

EFECTO MODIFICADOR DE GENES SUPRESORES DE LA EXPRESION FENOTIPICA DEL *floury-a* EN MAIZ

J. L. Magoja (1)

Recibido: 11/12/80

Aceptado: 15/5/81

RESUMEN

Con el propósito de estudiar el condicionamiento genético de la supresión fenotípica del *floury-a* (recesivo en dos dosis) en una línea de maíz que lleva este gen pero tiene fenotipo normal (endosperma córneo), se la cruzó con líneas normales (coloradas flint). La segregación de textura entre los endospermas de granos F₂ provenientes de estos cruzamientos demuestra un claro exceso de granos de endosperma córneo que se aparta significativamente de la relación 3:1 esperada. La proporción más ajustada a las segregaciones observadas es de 13 córneos: 3 harinosos. En las retrocruzas de las F₁ con la línea *floury-a* modificada, la proporción entre granos córneos y harinosos también se aparta significativamente de la segregación esperada de 1 harinoso: 1 córneo, y se ajusta a la relación 5 córneos: 3 harinosos. Los resultados obtenidos sugieren que la supresión de la expresión fenotípica del *floury-a* en el material ensayado, se encuentra condicionada por dos genes recesivos complementarios, dominantes en dos dosis que se designan tentativamente *supresor-1 floury-a (sf1-a)* y *supresor-2 floury-a (s2fl-a)*. Podría ser posible obtener líneas *floury-a* de alta calidad proteínica y fenotipo normal, con el uso de los modificadores genéticos del *floury-a*.

SUMMARY

With the purpose of studying the genetic condition of the *floury-a* (recessive in two dose) phenotypic suppression in a maize line which carries this gen, but which has normal phenotype (flint endosperm), it was crossed with normal lines (red flint). The segregation between the F₂ kernels for endosperm structure, resulting from these crossings shows a clear excess of kernels with flint phenotype which significantly exceeds the expected 3:1 ratio. The most accurate proportion of the segregation observed is 13 flint: 3 floury. In the F₁ backcrossings with modified *floury-a* line, the proportion between flint and floury kernels also differs significantly from the expected segregation of 1 floury: 1 flint and adjusts itself to the 5 flint: 3 floury ratio. These results suggest that the suppression of the *floury-a* phenotypic expression in the material tested, is conditioned by two complementary recessive genes, dominating in two dose which are tentatively referred to as *suppressor-1 floury-a (sf1-a)* *suppressor-2 floury-a (s2fl-a)*. It could be possible to obtain high-quality protein *floury-a* lines with normal phenotype with the use of the genetic modifiers of *floury-a*.

INTRODUCCION

El mejoramiento de la calidad proteíni-

ca del maíz mediante el empleo de genes tales como *opaco-2* trae aparejadas ciertas dificultades de uso práctico, una de las cuales es

(1) Instituto Fitotécnico de Santa Catalina, Universidad Nacional de La Plata, y Dirección de Investigaciones, Universidad Nacional de Lomas de Zamora. Trabajo presentado al IV Congreso Latinoamericano de Genética y X Congreso Argentino de Genética, Mendoza, Argentina, 1979.

sión fenotípica del *floury-a* fuera condicionado por pocos genes.

Con el propósito de estudiar cuantos genes intervienen en la regulación de esta supresión sobre el *floury-a* es que se hace el presente estudio, con vistas también a establecer posteriormente el efecto que ejercen sobre los niveles de lisina y triptofano.

MATERIALES Y METODOS

Para los estudios tendientes a interpretar los mecanismos hereditarios que controlan la supresión de la expresión fenotípica del gene *floury-a*, se emplearon una línea *floury-a* de endosperma córneo, cuyo fenotipo es amarillo flint, y que en lo sucesivo se la denominará *floury-a* córneo o *floury-a* modificado; una línea *floury-a* de fenotipo harinoso; y la líneas DY y OU normales, de

fenotipo colorado flint. Todas las líneas utilizadas pertenecen al material básico del Instituto Fitotécnico de Santa Catalina.

La línea *floury-a* córneo, si bien es de fenotipo duro o flint, tiene el núcleo harinoso del grano de mayor proporción que en las líneas normales, no obstante lo cual toda la periferia del grano tiene una gruesa capa de endosperma córneo, no presentando "moteado" de diferentes texturas (figura 1).

