

Expediente N° 23890

1. Base Genética para el Índice de Cambio de Rasgos Fotomorfogénicos ante el Incremento de la Densidad en la Población IBM (B73xMo17) Syn4 de Maíz (*Zea mays* L.)

2.1 Navas Mauro Jerónimo

2.2 QTLs; Índice de Cambio, RILs de maíz, Tolerancia. Estrés por alta densidad.

3. Director

3.1. Ing. Agr. Dr. López cesar Gabriel

3.2. Profesor Titular de la Cátedra de Mejoramiento Genético Vegetal de la Universidad Nacional de Lomas de Zamora-Facultad de Ciencias Agrarias.

3.3 Dedicación exclusiva

4. Codirector

4.1. Ing. Agr. Dr. Salvador Juan Pablo Incognito

4.2. Profesor Adjunto de la Cátedra de Mejoramiento Genético Vegetal de la Universidad Nacional de Lomas de Zamora-Facultad de Ciencias Agrarias.

4.3 Dedicación exclusiva

**Base Genética para el Índice de  
Cambio de Rasgos Fotomorfogénicos  
ante el Incremento de la Densidad en  
la Población IBM (B73xMo17) Syn4 de  
Maíz (*Zea mays* L.)**

## ÍNDICE

|  |    |
|--|----|
| RESUMEN.....   | 4  |
| 1. INTRODUCCIÓN.....   | 5  |
| 2. MATERIALES Y MÉTODOS.....   | 7  |
| 2.1. <i>Material Vegetal y Diseño Experimental</i> .....             | 7  |
| 2.2. <i>Mediciones Fenotípicas</i> .....                             | 7  |
| 2.3. <i>Análisis de Datos</i> .....                                  | 8  |
| 2.4. <i>Análisis Fenotípicos</i> .....                               | 8  |
| 2.5. <i>Análisis de QTLs</i> .....                                   | 9  |
| 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....                                       | 9  |
| 3.1. <i>Caracterización ambiental y Respuesta fenotípica</i> .....   | 9  |
| 3.2. <i>Relaciones fenotípicas entre rasgos per-se y su IC</i> ..... | 13 |
| 3.3. <i>Mapeo de QTLs</i> .....                                      | 15 |
| 4. CONCLUSIONES.....   | 22 |
| 5. AGRADECIMIENTOS.....  | 22 |
| 6. BIBLIOGRAFÍA.....   | 23 |

## **RESUMEN**

En las últimas décadas la densidad de plantas (DP) y el rendimiento de grano se incrementaron conjuntamente a través del tiempo. La DP, expone al cultivo a cambios en el ambiente lumínico provocando la respuesta de rasgos fotomorfogénicos de la planta para evitar el sombreado. Existe escasa información acerca de la base genética de la respuesta de dichos rasgos a aumentos en la DP y su independencia de la de los rasgos per-se. Los objetivos de este trabajo fueron: i) identificar QTLs para rasgos fotomorfogénicos y sus Índices de Cambio ante el aumento en la DP, ii) establecer si existen colocalizaciones entre los IC y entre estos y los rasgos per-se. iii) establecer el grado de correlación entre los IC y los rasgos fotomorfogénicos. Los datos utilizados corresponden a 160 RILs de maíz provenientes de la población de mapeo IBM (B73xMo17) Syn4. Se utilizó el "Susceptibility Stress Index", o "Índice de cambio" modificado  $IC = (Y_{AD}/Y_{BD})/ICM$ ;  $ICM = (Y_{MAD}/Y_{MBD})$  o Intensidad de Cambio Medio (ICM). Se llevaron a cabo dos experimentos (Exp 1 y Exp 2) bajo dos DP [baja (BD) y alta (AD), 5 y 10 pl. m<sup>-2</sup>, respectivamente). Se registró: Altura de Planta (AP), Altura de Espiga (AE), su relación (AE/AP), Largo al Quiebre de la hoja (LQ), Largo Total (LT), su relación (LQ/LT), Ancho (AH), Área Foliar (AF), Ángulo Foliar (AV) y Valor de Orientación (VOH). Se estimaron los BLUPs para los rasgos mediante un procedimiento multi-carácter-multi-ambiente (MC/MA). Los QTLs se mapearon utilizando un procedimiento MC/MA. En el Exp 1, que presentó una ICM mayor que el Exp 2, se halló un mayor número de QTLs y una mayor asociación entre los rasgos per-se y su IC. Se encontraron 4 QTLs para el IC de AP, ( $IC_{AP}$ ), 2 para el IC del AV, ( $IC_{AV}$ ) y 1 AE/AP ( $IC_{AE/AP}$ ) en el Exp 1 y 1 para  $IC_{AP}$  en el Exp 2. Seis de los 8 QTLs fueron hallados en el cromosoma 9. Se encontraron colocalizaciones para la mayoría de los IC con la AE/AP y/o algunos de sus componentes. Los QTLs de los IC explicaron hasta un 14% de la varianza fenotípica. Esta información permitiría en un programa de mejoramiento, la selección de genotipos con mayor tolerancia al incremento en la densidad de plantas. Estos resultados también contribuyen a determinar si la base genética para cada rasgo per-se y su tolerancia poseen una base común o por el contrario, si son independientes.

