

MAPEO DE QTL PARA RESISTENCIA A MAL DE RÍO CUARTO EN MAÍZ

Di Renzo M.A., Bonamico N.C.

Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad Nacional de Río Cuarto
(Código Postal X5804BYA, 5800 Río Cuarto, Córdoba)

mdirenzo@ayv.unrc.edu.ar

ABSTRACT

Mal de Río Cuarto (MRC) is the most important disease of maize. It is endemic in certain areas of Argentina, and produced by a vector identified as Mal de Río Cuarto virus (MRCV), genus *Fijivirus*, Family *Reoviridae*. Initial studies showed that resistance to MRCV is an oligogenic trait with moderate to low heritability, governed by nuclear genes with dominant and additive effects. Genotypes usually have unpredictable responses because this viral disease, which occurs unsystematically, has a marked genotype-environment interaction. QTL mapping for MRCV reaction allowed the determination of number and individual effects of the *loci* involved and the estimation of interactions among these genes and with the environment. Results obtained with different mapping populations, genetic backgrounds and methods of statistical analysis indicate that QTLs are located in the same regions where loci of resistance to other pathogens are grouped into clusters. QTLs for reaction to MRCV are located in chromosomes 1, 3, 4, 6, 8, and 10, and account for 6–42 % of the phenotypic variation depending on populations, environments and methods of analysis. In particular, QTLs of bins 1.02/3, 8.02/3 and 10.02/4 could be considered promising for detecting candidate genes related to this viral disease. Additional studies will allow their use in breeding, germplasm conservation and genomic analysis.

Key words: Molecular markers, quantitative trait loci, viral disease, MRCV.

RESUMEN

La enfermedad más importante del maíz en la Argentina es el Mal de Río Cuarto (MRC). Producida por el virus identificado como Mal de Río Cuarto virus (MRCV) género *Fijivirus*, Familia *Reoviridae*, es una enfermedad endémica de la región central de Argentina. Estudios iniciales mostraron que la resistencia al MRCV es un carácter oligogénico de moderada a baja heredabilidad, regido por genes nucleares con efectos aditivos y dominantes. Los genotipos usualmente tienen respuestas impredecibles porque esta enfermedad virósica, que se presenta de manera no sistemática, manifiesta una marcada interacción genotipo-ambiente. El mapeo de QTL para la reacción al MRCV permitió determinar el número y el efecto individual de *loci* involucrados y estimar las interacciones entre estos genes y de ellos con el ambiente. Los resultados obtenidos con diferentes poblaciones de mapeo, fondos genéticos y métodos de análisis estadísticos indican que los QTL identificados en la mayoría de los ambientes de evaluación se ubican en las mismas regiones cromosómicas en las que se han detectado *loci* de resistencia a otros patógenos agrupados en racimo (*cluster*). Los QTL para reacción a MRCV están ubicados en los cromosomas 1, 3, 4, 6, 8 y 10, los cuales explican entre 6 y 42 % de la variación fenotípica según las poblaciones, los ambientes y los métodos de análisis. En particular, los QTL de los *bins* 1.02/3, 8.02/3 y 10.02/4 podrían considerarse promisorios para detectar genes candidatos relacionados con esta enfermedad virósica. Estudios adicionales permitirán su utilización en mejoramiento genético, conservación de germoplasma y análisis genómico.

Palabras clave: Marcadores moleculares, loci de caracteres cuantitativos, enfermedad viral, MRCV.

El inminente cambio climático favorecerá la propagación y el aumento poblacional de los insectos vectores de virus que causan enfermedades en plantas, por lo que en el futuro, éstas podrían incrementarse (Hogehout *et al.*, 2008). En los últimos años en las regiones templadas los inviernos han sido más cálidos y coincidentemente varios cultivos han presentado mayores problemas asociados con enfermedades transmitidas por insectos vectores. En un clima cada vez más inestable, la acumulación y la combinación de genes de resistencia que provienen de diversas fuentes de germoplasma brindarán soluciones de mayor durabilidad a los problemas de resistencia a enfermedades (Lucas, 2010).