Se efectuaron cruzamientos entre *floury-a* córneo y las líneas normales; con la línea OU se hicieron recíprocos, es decir, usando *floury-a* córneo tanto como madre como polinizador; mientras que con DY se empleó *floury-a* córneo como madre únicamente.

Los granos F_1 de estos cruzamientos se cosecharon en el año 1977, mientras que los granos F_2 se cosecharon en tres años diferentes (1977, 1978 y 1979) a los efectos de descartar posibles influencias ambientales en la expresión fenotípica de la textura del gra-

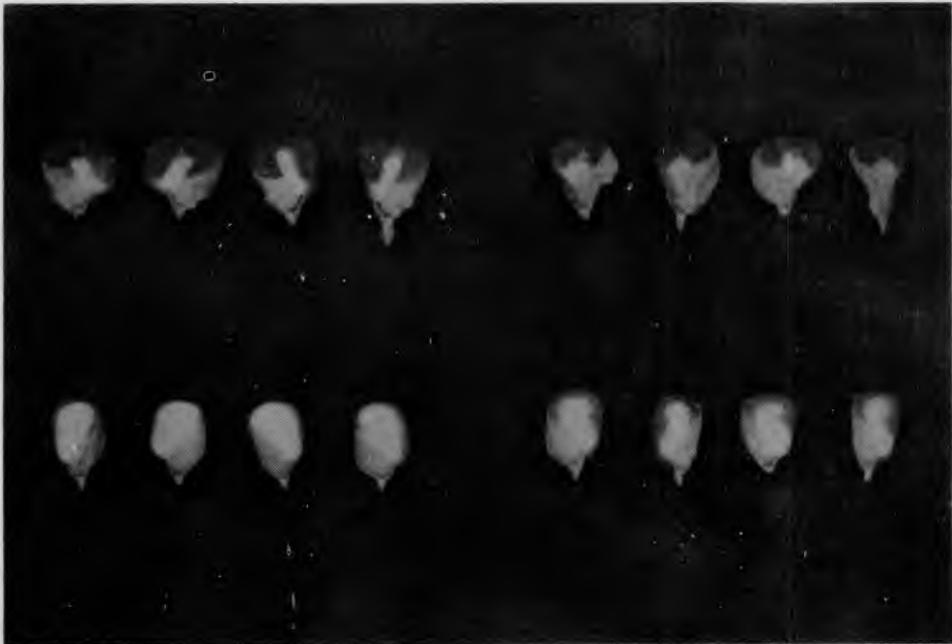


Figura 1: Fotografía mostrando los tipos de endosperma en un corte transversal del grano. Parte superior: izquierda, línea OU; derecha, línea DY. Parte inferior: izquierda, línea *floury-a* harinoso; derecha, línea *floury-a* córneo.

CUADRO 1: Cruzamiento 1 (*floury-a* córneo x DY normal).

Pedigree	Total de granos F2		Fenotipo		x ²	p
			córneos	harinosos		
77-07531 (1)	138	observado	118	20		
		esperado *	103,5	34,5	8,1256	<0,01
		esperado **	112,1	25,9	1,6417	0,20-0,30
77-07531 (2)	174	observado	139	35		
		esperado *	130,5	43,5	2,2145	0,10-0,20
		esperado **	141,4	32,6	0,2126	0,50-0,70
77-07531 (3)	242	observado	192	50		
		esperado *	181,5	60,5	2,4297	0,10-0,20
		esperado **	196,6	45,4	0,5801	0,30-0,50
77-07531 (4)	213	observado	173	40		
		esperado *	159,8	53,2	4,3958	0,02-0,05
		esperado **	173,1	39,9	0,0001	>0,99
77-07531 (5)	125	observado	104	21		
		esperado *	93,8	31,2	4,4826	0,02-0,05
		esperado **	101,6	23,4	0,3118	0,50-0,70
77-07532 (1)	201	observado	174	27		
		esperado *	150,8	50,2	14,3432	<0,01
		esperado **	163,3	37,7	3,7301	0,05-0,10
77-07532 (2)	125	observado	109	16		
		esperado *	93,8	31,2	9,9226	<0,01
		esperado **	101,6	23,4	2,9047	0,05-0,10
77-07532 (3)	227	observado	186	41		
		esperado *	170,3	56,7	5,8281	0,01-0,02
		esperado **	184,4	42,6	0,0705	0,70-0,80
77-07532 (4)	128	observado	107	21		
		esperado *	96	32	5,0416	0,02-0,05
		esperado **	104	24	0,4615	0,30-0,50
77-7707 (1)	224	observado	185	39		
		esperado *	168	56	6,8809	<0,01
		esperado **	182	42	0,2636	0,50-0,70
77-7708 (1)	154	observado	125	29		
		esperado *	115,5	38,5	3,1254	0,05-0,10
		esperado **	125,1	28,9	0,0006	0,95-0,98
78-07503 (1)	315	observado	251	64		
		esperado *	236,3	78,7	3,6834	0,05-0,10
		esperado **	255,9	59,1	0,5079	0,30-0,50
78-07503 (2)	377	observado	299	78		
		esperado *	282,8	94,2	3,7356	0,05-0,10
		esperado **	306,3	70,7	0,9309	0,30-0,50
78-07503 (3)	320	observado	259	61		
		esperado *	240	80	6,0166	0,01-0,02
		esperado **	260	60	0,0204	0,80-0,90
78-07503 (4)	212	observado	169	43		
		esperado *	159	53	2,5156	0,10-0,20
		esperado **	172,3	39,7	0,3270	0,50-0,70