**Palabras clave:** RILs, QTLs, Índice de Cambio, Arquitectura de planta, Densidad de plantas.

## **1. INTRODUCCIÓN**

El maíz (*Zea mays* L.) es uno de los cultivos principales a nivel mundial (Russell, 1991). Es una especie diploide ( $2n=20$ ) (Paliwal R., 2001), posee un metabolismo de tipo C4 (Pengelly A., 2011) y pertenece a la familia de las poaceas. En los países en desarrollo, la demanda de cereales ha crecido con mayor rapidez que la producción. El maíz, es el segundo cultivo en volumen de producción a nivel mundial después del trigo y es el primero en rendimiento por hectárea. Tiene múltiples destinos como ser alimento humano, animal o como insumo de un gran número de productos industriales (FAO; 2014).

Anualmente se producen alrededor de 850 millones de toneladas de grano en una superficie de 162 millones de hectáreas, con una producción promedio de  $5.2 \text{ tn ha}^{-1}$ . Los mayores productores nivel mundial son EEUU y China que producen alrededor del 37 y 21%, respectivamente. Los tres exportadores principales son los EEUU, Argentina y Brasil. Entre ellos exportaron 70 millones de toneladas de maíz en el 2010 (<https://www.yara.com.ar/>). La cosecha de soja, maíz y trigo en Argentina rondará las 124 millones de toneladas en la campaña 2019/20. Para maíz, se proyecta una producción de 52,9 millones de toneladas sobre una superficie de 9 millones de hectáreas (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación).

En las últimas décadas, el rendimiento de grano por hectárea ha aumentado. Esto se debe a la evolución en el manejo del cultivo (elección del híbrido, fecha de siembra, densidad, fertilización, etc.), al mejoramiento genético y a la interacción entre ambos (Duvick *et al.* 2005). Algunos autores sugieren que los mayores rendimientos se lograrían debido a la mayor estabilidad de los híbridos modernos (Tollenaar y Lee, 2002), estos tienen mayor tolerancia a los estreses abióticos que los híbridos más antiguos, y a su vez tienen mayor capacidad de respuesta en ambientes favorables (Duvick *et al.* 2005). La mayor estabilidad estaría dada por una mayor habilidad para sostener el rendimiento por planta a medida que los recursos disponibles se reducen como resultado de algún tipo de estrés.

La densidad de plantas (DP) genera cambios en la morfología de las plantas y consecuentemente afecta la capacidad de interceptar recursos, pudiendo afectar de manera importante los niveles de captura y utilización de la radiación solar, agua y nutrientes (Kruk y Satorre, 2003). Bajo condiciones de Alta Densidad (AD), las plantas para evitar el sombreado responden con una mayor partición hacia estructuras vegetativas en vez de reproductivas (Kebrom y Brutnell, 2007). De este modo, la altura de la planta (AP) se incrementa mientras que el diámetro del tallo decrece, aumentando así el riesgo de quebrado y la disminución del grano cosechado. (Sangoi *et al.*, 2002).

