la mayoría de los valores fueron negativos, indicando un incremento en días para estos caracteres en las líneas S₁ con respecto a la población original (S₀). Valores de porcentaje de depresión por endogamia de -3,075 y -2,707 para floración masculina y femenina, respectivamente, casi coincidentes con estos resultados fueron reportados por Somera et al. (2018) en estudio efectuado en maíz normal. Por otro lado, el promedio del porcentaje de DE para días a flor masculina es casi coincidente con el valor de -2,0, hallado por Machado y Arenas (2017) en híbridos simples de segunda generación (F₂) de maíz harinoso; y, muy cercano al valor de -3,57 reportado por Mendes et al. (2013) cuando estudiaron depresión por endogamia en la población criolla de maíz normal denominada MPA.

Como se observa en la Tabla 1, existe una variación entre las líneas derivadas de las diferentes poblaciones nativas, en el porcentaje de depresión endogámica en las dos variables de ciclo. Considerando sólo floración masculina, el valor varía de -8,5% a 4,6%, encontrándose cuatro poblaciones: AMTriunfo 4, AMItapúaPoty, AMYatytay01 y AMNatalio02, cuyas líneas no sufrieron el efecto de la endogamia.

Con relación a las variables alturas de mazorca y de planta (Tabla 2), sólo en altura de planta y en las líneas S_1 se constató diferencia significativa entre las poblaciones, difiriendo este resultado con lo reportado por Machado y Arenas (2017), quienes encontraron diferencias estadísticas altamente significativas en altura de planta en las S_0 y S_1 . El promedio de depresión en este trabajo fue alrededor de 19% para alturas de mazorca y de planta, en ambos casos con predominancia de los efectos genéticos aditivos ($\mu + \alpha$) (Tabla 2). Estos valores son similares a los encontrados por Arnhold et al. (2010) para las mismas variables en maíz pichingá (18,0%); y, mayores a los valores reportados por Scapim et al. (2006) de 7,68% y 6,53% también en maíz pichingá. Somera et al. (2018) también encontraron efectos depresivos debido a la endogamia en estas dos variables en maíz normal, con valores de 14,12% y 13,57%, respectivamente.

Tabla 2. Promedios de altura de mazorca y de planta en cm, en poblaciones nativas de *avatimorotî* no autofecundadas (S_0) y autofecundadas (S_1) , y la estimación del porcentaje de depresión por endogamia (DE), el promedio esperado de las líneas homocigotas $(\mu + \alpha)$ y la contribución de los heterocigotos (δ) . FaCAF, UNI. San Juan del Paraná 2018.