* : 3/4 córneos, 1/4 harinosos; ** : 13/16 córneos, 3/16 harinosos.

no. Asimismo la obtención de los granos F_2 fue hecha tanto a campo como en invernáculo, y se cosecharon siempre por encima de los 50 días desde la polinización a los efectos de permitir una buena expresión de los fenotipos flint. Por autofecundación de las plantas originadas de granos F_1 se obtuvieron las espigas constituidas por granos F_2 y paralelamente se efectuaron las retrocruzas entre las F_1 y la línea *floury-a* córneo. Estas retrocruzas se efectuaron en 1978 y los granos se cosecharon en 1979.

También a los efectos de control se efectuaron cruzamientos entre la línea *floury-a* de fenotipo harinoso con las mismas líneas normales empleadas en las pruebas anteriormente señalados, obteniéndose granos F_2 ; como asimismo las correspondientes retrocruzas de las F_1 con la línea *floury-a* harinosa.

Las espigas constituidas por granos F_2 y las retrocruzas presentan segregación de textura de los endospermas. Los granos se clasificaron visualmente en dos tipos: 1) los de textura córnea, dura, que son vítreos o translúcidos y se consideran de fenotipo normal y 2) los de textura harinosa, que son blandos y opacos, de fenotipo harinoso condicionado por el gene *floury-a*.

En general la expresión fenotípica del *floury-a* es buena en los cruzamientos efectuados, no ofreciendo mayores dificultades la clasificación entre granos harinosos y córneos.

RESULTADOS Y DISCUSION

En el cuadro 1 se consignan los resultados experimentales obtenidos del primer cruzamiento (*floury-a* córneo x DY normal).

Puede observarse que en las 15 espigas analizadas el número de granos F_2 con fenotipo córneo se aparta significativamente de la proporción 3:1 que era dable esperar en una segregación normal del *floury-a*. Los resultados muestran un claro exceso de granos con fenotipo normal lo que presupone la expresi-

ón fenotípica de genes supresores del *floury-a*.

La segregación observada entre granos córneos y harinosos sugieren una proporción de 13 córneos: 3 harinosos. Este tipo de segregación puede ser condicionada tanto por un supresor del *floury-a* recesivo en dos dosis, como por dos supresores complementarios dominantes en dos dosis.

Los valores esperados fueron calculados tanto para una segregación de 3:1 como para la del 13:3. Como puede observarse en el cruzamiento 1 siempre la proporción 13:3 se ajusta mejor que la 3:1 pero además, en la mayoría de los casos, la hipótesis de una segregación 3:1 no puede ser aceptada (cuadro 1). Sin embargo en los cruzamientos de la línea *floury-a* modificado con la línea OU normal, la proporción 13:3 no se expresa tan claramente. En efecto, en el cruzamiento 2 (*floury-a* córneo x OU normal) en sólo 5 espigas sobre un total de 12 analizados, la proporción 13:3 se ajusta mejor que la 3:1, no obstante lo cual en sólo 3 espigas la hipótesis de la proporción 13:3 puede ser rechazada (cuadro 2).