La patología más importante del maíz en Argentina, debido a su severidad, incidencia y creciente difusión del área afectada, es el Mal de Río Cuarto (MRC) (Redinbaugh y Pratt, 2009). El *Mal de Río Cuarto virus* (MRCV) como agente causal pertenece al género *Fijivirus*, Familia *Reoviridae* (Distéfano *et al.*, 2002) y su transmisión natural se realiza por medio del insecto vector *Delphacodes kuscheli* (Ornaghi *et al.*, 1993) en forma persistente, circulativa y propagativa. El síntoma característico y distintivo del MRC lo constituye la proliferación de tejidos o enaciones sobre las nervaduras en el envés de las hojas (March *et al.*, 1995). En años de gran intensidad se han registrado lotes con pérdidas en los rendimientos superiores a 70 % (Rodríguez Pardina *et al.*, 1998).

Los progresos en el mejoramiento para lograr genotipos resistentes a la acción del MRCV mediante el uso de métodos tradicionales pueden ser lentos y costosos debido al fuerte efecto ambiental y a la escasa disponibilidad de fuentes de resistencia. Estudios iniciales sobre genética cuantitativa básica, muestran que la resistencia a MRC no está influenciada por herencia extracromosómica y que los efectos genéticos son de tipo aditivo y de dominancia parcial (Presello *et al.*, 1995; Di Renzo *et al.*, 2002; Di Renzo *et al.*, 2004; Kreff *et al.*, 2006). Resultados obtenidos con una generación temprana $F_{2,3}$ (Di Renzo *et al.*, 2002; Kreff *et al.*, 2006) y con líneas endocriadas recombinantes (RIL) derivadas de varias generaciones de autofecundación $F_{2,6}$ (Bonamico *et al.*, 2012) revelaron que la resistencia a MRC es un carácter de herencia oligogénica de moderada a baja heredabilidad. Cuando se utilizó una generación temprana $F_{2,3}$ evaluada fenotípicamente bajo condiciones de transmisión natural en Bulnes 1999, Sampacho 1999 y Sampacho 2000, el valor de heredabilidad estimado a través de ambientes fue de 0,44 (Di Renzo *et al.*, 2002). En cambio, en

la población de RIL evaluada bajo condiciones semejantes en Río Cuarto en 2005 y 2006, y en Sampacho en 2004 y 2005, los valores de heredabilidad a través de los cuatro ambientes fluctuaron entre 0,20 y 0,27 según la variable utilizada. La intensidad de la reacción a MRCV también se expresó en términos de BLUPs (*Best Linear Unbiased Prediction*) en el contexto de los modelos mixtos (Bonamico *et al.*, 2012).

Si bien la enfermedad se presenta de manera no sistemática ya que para su desarrollo requiere de la interacción entre un vector competente, un patógeno virulento, un hospedante susceptible y un ambiente favorable (Redinbaugh y Pratt, 2009; Lucas, 2010), los genotipos mostraron una respuesta impredecible evidenciada por la significativa interacción genotipo-ambiente y la baja correlación entre datos provenientes de diferentes ambientes.

En general en las descendencias provenientes de cruzamientos biparentales se observó que algunos genotipos presentaron mayor reacción al MRCV que el padre susceptible y otros menor que el tolerante. Es posible que esta moderada segregación transgresiva se deba tanto a efectos genéticos como a efectos ambientales o a errores experimentales (Di Renzo *et al.*, 2002; Bonamico *et al.*, 2012).

Estudios posteriores, en los que además del fenotipo relacionado con la reacción al MRCV se utilizaron polimorfismos moleculares, permitieron ubicar regiones cromosómicas responsables de la expresión de *loci* involucrados en la resistencia a MRCV.