| Población nativa | A | ltura de ma | zorca (cm |) | Altura de planta (cm) | | | | | | | |
|------------------|---------|-------------|-----------|----------|-----------------------|------------|----------------------------|--|--|--|--|--|
| | S_0 | S_1 | DE μ- | + α δ | S_0 | S_1 | DE $\mu + \alpha$ δ | | | | | |
| AMNvaAlborada | 118,9 a | 91,1 a | 23,4 6 | 3,3 55,6 | 258,5 a | 204,0 abcd | 21,1 149,5 109,0 | | | | | |
| AMItacurCord. | 118,5 a | 107,3 a | 9,5 9 | 6,0 22,5 | 253,4 a | 215,3 bcd | 15,0 177,1 76,3 | | | | | |
| AMTriunfo 4 | 109,0 a | 109,5 a | -0,5 11 | 0,0 -1,0 | 240,0 a | 229,5 cd | 4,4 219,0 21,0 | | | | | |
| AMItapúaPoty | 126,4 a | 90,7 a | 28,2 5 | 5,0 71,4 | 262,1 a | 207,5 abcd | 20,9 152,8 109,4 | | | | | |
| AMGralArtigas03 | 133,1 a | 114,0 a | 14,4 9 | 4,9 38,3 | 271,9 a | 238,5 d | 12,3 205,1 66,8 | | | | | |
| AMGralArtigas04 | 105,8 a | 89,3 a | 15,6 7 | 2,8 33,0 | 258,5 a | 193,4 ab | 25,2 128,2 130,3 | | | | | |
| AMYatytay05 | 104,4 a | 91,7 a | 12,1 7 | 9,0 25,4 | 231,4 a | 201,6 abc | 12,9 171,7 59,7 | | | | | |
| AMYatytay01 | 111,0 a | 74,0 a | 33,3 3 | 7,0 74,0 | 254,4 a | 173,3 a | 31,9 92,1 162,3 | | | | | |
| AMYatytay02 | 102,0 a | 86,6 a | 15,1 7 | 1,2 30,8 | 247,3 a | 191,5 ab | 22,6 135,7 111,6 | | | | | |
| AMYatytay03 | 122,1 a | 95,8 a | 21,6 6 | 9,4 52,8 | 250,3 a | 212,2 bcd | 15,2 174,1 76,2 | | | | | |
| AMYatytay04 | 122,8 a | 87,4 a | 28,8 5 | 2,0 70,8 | 266,6 a | 201,3 abc | 24,5 136,0 130,7 | | | | | |
| AMNatalio01 | 117,0 a | 89,7 a | 23,4 6 | 2,3 54,7 | 260,1 a | 199,3 abc | 23,4 138,4 121,8 | | | | | |
| AMNatalio02 | 124,6 a | 96,8 a | 22,3 6 | 9,0 55,7 | 263,1 a | 205,7 abcd | 21,8 148,2 115,0 | | | | | |
| AMTavapy | 118,3 a | 99,0 a | 16,3 7 | 9,8 38,5 | 263,9 a | 218,0 bcd | 17,4 172,1 91,8 | | | | | |
| Media | 116,7 | 94,5 | 18,8 7 | 2,3 44,4 | 255,8 | 206,5 | 19,2 157,1 98,7 | | | | | |

| F_{calc} | 1,32 ns 1,81 ns | 0,94 ns | 2,56 * |
|------------|-----------------|---------|--------|
| CV(%) | 9,63 11,60 | 6,18 | 6,93 |

^{ns},* No significativo y significativo al 5% de probabilidad de error, respectivamente, por la prueba de F. Medias seguidas de la misma letra no difieren entre sí por la prueba de Duncan al 5 % de probabilidad de error.

Considerando sólo altura de planta, en el estudio de depresión endogámica en 10 híbridos simples de segunda generación de maíz harinoso, Machado y Arenas (2017) habían reportado un promedio de 7,5%, con algunos valores negativos, siendo este promedio bastante inferior a lo encontrado en este trabajo, pudiendo deberse este hecho a la composición del grupo de materiales genéticos estudiados.

La variación existente entre los valores de DE en alturas de mazorca y de planta, sugiere que hay poblaciones que pueden producir líneas más vigorosas que otras, siendo el vigor uno de los caracteres deseables en las líneas, sobre todo cuando se trata de la etapa de producción de semilla. Un aspecto interesante es la consistencia del comportamiento de algunas poblaciones en las dos variables de altura, como es el caso de AMTriunfo 4, AMGralArtigas03 y AMYatytay05. El valor negativo de DE en la población AMTriunfo 4, puede indicar un gran número de loci en homocigosis, lo cual hace que se mantenga la estabilidad genética del cultivar y lleva a una menor reducción de la variable estudiada; esto puede corroborarse al observar el valor de $\mu + \alpha$ (110,0) comparado con el valor de δ (-1,0).

Tabla 3. Promedios de longitud de mazorca en cm y número de granos en la hilera, en poblaciones nativas de *avatimorotî* noautofecundadas (S_0) y autofecundadas (S_1), y la estimación del porcentaje de depresión por endogamia (DE), el promedio esperado de las líneas homocigotas($\mu + \alpha$) y la contribución de los heterocigotos (δ). FaCAF, UNI. San Juan del Paraná 2018.