En el tercer cruzamiento (OU normal x *floury-a* córneo), ocurre algo similar que en el cruzamiento anterior, sobre un total de 13 espigas analizadas, sólo en 5 se ajusta mejor la segregación 13:3 que la 3:1, y en 5 casos la hipótesis de 13:3 puede ser rechazada (cuadro 3).

Cuando se cruza una línea *floury-a* de fenotipo harinoso con las líneas OU y DY siempre la segregación 3:1 se cumple invariablemente, es decir que la expresión fenotípica del gene *floury-a* en esos medios genéticos es buena y se comporta como un recesivo en dos dosis. Pero no solamente la segregación del *floury-a* se expresa en la proporción 3:1 sino que la hipotética 13:3 es rechazada invariablemente en todos los cruzamientos efectuados cuando se emplea una línea *floury-a* de fenotipo harinoso (cuadros 4 y 5).

Los resultados encontrados en los cruzamientos con *floury-a* córneo, si se los compara con los de *floury-a* harinoso, sugieren fuertemente que el exceso de granos con en-

CUADRO 2: Cruzamiento 2 (*floury-a* córneo x OU normal).

Pedigree	Total de granos F2		Fenotipo		x ²	p
			córneos	harinosos		
77-07530 (1)	210	observado	162	48	0,5142	0,30-0,50
		esperado *	157,5	52,5		
		esperado **	170,6	39,4		
77-07530 (2)	222	observado	179	43	3,7537	0,05-0,10
		esperado *	166,5	55,5		
		esperado **	180,4	41,6		
77-07530 (3)	258	observado	201	57	1,1626	0,20-0,30
		esperado *	193,5	64,5		
		esperado **	209,6	48,4		
77-07530 (4)	244	observado	186	58	0,1967	0,50-0,70
		esperado *	183	61		
		esperado **	198,3	45,7		
77-7706 (1)	330	observado	259	71	2,1373	0,10-0,20
		esperado *	247,5	82,5		
		esperado **	268,1	61,9		
77-7706 (2)	285	observado	217	68	0,1976	0,50-0,70
		esperado *	213,8	71,2		
		esperado **	231,6	53,4		
78-07502 (1)	306	observado	242	64	2,7232	0,05-0,10
		esperado *	229,5	76,5		
		esperado **	248,6	57,4		
78-07502 (2)	257	observado	201	56	1,4124	0,20-0,30
		esperado *	192,8	64,2		
		esperado **	208,8	48,2		
78-07502 (3)	281	observado	218	63	0,9976	0,30-0,50
		esperado *	210,8	70,2		
		esperado **	228,3	52,7		
78-07502 (4)	248	observado	191	57	0,5376	0,30-0,50
		esperado *	186	62		
		esperado **	201,5	46,5		
78-07502 (5)	292	observado	231	61	2,6301	0,10-0,20
		esperado *	219	73		
		esperado **	237,3	54,7		
78-07502 (6)	267	observado	200	67	0,0012	0,95-0,98
		esperado *	200,3	66,7		
		esperado **	216,9	50,1		

* : 3/4 córneos, 1/4 harinosos; ** : 13/16 córneos, 3/16 harinosos.

CUADRO 3: Cruzamiento 3 (OU normal x *floury-a* córneo).