La arquitectura de la planta se encuentra determinada por varios rasgos, dentro de los cuales el Ángulo Foliar (AV) juega un rol clave en la entrada de luz en una cubierta vegetal (Lee y Tollenaar, 2007). Otro rasgo de importancia es el Valor de Orientación de la Hoja (VOH) (Pepper *et al.*, 1977) el cual se encuentra definido

por la combinación entre el AV y la relación entre el Largo al Quiebre y el Largo Total de la hoja (LQ/LT).

La competencia intra-específica por los recursos afecta la estructura del cultivo (Maddonni y De la Fuente, 2003), aumentos en la DP pueden causar una jerarquización temprana entre plantas (Padilla y Otegui, 2005), como así también, variación de los hábitos foliares, de este modo, los genotipos que presenten hojas planófilas y un bajo (VOH) incrementarían el sombreado y disminuirían la eficiencia fotosintética mientras que genotipos con hojas erectófilas y un elevado VOH presentarían una arquitectura de planta más eficiente en la captura de luz para la fotosíntesis, mejorando el llenado de los granos e incrementando el rendimiento (Ku *et al.*, 2010).

La selección asistida por marcadores moleculares (MAS, de sus siglas en inglés) es una técnica que combina mejoramiento tradicional y biología molecular, mejorando la selección de genes que controlan características consideradas de interés (Zheng y Liu, 2013). Para poder utilizar MAS, es necesario encontrar marcadores moleculares asociados a dichas características, esto se logra utilizando generalmente poblaciones de mapeo específicamente diseñadas para tal fin, que permiten detectar loci ligados a estos caracteres cuantitativos de interés (QTLs).

Las condiciones de estrés abiótico causan grandes pérdidas en la producción agrícola a nivel mundial (Mittler *et al.* 2006). Tal como se mencionó para la DP, los estreses producen diversas respuestas fisiológicas, hormonales y morfológicas en las plantas. Existen numerosas formas de cuantificar un estrés, un índice muy utilizado es el “Susceptibility Stress Index” (SSI; Fischer y Maurer, 1978), también llamado “Índice de cambio” (IC). Este Índice ha sido utilizado en numerosos cultivos como Avena (*Avena sativa* L.), Trigo (*Triticum aestivum* L.), Soja (*Glycine max* L.) y Tomate (*Solanum lycopersicum*) al exponer al cultivo a tratamientos con y sin limitaciones hídricas (Akcura *et al.* 2011; Ilker *et al.* 2011; Dashti *et al.* 2014; Van Der Merwe *et al.* 2018; Bacallao *et al.* 2016). En maíz, también ha sido utilizado en tratamientos bajo estrés hídrico (Ngugi *et al.* 2013), bajo estrés salino (Collado *et al.* 2015) y estrés por calor (Kandel *et al.* 2018), pero hasta el momento no hay trabajos donde se utilice este índice bajo condiciones de AD y Baja Densidad (BD) y a su vez, existe escasa información acerca de la base genética de su respuesta. Los objetivos de este trabajo fueron: i) Identificar regiones genómicas (QTLs) asociadas a características relacionadas con la arquitectura de planta y a su Índice de Cambio, ante el aumento en la densidad de plantas. ii) Establecer si existen colocalizaciones entre los Índices de Cambio y entre estos y los rasgos per-se iii) Establecer el grado de correlación entre los Índice de Cambio y los rasgos fotomorfogénicos.

## **2. MATERIALES Y MÉTODOS**

Para la realización del presente Trabajo Final de Grado ya se cuenta con los datos fenotípicos, generados previamente por el grupo de trabajo de la Cátedra de Mejoramiento Genético Vegetal (UNLZ-FCA). Desde mi entrada en la cátedra colabore en los proyectos en curso, realizando trabajos tanto a campo como en laboratorio.