| Población nativa | L | | Granos en la hilera (n°) | | | | | | | | | |
|------------------|---------|----------|--------------------------|----------------|------|-------|----|-------|-----|-------|----------------|-------|
| | S_0 | S_1 | DE | $\mu + \alpha$ | δ | S_0 | | S_1 | | DE | $\mu + \alpha$ | δ |
| AMNvaAlborada | 15,8 a | 13,7 ab | 13,3 | 11,6 | 4,2 | 32 | a | 28 | abc | 14,1 | 23,0 | 9,0 |
| AMItacurCord. | 15,5 a | 14,4 abc | 7,1 | 13,3 | 2,2 | 25 | a | 26 | ab | -6,1 | 27,5 | -3,0 |
| AMTriunfo 4 | 15,3 a | 16,3 de | -6,6 | 17,3 | -2,0 | 31 | a | 36 | d | -16,1 | 41,0 | -10,0 |
| AMItapúaPoty | 17,5 a | 14,1 abc | 19,4 | 10,7 | 6,8 | 35 | a | 28 | abc | 20,0 | 21,0 | 14,0 |
| AMGralArtigas03 | 17,8 a | 17,3 e | 2,8 | 16,8 | 1,0 | 39 | a | 37 | d | 3,9 | 35,5 | 3,0 |
| AMGralArtigas04 | 17,0 a | 14,9 bcd | 12,4 | 12,8 | 4,2 | 35 | a | 29 | abc | 17,4 | 22,5 | 12,0 |
| AMYatytay05 | 14,3 a | 14,0 abc | 1,8 | 13,8 | 0,5 | 33 | a | 28 | abc | 16,7 | 22,0 | 11,0 |
| AMYatytay01 | 17,0 a | 13,4 ab | 21,2 | 9,8 | 7,2 | 35 | a | 29 | bc | 15,9 | 23,5 | 11,0 |
| AMYatytay02 | 17,0 a | 14,4 abc | 15,6 | 11,7 | 5,3 | 39 | a | 31 | cd | 20,8 | 22,5 | 16,0 |
| AMYatytay03 | 15,5 a | 13,8 abc | 11,0 | 12,1 | 3,4 | 32 | a | 26 | ab | 19,0 | 19,5 | 12,0 |
| AMYatytay04 | 16,5 a | 13,8 abc | 16,4 | 11,1 | 5,4 | 36 | a | 29 | abc | 19,7 | 21,5 | 14,0 |
| AMNatalio01 | 14,3 a | 13,8 abc | 3,2 | 13,4 | 0,9 | 26 | a | 30 | bc | -13,5 | 33,0 | -7,0 |
| AMNatalio02 | 17,3 a | 15,4 cd | 11,0 | 13,5 | 3,8 | 38 | a | 32 | c | 16,0 | 25,5 | 12,0 |
| AMTavapy | 15,5 a | 13,3 a | 14,5 | 11,0 | 4,5 | 35 | a | 25 | a | 29,0 | 14,5 | 20,0 |
| Media | 16,1 | 14,5 | 10,2 | 12,8 | 3,4 | 33 | | 29 | | 11,2 | 25,2 | 8,1 |
| F_{calc} | 1,78 ns | 6,01 ** | | | | 1,94 | ns | 7,72 | ** | | | |
| CV(%) | 7,58 | 4,55 | | | | 12,68 | | 6,26 | | | | |

ns,** No significativo y significativo al 1% de probabilidad de error, respectivamente, por la prueba de F. Medias seguidas de la misma letra no difieren entre sí por la prueba de Duncan al 5 % de probabilidad de error.

En las variables longitud de mazorca y número de granos en la hilera no se registró diferencia en la S0, pero en la S1 las poblaciones difirieron significativamente, no coincidiendo este resultado con lo hallado por Machado y Arenas (2017), quienes registraron diferencias significativas para los dos grupos. Se ha registrado depresión endogámica también en los caracteres longitud de mazorca y número de granos en la hilera (Tabla 3), ambos con valores muy parecidos. En longitud de mazorca el valor promedio de DE fue casi el doble de lo registrado por Machado y Arenas (2017) con valor de 5,5% en maíz *avatimorotî*; sin embargo, estuvo por debajo de lo reportado por Mendes et al. (2013) con porcentaje de depresión de endogamia de 23,21% y del valor de 15,83% registrado por Somera et al. (2018), ambos trabajos en maíz normal.