Una forma básica y preliminar de mapeo de QTL para reacción a MRCV consistió en comparar las medias de los genotipos moleculares provenientes de descendencias de cruzamientos biparentales. Utilizando los genotipos de los marcadores para definir los niveles del factor tratamiento, se realizaron análisis de la varianza (ANOVA) para cada marcador individual y se probó la asociación marcador-carácter mediante pruebas F (Di Renzo *et al.*, 2004; Farielli, 2004). El análisis de la varianza permitió identificar marcadores SSR ubicados en los cromosomas 1, 3, 4, 6, 8 y 10 asociados significativamente ($p < 0.05$) con la variación observada en la reacción al MRCV.

Una limitante del ANOVA consiste en que tanto un QTL muy ligado con un efecto moderado como un QTL débilmente ligado con un efecto mayor producen efectos similares en la asociación marcador-carácter. Las limitaciones del análisis de marcadores individuales son superadas mediante la utilización de la información provista por mapas de ligamiento. El mapeo de QTL mediante modelos

estadísticos adecuados busca determinar el número y el efecto individual de los *loci* que regulan caracteres complejos y estimar las interacciones entre estos genes y de ellos con el ambiente (Xu, 2010). La estrategia predominante para la construcción de mapas de ligamiento en plantas ha sido la utilización de poblaciones de mapeo previamente diseñadas y, por lo tanto, de estructura genética conocida. Para el mapeo de QTL asociados a resistencia a MRC en maíz se analizaron poblaciones segregantes provenientes de cruzamientos biparentales (F_2 , RIL y NIL). Estas poblaciones son ampliamente utilizadas para el mapeo de caracteres de interés en distintos programas de mejoramiento (Xu, 2010).

Mediante la estrategia llamada mapeo por intervalo (IM) (Lander y Botstein, 1989) la presencia de un QTL es evaluada a intervalos regulares sobre el mapa de ligamiento. Los marcadores flanqueantes pueden ser utilizados para inferir probabilidades condicionales para los genotipos de los QTL dado los genotipos de los marcadores flanqueantes y la frecuencia de recombinación entre los QTL y los marcadores. Con este método de análisis y utilizando una población de RIL, fueron identificados dos QTL ubicados en el cromosoma 1 (bin 1.01) y 4 (bin 4.08), que explicaron entre 8 y 10 % de la variación fenotípica en la reacción al MRCV (Bonamico *et al.*, 2012). Mediante el IM y genotipado selectivo, utilizando una población de $F_{2:3}$ con un fondo genético diferente al del estudio anteriormente mencionado, Borghi (2012) identificó tres QTL para resistencia al MRCV, ubicados en el cromosoma 1 (bin 1.01 y 1.07) y 10 (bin 10.04/5), que explicaron entre 28 y 42 % de la variación fenotípica.

Mejoras al mapeo por intervalo propuestas por Jansen y Stam (1994) y Zeng (1994) combinan la regresión múltiple y el mapeo por intervalo simple. La estrategia llamada mapeo por intervalo compuesto (CIM) mejora la precisión y el poder del análisis de los QTL introduciendo marcadores como cofactores (covariables) para controlar la variación genética debido a la segregación de QTL en otras partes del genoma. Utilizando este método, Di Renzo *et al.* (2004) identificaron dos QTL ubicados en el cromosoma 1 (bin 1.03) y 8 (bin 8.03/4), que explicaron simultáneamente 36,2 % de la variación fenotípica en la reacción al MRCV. Mediante el método de mapeo por intervalo compuesto, Bonamico *et al.* (2012) informaron la existencia de cuatro QTL que explicaron entre 6 y 14 % de la variación fenotípica en la reacción al MRCV, la cual se cuantificó por medio de las variables incidencia y