Pedigree	Total de granos F2		Fenotipo		x ²	p
			córneos	harinosos		
77-07528 (1)	211	observado	153	58		
		esperado *	158,3	52,7	0,6966	0,30-0,50
		esperado **	171,4	39,6	10,5750	<0,01
77-07528 (2)	232	observado	185	47		
		esperado *	174	58	2,7816	0,05-0,10
		esperado **	188,5	43,5	0,3465	0,50-0,70
77-07528 (3)	176	observado	137	39		
		esperado *	132	44	0,7574	0,30-0,50
		esperado **	143	33	1,3426	0,20-0,30
77-07528 (4)	200	observado	157	43		
		esperado *	150	50	1,3066	0,20-0,30
		esperado **	162,5	37,5	0,9927	0,30-0,50
77-07528 (5)	161	observado	123	38		
		esperado *	120,8	42,2	0,1676	0,50-0,70
		esperado **	130,8	30,2	2,4881	0,10-0,20
77-7704 (1)	291	observado	219	72		
		esperado *	218,3	72,7	0,0102	0,90-0,95
		esperado **	236,4	54,6	6,8588	<0,01
77-7704 (2)	330	observado	262	68		
		esperado *	247,5	82,5	3,3978	0,05-0,10
		esperado **	268,1	61,9	0,7462	0,30-0,50
77-7704 (3)	324	observado	254	70		
		esperado *	243	81	1,9917	0,10-0,20
		esperado **	263,3	60,7	1,7334	0,10-0,20
77-7704 (4)	312	observado	239	73		
		esperado *	234	78	0,4273	0,50-0,70
		esperado **	253,5	58,5	4,4233	0,02-0,05
77-7704 (5)	208	observado	158	50		
		esperado *	156	52	0,1025	0,70-0,80
		esperado **	169	39	3,8184	0,05-0,10
78-07501 (1)	232	observado	175	57		
		esperado *	174	58	0,0229	0,80-0,90
		esperado **	188,5	43,5	5,1564	0,02-0,05
78-07501 (2)	145	observado	101	44		
		esperado *	108,8	36,2	2,2305	0,10-0,20
		esperado **	117,8	27,2	12,7958	<0,01
78-07501 (3)	255	observado	203	52		
		esperado *	191,3	63,7	2,8874	0,05-0,10
		esperado **	207,2	47,8	0,4513	0,50-0,70

* : 3/4 córneos, 1/4 harinosos; ** : 13/16 córneos, 3/16 harinosos.

CUADRO 4: Cruzamiento 4 (OU normal x *floury-a* harinoso).

Pedigree	Total de granos F2		Fenotipo		x ²	p
			córneos	harinosos		
76-7718 (1)	166	observado	116	50		
		esperado *	124,5	41,5	2,3212	0,10-0,20
		esperado **	134,9	31,1	14,0876	<0,01
76-7719 (1)	205	observado	150	55		
		esperado *	153,8	51,2	0,3657	0,50-0,70
		esperado **	166,6	38,4	8,7835	<0,01
76-7719 (2)	208	observado	146	62		
		esperado *	156	52	2,5640	0,10-0,20
		esperado **	169	39	16,6942	<0,01

* : 3/4 córneos, 1/4 harinosos; ** : 13/16 córneos, 3/16 harinosos.

CUADRO 5: Cruzamiento 5 (DY normal x *floury-a* harinoso).

Pedigree	Total de granos F2		Fenotipo		x ²	p
			córneos	harinosos		
76-7720 (3)	187	observado	135	52		
		esperado *	140,3	46,7	0,7860	0,30-0,50
		esperado **	151,9	35,1	10,0700	<0,01
77-7720 (5)	222	observado	171	51		
		esperado *	166,5	55,5	0,4864	0,30-0,50
		esperado **	180,4	41,6	2,5986	0,10-0,20
77-7721 (1)	216	observado	162	54		
		esperado *	162	54	0,0000	1,00
		esperado **	175,5	40,5	7,0295	<0,01
77-7722 (2)	371	observado	275	96		
		esperado *	278,3	92,7	0,1517	0,50-0,70
		esperado **	301,4	69,6	12,3662	<0,01
77-7722 (2)	330	observado	240	90		
		esperado *	247,5	82,5	0,9090	0,30-0,50
		esperado **	268,1	61,9	15,7341	<0,01

* : 3/4 córneos, 1/4 harinosos; ** : 13/16 córneos, 3/16 harinosos.

dosperma de textura córnea obedece a la clara manifestación de genes supresores de la expresión fenotípica del *floury-a*.

En los cruzamientos con la línea DY es muy marcada la expresión de estos supresores, mientras que en los efectuados con OU no se manifiestan tan expresamente. Podría

especularse que en el medio genético de OU no existe una buena penetración de los supresores. Dado que sólo se han hecho pruebas con dos líneas normales, tampoco puede manifestarse que los cruzamientos con OU son la excepción, o que los hechos con DY lo son. Lo importante por ahora es que

en el medio genético de DY la proporción 13:3 se cumple exactamente.

Para poder determinar si el efecto supresor es condicionado por un solo gene recesivo en dos dosis, o por 2 genes complementarios dominantes en dos dosis, se efectuaron las retrocruzas de las F_1 por el *floury-a* córneo.