Considerando la variación existente en la DE entre las poblaciones, la reducción en longitud de mazorca ha sido baja en AMTriunfo 4, AMGralArtigas03, AMYatytay05 y AMNatalio01. Los valores bajos observados indican que para este carácter, los efectos de dominancia son menos severos, por lo tanto resultan en una menor depresión de endogamia.

Para la variable porcentaje de grano, tanto las S_0 como las S_1 , resultaron con diferencias significativas entre las poblaciones, pero en rendimiento la diferencia se registró sólo en el grupo de las S_0 (Tabla 4). Machado y Arenas (2017) registraron diferencias significativas para rendimiento en ambos grupos.

La depresión endogámica para porcentaje de grano varió de -6,0% a 9,0%, con un promedio de 3,3%, valor bien bajo, indicando que en este carácter los efectos aditivos son más importantes que los de dominancia, observándose esto claramente en los valores de las columnas de μ + α y de δ .

Tabla 4. Promedios de grano en % y rendimiento en kg/ha, en poblaciones nativas de *avatimorotî* no autofecundadas (S_0) y autofecundadas (S_1) , y la estimación del porcentaje de depresión por endogamia (DE), el promedio esperado de las líneas homocigotas $(\mu + \alpha)$ y la contribución de los heterocigotos (δ) . FaCAF, UNI. San Juan del Paraná 2018.

| Población nativa | Grano (%) | | | | | | | Rendimiento (kg/ha) | | | | | | | |
|------------------|-----------|------|-------|-----|------|----------------|------|---------------------|------|-------|----|------|----------------|--------|--|
| | S_0 | | S_1 | | DE | $\mu + \alpha$ | δ | S_0 | | S_1 | | DE | $\mu + \alpha$ | δ | |
| AMNvaAlborada | 84,7 | cd | 80,2 | bc | 5,4 | 75,6 | 9,1 | 3460 | abcd | 1626 | a | 53,0 | -209,0 | 3669,0 | |
| AMItacurCord. | 81,8 | abc | 74,4 | a | 9,0 | 67,1 | 14,7 | 2795 | abcd | 1648 | a | 41,0 | 501,5 | 2293,0 | |
| AMTriunfo 4 | 81,6 | abc | 78,7 | b | 3,5 | 75,9 | 5,7 | 2771 | a | 2818 | a | -1,7 | 2864,0 | -93,0 | |
| AMItapúaPoty | 83,1 | abcd | 81,0 | bcd | 2,5 | 79,0 | 4,1 | 3514 | abcd | 2379 | a | 32,3 | 1244,5 | 2269,0 | |
| AMGralArtigas03 | 81,1 | ab | 80,0 | bc | 1,4 | 78,8 | 2,3 | 3870 | abcd | 2589 | a | 33,1 | 1308,5 | 2561,0 | |
| AMGralArtigas04 | 84,2 | bcd | 78,3 | b | 7,1 | 72,3 | 11,9 | 4731 | d | 2121 | a | 55,2 | -489,0 | 5220,0 | |
| AMYatytay05 | 82,3 | abcd | 81,3 | bcd | 1,3 | 80,2 | 2,1 | 3121 | abc | 2426 | a | 22,3 | 1731,0 | 1390,0 | |
| AMYatytay01 | 83,3 | abcd | 81,0 | bcd | 2,8 | 78,7 | 4,6 | 4223 | cd | 1731 | a | 59,0 | -762,0 | 4985,0 | |
| AMYatytay02 | 84,2 | bcd | 79,9 | b | 5,1 | 75,6 | 8,6 | 4130 | bcd | 2365 | a | 42,7 | 600,5 | 3529,0 | |
| AMYatytay03 | 85,3 | d | 84,0 | de | 1,5 | 82,7 | 2,6 | 3779 | abcd | 2163 | a | 42,8 | 547,5 | 3231,0 | |
| AMYatytay04 | 84,5 | cd | 83,1 | cde | 1,7 | 81,7 | 2,8 | 4167 | cd | 2409 | a | 42,2 | 650,0 | 3517,0 | |
| AMNatalio01 | 81,9 | abc | 80,1 | bc | 2,1 | 78,4 | 3,5 | 3151 | abc | 1920 | a | 39,1 | 688,5 | 2462,0 | |
| AMNatalio02 | 80,5 | a | 85,4 | e | -6,0 | 90,2 | -9,7 | 2717 | a | 2408 | a | 11,4 | 2098,0 | 619,0 | |
| AMTavapy | 82,7 | abcd | 75,3 | a | 8,9 | 67,9 | 14,8 | 3781 | abcd | 1799 | a | 52,4 | -184,0 | 3965,0 | |
| Media | 82,9 | | 80,2 | | 3,3 | 77,4 | 5,5 | 3586 | | 2171 | | 37,5 | 756,4 | 2829,8 | |
| F_{calc} | 2,55 | * | 9,92 | ** | | | | 2,50 | * | 1,92 | ns | | | | |
| CV(%) | 1,58 | | 1,67 | | | | | 15,43 | | 17,61 | | | | | |