severidad de enfermedad. Estos QTL, que se localizaron en los cromosomas 1 (bins 1.01 y 1.06), 4 (bin 4.08) y 10 (bin 10.02), explicaron entre 6 y 14 % de la variación fenotípica observada. Resultados recientes obtenidos con una población $F_{2:3}$, proveniente de un cruzamiento con fondo genético distinto al utilizado en los experimentos anteriores, y empleando también el CIM como metodología de análisis junto con genotipado selectivo, indicaron tres QTL para resistencia a MRC en los cromosomas 1 (bins 1.03 y 1.07) y 10 (bin 10.03/4), que explican entre 13 y 32 % de la variación fenotípica (Borghi, 2012). Kreff (2009) trabajó con dos poblaciones segregantes provenientes de cruzamientos biparentales con fondos genéticos distintos a los utilizados por Bonamico *et al.* (2012) y Borghi (2012) y mediante el método de mapeo por intervalo compuesto identificó marcadores tipo SSR y SNP asociados significativamente con resistencia a MRC en los cromosomas 2 y 5.

En coincidencia con numerosos trabajos de mapeo de QTL para resistencia a virosis en plantas en los que los alelos favorables provienen de ambos progenitores (Carson *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2008), nuestros resultados muestran que el progenitor susceptible aportó alelos favorables que aumentan la resistencia en muchos de los QTL identificados (Bonamico *et al.*, 2012; Borghi, 2012; Di Renzo *et al.*, 2004), lo cual apoya el origen genético de los fenotipos transgresivos.

Otro método utilizado para ubicar regiones cromosómicas responsables de la expresión de *loci* involucrados en la resistencia a MRC, fue el análisis discriminante discreto (AD) (Zhang *et al.*, 2005). La evaluación fenotípica se realizó en una población de RIL en seis ambientes pertenecientes a la zona central de la Argentina, en donde la enfermedad es endémica. Esta metodología de análisis permitió identificar marcadores SSR pertenecientes a los cromosomas 1, 2, 6 y 8 significativamente asociados con grado de severidad y otros caracteres relacionados a síntomas de la enfermedad MRC (Bonamico *et al.*, 2010).

Otra estrategia para el mapeo de QTL es el mapeo de asociación o desequilibrio de ligamiento (LD) que consiste en utilizar poblaciones que no provienen de cruzamientos específicos previamente diseñados, por lo que la estructura genética es desconocida (Flint-García *et al.*, 2003). Mediante la aplicación de este método y el uso de una población de NIL de maíz, Kreff (2009) identificó marcadores asociados significativamente con resistencia a MRC en el cromosoma 2. Actualmente se están analizando, mediante mapeo por asociación, datos moleculares (SNP) y fenotí-

picos relacionados con resistencia a MRC procedentes de una colección de líneas de introgresión de teosinte (*Zea mays* spp. *parviglumis*) cedida por la Dra. Flint-García (Dallo *et al.*, 2012).

Numerosas investigaciones describen la existencia de regiones cromosómicas en las que los *loci* de resistencia a patógenos se agrupan en *cluster* sobre algunos cromosomas en lugar de estar distribuidos al azar. Así, en el genoma del maíz, Wisser *et al.* (2006) informaron la presencia de dos *clusters* en los cromosomas 1 y 3, respectivamente; y de un *cluster* en cada uno de los cromosomas 2, 4, 5 y 10. Redinbaugh y Pratt (2009) señalaron cuatro *clusters* en los cromosomas 1, 3, 6 y 10. Con anterioridad, McMullen y Simcox (1995) mencionaron dos *clusters* de genes de resistencia a virus en los cromosomas 1 y 6. Para la reacción al MRCV los resultados obtenidos con diferentes poblaciones de mapeo, diferentes fondos genéticos y métodos de análisis estadísticos, sugirieron que los QTL asociados con la resistencia a la enfermedad MRC en la mayoría de los ambientes de evaluación, están ubicados en los cromosomas 1, 3, 4, 6, 8 y 10 (Bonamico, 2010; Bonamico *et al.*, 2012; Borghi, 2012; Di Renzo *et al.*, 2004; Kreff *et al.*, 2006), lo cual sugiere que las regiones cromosómicas identificadas se hallan involucradas en la resistencia a otras enfermedades de maíz. Particularmente los QTL cuyas posiciones corresponden a los *bins* 1.02/3, 8.02/3 y 10.02/4 y que fueron ampliamente identificados, podrían

considerarse promisorios para la detección de genes candidatos relacionados con esta enfermedad virósica (Tabla 1).