Si se tratara de un solo gene recesivo en dos dosis en las retrocruzas debería haber una proporción de 3 granos córneos por uno harinoso, mientras que si se debiera a dos genes complementarios dominantes en dos dosis la proporción sería de 5 granos córneos por cada 3 harinosos.

Los resultados experimentales hallados para estas retrocruzas sugieren fuertemente

que la proporción más ajustada es de 5:3, con lo que se acepta la hipótesis de dos supresores dominantes en dos dosis.

En todas las retrocruzas efectuadas es muy buena la probabilidad para aceptar la hipótesis, pero además en las retrocruzas 2 (*floury-a* córneo x OU normal) x *floury-a* córneo y la 3 (OU normal x *floury-a* córneo) x *floury-a* córneo, también responden exactamente a la proporción 5:3 de lo que se deduce que muy probablemente la expresión de los supresores en el medio genético de OU no sea favorable (expresión en las F_2), ya que en las retrocruzas el medio genético de esta línea se ve reducido por lo que se alcanza una buena expresión de estos supresores (cuadros 6, 7 y 8).

CUADRO 6: Retrocruza 1 (*floury-a* córneo x DY normal) x *floury-a* córneo.

Pedigree	Total de granos F_2		Fenotipo		χ^2	p
			córneos	harinosos		
78-07503	252	observado	154	98	0,2073	0,50-0,70
x-07459 (1)		esperado *	157,5	94,5		
78-07503	216	observado	131	85	0,3160	0,50-0,70
x-07549 (2)		esperado *	135	81		
78-07503	165	observado	99	66	0,4400	0,50-0,70
x-07550 (1)		esperado *	103,1	61,9		

* : 5/8 córneos, 3/8 harinosos.

CUADRO 7: Retrocruza 2 (*floury-a* córneo x OU normal) x *floury-a* córneo.

Pedigree	Total de granos F_2		Fenotipo		χ^2	p
			córneos	harinosos		
78-07502	200	observado	125	75	0,0000	1,00
x-0,7549 (1)		esperado *	125	75		
78-07502	109	observado	75	34	1,8501	0,10-0,20
x-07549 (2)		esperado *	68,1	40,9		

* : 5/8 córneos, 3/8 harinosos.

CUADRO 8: Retrocruza 3 (OU normal x *floury-a* córneo) x *floury-a* córneo.

Pedigree	Total de granos F ₂		Fenotipo		x ²	p
			córneos	harinosos		
78-07501	189	observado	110	79	1,4902	0,20-0,30
x-07549 (1)		esperado *	118,1	70,9		

* : 5/8 córneos, 3/8 harinosos.

CUADRO 9: Retrocruza 4 (DY normal x *floury-a* harinoso) x *floury-a* harinoso.

Pedigree	Total de granos F ₂		Fenotipo		x ²	p
			córneos	harinosos		
76-7722	449	observado	217	232	0,5011	0,30-0,50
x-7554 (1)		esperado *	224,5	224,5		

* : 1/2 córneos, 1/2 harinosos.

CUADRO 10: Retrocruza 5 (OU normal x *floury-a* harinoso) x *floury-a* harinoso.

Pedigree	Total de granos F ₂		Fenotipo		x ²	p
			córneos	harinosos		
76-7719	411	observado	206	205	0,0024	0,95-0,98
x-7554 (1)		esperado *	205,5	206		

* : 1/2 córneos, 1/2 harinosos.

Si se comparan estas retrocruzas en las que interviene *floury-a* córneo, con las efectuadas con *floury-a* harinoso, se observan las claras diferencias de segregación: mientras en las primeras la proporción es 5:3, en las segundas se cumple la 1:1 ajustadamente (cuadros 9 y 10).

De los resultados obtenidos puede entonces manifestarse que dos genes complementarios dominantes en dos dosis suprimen la expresión fenotípica del gene *floury-a*; a estos supresores se los designa tentativamente *supresor-1 floury-a* (*sfl-a*) y *supresor-2 floury-a* (*s₂fl-a*).