ns,*,** No significativo y significativos al 5% y 1% de probabilidad de error, respectivamente, por la prueba de F. Medias seguidas de la misma letra no difieren entre sí por la prueba de Duncan al 5 % de probabilidad de error.

En cuanto a rendimiento el promedio de DEde 37,5% es bastante similar a lo hallado (32,0%) por Machado y Arenas (2017) en maíz harinoso. Así también, Somera et al. (2018) y Mendes et al. (2013) registraron valores altos para este carácter, de 50,32% y 53,75%, respectivamente en maíz normal. Por otro lado, Pacheco et al. (2002) comparando poblaciones de maíz normal registraron valores de DE para peso de mazorca variando de 22% a 43%. En trabajos realizados en maíz pichingá, Scapim et al. (2006) evaluando 10 poblaciones, encontraron valores de 10,5% a 45,2%; y, Arnhold et al. (2010), en seis poblaciones, los valores variaron de 58,3% a 94,6%, respectivamente, para rendimiento de granos.

En la literatura, frecuentemente se establece que la depresión por endogamia es una función de la contribución de los *loci* en dominancia en la expresión del carácter. Este hecho se ha observado en este estudio. Se ha visto que todos los caracteres evaluados, con excepción de rendimiento, han mostrado valores bajos de depresión por endogamia. Caracteres tales como las alturas de mazorca y de planta son controlados por pocos genes, lo cual puede explicar los valores menores de DE. Al observar el carácter rendimiento se ve que la contribución de los *loci* en heterocigosis (2829,8) es mucho mayor que para los *loci* en homocigocis (756,4), lo contrario de lo que ocurre para los demás caracteres estudiados. Algunos estudios en maíz, como el de Maldonado y Miranda Filho (2002), muestran también que la depresión por endogamia en los caracteres alturas de mazorca y de planta, no se expresan tanto como en el rendimiento de grano. Esto es debido a la mayor complejidad genética en caracteres inherentes al rendimiento.

Los valores de DE para rendimiento en este estudio variaron de -1,7% a 59,0%, destacándose tres poblaciones: AMTriunfo 4, AMYatytay05 y AMNatalio02, con los valores más bajos.

Conclusiones

Se registró un efecto negativo de la endogamia en la generación S_1 , incrementándose el número de días para ambas variables de ciclo: floración masculina y femenina.

En las variables de desarrollo de planta (alturas de mazorca y de planta), tamaño de mazorca y granos (longitud de mazorca, número de granos en la hilera y % de grano), los efectos aditivos fueron más importantes que los de dominancia, traduciéndose en valores más bajos de depresión por endogamia.

La depresión por endogamia fue mayor para rendimiento de granos, indicando la complejidad de este carácter, resultando en una mayor participación de los efectos de dominancia.

Bibliografía

- Arnhold, E., Vianna, J.M.S., Mora, F., Miranda, G.V., y Silva, R.G. (2010). Inbreeding depression and genetics components for popping expansion and other traits in Brazilian populations of popcorn. *Cienc. Inv. Agr.*, 37(3),125-32.
- Crow, J.F., y Kimura, M. (1970). An introduction to populations genetics theory. Minneapolis, Alpha Editions. 591 p.
- Falconer, D.S. (1989). Introduction to quantitative genetics. 3 ed. New York, Longman. 340 p.
- Gardner, C.O. (1965). Teoría de genética estadística aplicable a las medias de variedades, sus cruces y poblaciones afines. *Fitotecnia Latinoamericana*, 2,11-22.
- Hallauer, A.R., y Miranda Filho, J.B. (1981). Quantitative genetics in maize breeding. Ames, IA, USA. The Iowa State University Press. 468 p.
- Hallauer, A.R. (1990). Methods used in developing maize inbred lines. Maydica, 35(1):1-16.