El alto costo y la inestabilidad de los QTL frente a distintas condiciones ambientales han sido un obstáculo importante para la adopción de la selección asistida por marcadores (MAS) en el mejoramiento genético de algunas especies vegetales (Collard y Mackill, 2008). La reacción al MRCV está fuertemente afectada por el ambiente de crecimiento. Bonamico *et al.* (2012) informaron que algunos QTL presentaron comportamiento inestable aunque la interacción QTLx E contribuyó poco a la variabilidad total. La presencia de QTL específicos de ambiente, aunque no son los de mayor interés, pueden ser de valor para mejorar la productividad si se consideran características ambientales particulares (Paterson *et al.*, 1991).

Los resultados obtenidos podrían contribuir al desarrollo de programas eficientes de mejoramiento genético para resistencia a MRC en maíz, especie vegetal de interés regional y nacional. Las investigaciones realizadas han generado conocimientos teóricos y prácticos favorables para la comprensión de los mecanismos genéticos involucrados en la reacción a la infección del MRCV. Estudios adicionales permitirían utilizar estos QTL para aumentar la eficiencia de los programas de mejoramiento mediante la selección (MAS) y retrocruza (MAB) asistida por marcadores, como así también en la conservación de germoplasma y en técnicas genómicas.

Tabla 1. Identificación de QTL y marcadores moleculares asociados con la reacción al virus Mal de Río Cuarto.

¹ISE = Índice de severidad de enfermedad.

²SIM = Mapeo por intervalo simple; CIM= Mapeo por intervalo compuesto; ANOVA= Análisis de la varianza; AD= Análisis discriminante discreto.

Progenitor Susceptible	Progenitor Resistente	Población de Mapeo	Carácter	Locí de Resistencia	Cromosoma (BIN)	Método de Análisis ²	Referencia Bibliográfica
Mo17	BLS14	F _{2:3}	ISE	Dos QTL	1 (1.03), 8 (8.03-4)	CIM	Di Renzo <i>et al.</i> (2004)
				Siete SSR	1 (1.03, 1.04), 8 (8.02, 8.06)	ANOVA	
-	-	F _{2:3}	Síntomas de MRC	Cinco QTL	1 (1.02-03, 1.07-08), 4 (4.05-7), 8 (8.02), 10 (10.04-5)	CIM	Kreff <i>et al.</i> (2006)
-	-	RIL NIL	GRADO	SSR SNP	2, 5 2, 5	CIM LD	Kreff (2009)
Mo17	BLS14	RIL	ISE	Siete QTL	1 (1.03, 1.06), 4 (4.03, 4.05), 6 (6.02), 8 (8.03), 10 (10.02)	SIM/CIM	Bonamico <i>et al.</i> (2010)
Mo17	BLS14	RIL	Síntomas de MRC y severidad	Ocho SSR	1 (1.02, 1.06), 2 (2.06), 6 (6.02), 8 (8.08)	AD	Bonamico <i>et al.</i> (2010)
Mo17	BLS14	RIL	Incidencia y severidad	Cuatro QTL	1 (1.01, 1.06), 4 (4.08), 10 (10.02)	SIM/CIM	Bonamico <i>et al.</i> (2012)
B73	LP116	F _{2:3}	ISE	Tres QTL	1 (1.03, 1.07), 10 (10.04)	SIM/CIM	Borghi (2012)