De acuerdo a esta hipótesis el genotipo del endosperma de la línea *floury-a* córneo sería *fl-a/fl-a/fl-a sfl-a/sfl-a/sfl-a s₂fl-a/s₂fl-a/s₂fl-a* mientras que el de la línea normal sería *+ / + / + Sfl-a/Sfl-a/Sfl-a S₂fl-a/S₂fl-a/S₂fl-a*.

En las F₂ los granos con genotipo *fl-a/fl-a/fl-a* tendrían 16 combinaciones diferentes de los supresores, de los cuales 4 de ellos (4/16 de los granos *floury-a* condicionarían fenotipo córneo.

Estos genotipos de granos F₂ se detallan a continuación:

	<i>Sfl-a/Sfl-a/Sfl-a</i>	<i>S₂fl-a/S₂fl-a/S₂fl-a</i>	harinoso
<i>fl-a/fl-a/fl-a</i>	<i>Sfl-a/Sfl-a/sfl-a</i>	<i>s₂fl-a/s₂fl-a/s₂fl-a</i>	harinoso
	<i>sfl-a/sfl-a/sfl-a</i>	<i>s₂fl-a/s₂fl-a/S₂fl-a</i>	córneo

En una espiga constituida por granos F₂, proveniente del cruzamiento entre *floury-a* y líneas normales (córneos) se obtienen genotipos posibles para el locus *floury*:

- + / + / +
- + / + / *fl-a*
- fl-a* / *fl-a* / +
- fl-a* / *fl-a* / *fl-a*

De estos cuatro genotipos sólo el homocigota para *floury-a*, es decir *fl-a/fl-a/fl-a* condiciona fenotipo harinoso, mientras que los tres primeros condicionan fenotipo córneo por ser *floury-a* recesivo en dos dosis. Cada uno de estos genotipos puede a su vez combinarse con los supresores 1 y 2 (*sfl-a* y

s₂fl-a) en 16 genotipos de la misma manera como se indicó para los *floury-a* homocigotas. Por lo tanto, de los 64 genotipos probables (segregación de 3 pares de alelos en F₂), los que llevan el alelo normal (+) en el locus *floury* condicionan fenotipo córneo, es decir que 48 gramos sobre 64 deberían ser córneos. Como se señaló anteriormente, por la acción modificadora de los supresores, 4/16 de los gramos con genotipo *fl-a/fl-a/fl-a* serían de fenotipo córneo, por lo que sumados a los 48 daría una proporción de 52 córneos: 12 harinosos y representaría una proporción de 13 córneos: 3 harinosos en la segregación de endosperma.

En las retrocruzas los genotipos de los gramos *fl-a/fl-a/fl-a* se consignan seguidamente, de los mismos 1/4 son de fenotipo córneo:

	<i>sfl-a/sfl-a/sfl-a</i>	<i>s₂fl-a/s₂fl-a/s₂fl-a</i>	córneo
	<i>sfl-a/sfl-a/sfl-a</i>	<i>S₂fl-a/S₂fl-a/s₂fl-a</i>	harinoso
<i>fl-a/fl-a/fl-a</i>	<i>Sfl-a/Sfl-a/sfl-a</i>	<i>s₂fl-a/s₂fl-a/s₂fl-a</i>	harinoso
	<i>Sfl-a/Sfl-a/sfl-a</i>	<i>S₂fl-a/S₂fl-a/s₂fl-a</i>	harinoso

Cuando se retrocruza la F_1 de genotipo $+/fl-a Sfl-a/sfl-a S_2fl-a/s_2fl-a$ por la línea *floury-a* córnea de genotipo probable $fl-a/fl-a sfl-a/sfl-a s_2fl-a/s_2fl-a$ se producen 8 genotipos probables de los cuales 4 de ellos son para endosperma $+/+fl-a$ y condicionan fenotipo córneo.

Si se considera solamente el locus *floury* los otros 4 genotipos probables son de constitución $fl-a/fl-a/fl-a$.

Cada uno de esos 8 genotipos puede a su vez combinarse con los supresores 1 y 2 de la misma manera que se señaló posteriormente para $fl-a/fl-a/fl-a$. Como 1/4 de los endospermas $fl-a/fl-a/fl-a$ deberían ser córneos por la acción modificadora de los supresores, la segregación en la retrocruza sería por lo tanto de 5 córneos: 3 harinosos.