- INFOSTAT. (2002). *InfoStat versión 1.1*. Grupo InfoStat, Argentina, FCA, Universidad Nacional de Córdoba.
- Le Clerg, E.L. (1966). Significance of experimental design in plant breeding. In: Frey, KJ. ed. Plant breeding, a symposium held at Iowa State University. Ames, The Iowa State University Press. p. 243-313.
- Lima, M., Miranda Filho, J.B., y Gallo, P.B. (1984). Inbreeding depression in Brazilian populations of maize (*Zea mays L.*). *Maydica*, 29, 203-15.
- López, O., González, E., De llamas, P., Molinas, A., Franco, E., García, S., y Ríos, E. (1995). Estudio de reconocimiento de suelos, capacidad de uso de la tierra y propuesta de ordenamiento territorial preliminar de la región oriental del Paraguay. MAG (Ministerio de Agricultura y Ganadería). Asunción, Paraguay. 246 p.
- Machado, V., Noldin, O., Florentín, M. (2004). Evaluación per se de accesiones de la raza de maíz harinoso AvatiMorotî. *In* Jornadas Técnicas Cincuentenario del CRIA (2004, Capitán Miranda, Paraguay). Memorias. MAG/SEA/DIA/CRIA. p. 109-116.
- Machado, V., Arenas, C. (2017). Depresión endogámica en híbridos simples de segunda generación (F₂) de maíz harinoso. *In*Congreso Nacional de Ciencias Agrarias (4, 2017, San Lorenzo, Paraguay). Benítez León, EA; Macchi Leite, G; González, AL (eds.). Libro de Resúmenes. UNA-FCA. p. 54-57.
- Maldonado, F.A.A., y Miranda Filho, J.B. (2002). Inbreeding depression in maize populations of reduced size. *Sci. Agric.*, *59*,335-40.
- Mendes, U.C., Sousa, S.B., Schindler, R.F., Pinto, J.F.N., y Reis, E.F.dos. (2013). Depressão por endogamia emumapopulação de milho denominada MPA. In: XII Seminario Nacional MilhoSafrinha. Dourados, MG, BR. Embrapa-UFGD. 6 p.
- Miranda Filho, J.B., y Viégas, G.P. (1987). Milho híbrido. *In*Paterniani, E., y Viégas, G.P. eds. Melhoramento e producão do milho. Campinas, FundaçãoCargill, v1. P. 277-340.
- Pacheco, C.A.P., Santos, M.X. dos, Cruz, C.D., Parentoni, S.N., Guimarães, P.E. de O., Gama, E.E.Ge,Vieira Júnior, P.A. (2002). Inbreeding depression of 28 maize elite open pollinated varieties. *Genetics and Molecular Biology*, 25(4), 441-48.
- Scapim, C.A., Carvalho, C.G.P., y Cruz, C.D. (1995). Umaproposta de classificação dos coeficientes de variação para cultura do milho. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, *Brasilia*, 30(5), 683-86.
- Scapim, C.A., Braccini, A.de Le., Pinto, R.J.B., Amaral Júnior, A.T.do, Rodovalho, M.de A., Silva, R.M.da, y Moterle, L.M. (2006). Componentes genéticos de médias e depressão por endogamia empopulações de milho-pipoca. *Ciência Rural, Santa Maria, 36*(1), 36-41.
- Somera, A; Ragagnin, A.L.S.L., Costa, M.L., Candido, W.dos S., y Dos Reis, E.F. (2018). Inbreeding depression and performance of partially self-fertilized maize progenies in a top cross. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 78(3), 318-26.
- Vencovsky, R., y Barriga, P. (1992). Genética biométrica no fitomelhoramento. RiberãoPreto, Sociedade Brasileira de Genética. 496 p.