BIBLIOGRAFÍA

- Bonamico N. (2010) Mapeo de QTL en líneas endocriadas recombinantes de maíz: Regiones del genoma que confieren tolerancia a Mal de Río Cuarto. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Río Cuarto, Río Cuarto, Córdoba.
- Bonamico N.C., Balzarini M.G., Arroyo A.T., Ibañez M.A., Díaz D.G., Salerno J.C., Di Renzo M.A. (2010) Association between microsatellites and resistance to Mal de Río Cuarto in maize by discriminant analysis. *YTON* 79: 31-38.
- Bonamico N.C., Di Renzo M.A., Ibañez M.A., Borghi M.L., Díaz D.G., Salerno J.C. (2012) QTL analysis of resistance to Mal de Río Cuarto disease in maize using a RIL population. *J. Agr. Sci.* 150 (5): 619-629. (CJO doi: 10.1017/ S0021859611000943).
- Borghi M.L. (2012) Identificación de QTL ligados a resistencia al Mal de Río Cuarto en maíz. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Rosario, Rosario, Santa Fé.
- Carson M.L., Stuber C.W., Senior M.L. (2004) Identification and mapping of quantitative trait loci conditioning resistance to Southern Leaf Blight of maize caused by *Cochliobolus heterostrophus* race O. *Phytopathology* 94 (8): 862-867.
- Collard B.C.Y., Mackill D.J. (2008) Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363: 557-572.
- Dallo M., Flint-García S., Peña Malavera A., Balzarini M., Di Renzo M. (2012) Buscando estructura poblacional en líneas de introgresión de maíz. X Congreso Latinoamericano de Sociedades de Estadística (CLATSE), 16-19 octubre 2012, Córdoba, Argentina.
- Di Renzo M.A., Bonamico N.C., Díaz D.D., Salerno J.C., Ibañez M.A., Gesumaría J.J. (2002) Inheritance of resistance to Mal de Río Cuarto (MRC) disease in *Zea mays* (L.). *J. Agr. Sci.* 139: 47-53.
- Di Renzo M.A., Bonamico N.C., Díaz D.D., Ibañez M.A., Faricelli M.E., Balzarini M.G., Salerno J.C. (2004) Microsatellite markers linked to QTL for resistance to Mal de Río Cuarto disease in *Zea mays* L. *J. Agr. Sci.* 142: 289-295.
- Distéfano A.J., Conci L.R., Muñoz Hidalgo M., Guzmán F.A., Hopp H.E., Del Vas M. (2002) Sequence analysis of genome segments S4 and S8 of *Mal de Río Cuarto virus* (MRCV): evidence that the virus should be a separate Fijivirus species. *Arch. Virol.* 147: 1699-1709.
- Faricelli M.E. (2004) Marcadores moleculares en *Zea mays* (L.) asociados a tolerancia al Mal de Río Cuarto. Trabajo final de Grado Ingeniería Agronómica, Universidad Nacional de Río Cuarto, Río Cuarto, Córdoba.
- Flint-García S.A., Thornsberry J.M., Buckler E.S. (2003) Structure of linkage disequilibrium in plants. *Ann. Rev. Plant Biol.* 54: 357-374.
- Hogenhout S.A., El-Desouky A., Whitfield A.E., Redinbaugh M.G. (2008) Insect vector interactions with persistently transmitted viruses. *Annu. Rev. Phytopathol.* 46: 327-359.
- Jansen R.C., Stam P. (1994) High resolution of quantitative traits into multiple *loci* via interval mapping. *Genetics* 136: 1447-1455.
- Kreff E.D., Pacheco M.G., Díaz D.G., Robredo C.G., Puecher D., Céliz A., Salerno J.C. (2006) Resistance to *Mal de Río Cuarto Virus* in maize: A QTL Analysis. *J. Basic Appl. Genet.* 17: 41-50.
- Kreff E.D. (2009) Genómica aplicada al mapeo preciso de genes de resistencia al Mal de Río Cuarto en maíz. Tesis Doctorado, Universidad Nacional de Rosario, Rosario, Santa Fé.
- Lander E.S., Botstein D. (1989) Mapping mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. *Genetics* 121: 185-199.