De acuerdo a lo manifestado por otros autores, respecto de la acción de genes supresores sobre *opaco-2*, se infiere que ciertos sistemas poligénicos tendrían un "efecto supresor parcial" sobre la manifestación de un gene. Tal sería el producido por los modificadores de textura de *opaco-a*, que como es señalado por Bjarnason *et al.* (1977), solamente ejercen un gran efecto sobre la textura, teniendo sobre el nivel de lisina una pequeña influencia.

En otros casos, un gene supresor como el encontrado por Pollacsek (1970) tiene un "efecto supresor total", ya que tanto modifica la expresión fenotípica de textura de *opaco-2* como su regulación sobre el nivel de lisina.

Desde el punto de vista del aprovechamiento de estos genes para mejorar la calidad proteica del maíz, los "supresores totales" no tienen importancia, en cambio aquellos que solamente modifican la textura sin afectar mayormente los niveles de lisina y triptofano resultan de gran utilidad.

La utilización del término "supresor total" no quiere indicar que se ejerza una anulación completa sobre todas las manifestaciones de un gene, sino solamente sobre las conocidas, es decir las que se han estudiado, pues cuando más se profundiza en el conoci-

miento se establecen nuevas características que pueden ser condicionadas por un mismo gene.

Los genes supresores encontrados en el presente estudio sobre el *floury-a* serían aparentemente "supresores parciales" y que no retornarían el nivel de lisina y triptofano a su nivel normal.

La línea *floury-a* córneo empleada no es de alta calidad proteica, pero tampoco lo es de calidad normal, ya que tiene niveles de lisina y triptofano bastante superiores a los de una línea normal.

Es por ello que todavía deben realizarse futuros estudios para lograr una línea de fenotipo córneo con tan alta calidad proteica como la condicionada por el sistema *floury-a* en granos harinosos (Magoja, 1978).

Dado que tampoco la línea *floury-a* córneo es de nivel normal de lisina y triptofano, puede aseverarse que los supresores hallados no ejercen una "supresión total", es decir, serían del tipo de modificadores que suprimen la expresión de textura de *opaco-2* sin afectar mayormente el nivel de lisina, con la ventaja desde el punto de vista de su utilización práctica, de ser relativamente fácil su incorporación ya que se trata de solamente dos.

BIBLIOGRAFIA

- 1) Bjarnason, M., W. G. Pollmer and D. Klein, 1976. Inheritance of modified endosperm structure and lysine content in opaque-2 maize-I. Modified endosperm structure. *Cereal Research Communications*, 4(4): 401-410.
- 2) Bjarnason, M., W. G. Pollmer and D. Klein, 1977. Inheritance of modified endosperm structure and lysine content in opaque-2 maize-II. Lysine content. *Cereal Research Communications*, 5(1): 49-58.
- 3) Magoja, J. L., 1978. Floury-a high lysine system. *Maize Genet. N. Letter*, 52:37.
- 4) Mazoti, L. B., 1940. Estudios genéticos sobre maíces amiláceos de Argentina. *Anales del Instituto Fitotécnico de Santa Catalina*, 2: 17-26.
- 5) Paez, A. V., J. L. Helm and M. S. Zuber, 1969.

- Lysine content of opaque-2 maize kernels having different phenotypes. *Crop Science*, 9 (2): 251-257.
- 6) Pollacsek, M., A. Cauderon and M. Caenen, 1969. Kernel texture and lysine content in opaque-2 maize. INRA, Clermont-Ferrand, *Pl. Breed. Sta. France*, 49-53. Cit. en *Maize Q. P. Abs.* (1960-1974)83.
- 7) Pollacsek, M., A. Cauderon et M. Caenen, 1970. Modification chez le maïs de l'expression du gene opaque-2 par un gene supprimeur dominant. *Ann. Amélior. Pl.* 20: 337. Cit. en *Maize Q. P. Abs.* (1960-1974)176.
- 8) Pradilla, A. G., C. A. Francis and F. A. Linares, 1973. Studies on protein quality of flint phenotypes of opaque-2 modified maize. *Archivos Latinoamericanos de Nutrición*, 23 (2) 217-223.
- 9) Robutti, J. L., R. C. Hosney and C. W. De-yoe, 1974. Modified opaque-2 endosperm-I-Protein distribution and amino acid composition. *Cereal Chemistry*, 51(2): 163-172.
-