- Li X.H., Wang Z.H., Gao S.R., Shi H.L., Zhang S.H., George M.L.C., Li M.S., Xie C.X. (2008) Analysis of QTL for resistance to head smut (*Sporisorium reilianum*) in maize. *Field Crops Res.* 106: 148-155.
- Lucas J.A. (2010) Advances in plant disease and pest management. *J. Agr. Sci.* 149: 91-114.
- March G.J., Balzarini M., Ornaghi J.A., Beviacqua J.E., Marinelli A. (1995) Predictive model for “Mal de Río Cuarto” disease intensity. *Plant Dis.* 79: 1051-1053.
- McMullen M.D., Simcox K.D. (1995) Genomic organization of disease and insect resistance genes in maize. *Mol. Plant. Microbe.* 8: 811-815.
- Ornaghi J.A., Boito G., Sanchez G., March G., Beviacqua J. (1993) Studies on the populations of *Delphacodes kuscheli* Fennah in different years and agricultural areas. *J. Gen. Breed.* 47: 277-282.
- Paterson A.H., Damon S., Hewitt J.D., Zamir D., Rabinowitch H.D., Lincoln S.E., Lander E.S., Tanksley S.D. (1991) Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparison across species, generations, and environments. *Genetics* 127: 181-197.
- Presello D., Céliz A., Frutos E. (1995) Efectos genéticos asociados con la resistencia a la enfermedad Mal de Río Cuarto en líneas endocriadas de maíz. In: Avila L.G., Céspedes L.M. (Eds.) *Proceedings of III Latin American and XVI Andean Zone of Maize Researchers Meeting*. Tomo I. Fundación Patiño SI. Bolivia. pp. 407-413.
- Redinbaugh M.G., Pratt R.C. (2009) Virus Resistance. In: Bennetzen J.L., Hake S.C. (Eds.) *Handbook of Maize: Its Biology*. Springer-Verlag, New York, pp. 251-270.
- Rodríguez Pardina P.E., Giménez Pecci M.P., Laguna I.G., Dagoberto E., Truol G. (1998) Wheat: A new natural host for the Mal de Río Cuarto virus in the endemic disease area, Río Cuarto, Córdoba Province, Argentina. *Plant Dis.* 82: 149-152.
- Wisser R.J., Balint-Kurti P.J., Nelson R.J. (2006) The genetic architecture of disease resistance in maize: a synthesis of published studies. *Mini-Review. Phytopathology* 96: 120-129.
- Xu Y. (2010) *Molecular plant breeding*. 1st edition. London, UK: CAB International, Wallingford.
- Zeng Z.B. (1994) Precision mapping of quantitative trait loci. *Genetics* 136: 1457-1468.
- Zhang N., Xu Y., Akash M., McCouch S., Oard J.H. (2005) Identification of candidate markers associated with agronomic traits in rice using discriminant analysis. *Theor. Appl. Genet.* 110: 721-729.

AGRADECIMIENTOS

El estudio de la forma de herencia de la resistencia y la identificación de QTL (*quantitative trait loci*) asociados con la reacción al MRCV constituye una línea de investigación de nuestro grupo de trabajo, que ha sido desarrollada en forma conjunta con investigadores del INTA Castelar y Pergamino en el marco de distintos proyectos de investigación (FONCyT, SECYT UNRC y Agencia Córdoba Ciencia S.E.), y de un convenio de vinculación institucional y tecnológico INTA-UNRC. Así mismo se trabajó conjuntamente con investigadores de la cátedra de Estadística y Biometría de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la UNC.