### ***2.1. Material Vegetal y Diseño Experimental***

Los datos analizados corresponden a 160 líneas endocriadas recombinantes (RILs, de sus siglas en inglés) de maíz, provenientes de la población pública IBM (B73xMo17) Syn4 (Davis *et al.*, 2001, Lee *et al.*, 2002), que deriva de las líneas endocriadas B73 y Mo17. Esta población fue desarrollada con la finalidad de incrementar la resolución para el mapeo de QTLs. Para ello, a partir de la F2 obtenida de la cruce entre las líneas parentales B73xMo17, se realizaron cuatro generaciones de libre cruzamiento. Luego, un conjunto de RILs fueron derivadas por ocho generaciones de autofecundación (Lee *et al.*, 2002). La Línea B73 ha sido utilizada en numerosos estudios genéticos, moleculares y genómicos (Schnable *et al.*, 2009). Un aspecto relevante es que las líneas parentales difieren en la arquitectura de planta (Mickelson *et al.*, 2002).

Los ensayos a campo se condujeron sin limitaciones hídrico-nutricionales, manteniendo a los cultivos libres de plagas, malezas y enfermedades, utilizando métodos mecánicos y químicos. Los experimentos se llevaron a cabo durante las campañas 2013/14 (Exp 1) y 2014/15 (Exp 2) en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Lomas de Zamora (34°49 S, 58°43 W) y en el predio de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34°35 S, 58°29 O). En cada ensayo, los 160 genotipos se evaluaron siguiendo un diseño experimental de parcelas divididas con dos DP contrastantes (5 y 10 pl m<sup>-2</sup>; BD y AD, respectivamente) y tres repeticiones. La DP fue asignada a la parcela principal mientras que los genotipos fueron asignados a las sub-parcelas según un arreglo de bloques completos aleatorizados. Cada sub-parcela estuvo constituida por hileras de cultivo de 3 m de largo distanciadas a 0.5 m.

### ***2.2. Mediciones Fenotípicas***

Para cada rasgo, se midieron cuatro plantas por parcela en competencia perfecta, pasados unos diez días del comienzo de la liberación de polen para las siguientes características:

La Altura de Planta (AP) se midió desde la superficie del suelo hasta el nudo que porta la hoja bandera, la Altura de inserción de la Espiga (AE) se midió desde la superficie del suelo hasta el nudo que porta la espiga. A partir de ambas

mediciones se calculó la relación AE/AP. El Largo Total de la hoja (LT) se midió desde la lígula hasta la punta de la hoja, el Largo al Quiebre de la hoja (LQ) se midió desde la lígula hasta el punto de quiebre de la hoja. A partir de ambas mediciones se calculó la relación LQ/LT. El Ancho de la Hoja (AH) se obtuvo midiendo la porción más ancha de la hoja y junto con el LT se calculó el área foliar individual según:  $afi = AH \times LT \times 0.75$  (Montgomery, 1911). El Área Foliar (AF) fue obtenido de la sumatoria de todas las hojas de cada planta. El Ángulo Foliar (AV) fue medido en al menos 3 hojas consecutivas (la hoja de la espiga, una por encima y una por debajo) como el ángulo de cada hoja respecto al plano horizontal. El Valor de Orientación de la Hoja (VOH) fue calculado mediante la ecuación que se detalla a continuación:  $VOH = 1/n \sum AV (LQ/LT)$ . Donde AV es el ángulo foliar, LQ es el largo al quiebre, LT es el largo total de la hoja y  $n$  es el número de hojas medido (Pepper *et al.*, 1977).

### 2.3. Análisis de Datos

Se realizó un análisis para corroborar la normalidad de los datos y luego un análisis de varianza utilizando un modelo mixto, con el objetivo de evaluar la variabilidad. Las densidades se consideraron un efecto fijo mientras que los ambientes, los bloques, los genotipos y las interacciones como efectos aleatorios.

### 2.4. Análisis Fenotípicos

El método que se utilizó para cuantificar el estrés es el Índice de Susceptibilidad al Estrés (o SSI, de sus siglas en inglés) también llamado "Índice de Cambio" (IC) según:  $SSI = [1 - (Y_{AD}/Y_{BD})] / SI$ ;  $SI$  [Stress Intensity] =  $[1 - (Y_{MAD}/Y_{MBD})]$  (Fischer y Maurer, 1978). Para el presente Trabajo Final de Grado, se realizó una modificación, ya que al utilizar la fórmula original el resultado tomaba valores positivos y/o negativos dificultando su análisis y posterior comprensión, dependiendo del rasgo analizado. Para cada rasgo en cada experimento se calculó su IC según:

$$IC = (Y_{AD}/Y_{BD}) / ICM; ICM = (Y_{MAD}/Y_{MBD})$$

Donde  $Y_{AD}$  es la medición del rasgo en alta densidad;  $Y_{BD}$  es la medición del rasgo en baja densidad; ICM es la Intensidad de Cambio Medio, Donde  $Y_{MAD}$  es la media del rasgo en la alta densidad y  $Y_{MBD}$  es la media del rasgo en la baja densidad. El IC toma valores por encima y por debajo de 1, brindando una idea de la magnitud del cambio ante el incremento de la DP, por ello, expresa un índice de tolerancia a la competencia intra-específica. Otra variable de interés es la Varianza Fenotípica Explicada (PVE, de sus siglas en inglés), se calculó según:

$$PVE (\%): 1 - (10^{(-2 \times LOD/N)}) \times 100.$$

Donde el LOD es obtenido al realizar el análisis de QTLs y el N es el número de individuos, que en este caso corresponde a las 160 RILs de maíz.

### 2.5. Análisis de QTLs

La información fenotípica, BLUPs, (Best Linear Unbiased Prediction; Henderson 1950) se generó mediante el uso de un modelo mixto multi-carácter multi-ambiente (MC/MA) que también se utilizó para calcular el IC de cada uno de los rasgos y para llevar posteriormente a cabo el análisis de QTLs.

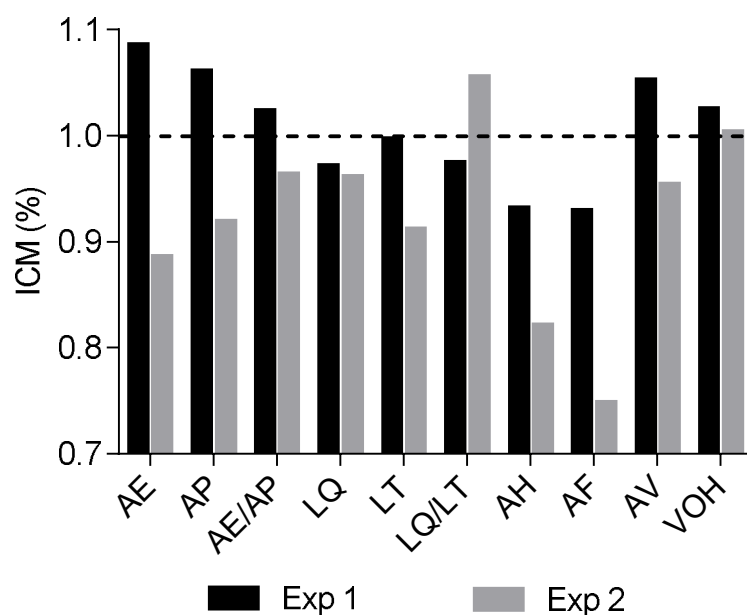
Los QTLs se mapearon utilizando el procedimiento MC/MA, mediante un mapeo por intervalos compuesto (Malosetti *et al.* 2008). Se utilizó el programa Windows QTL Cartographer Version 2.5\_011. El mapa genético se construyó con 1158 marcadores moleculares. Cada cromosoma fue escaneado cada 2 cM utilizando una ventana de 10 cM para excluir los marcadores (cofactores) que rodean al intervalo escaneado. Para declarar la presencia significativa de un QTL se utilizó el umbral del logaritmo de *odds* (LOD), que en este trabajo fue un LOD=3.

### **3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

#### ***3.1. Caracterización Ambiental y Respuesta Fenotípica***

La radiación solar incidente promedio de la estación de crecimiento del Exp 1 fue ligeramente superior (5.5%) a la del Exp 2. Similarmente, la temperatura media del aire durante el Exp 1 (24.8°C), fue levemente mayor que la del Exp 2 (24.2°C), magnificándose estas diferencias durante el período de desarrollo del AF. Los experimentos se llevaron a cabo sobre un suelo argiudol típico y argiudol vértico (Exp 1 y Exp 2, respectivamente). Estas diferencias definieron dos ambientes diferentes para el crecimiento vegetativo de las plantas.

La ICM nos permite realizar una caracterización del ambiente y brinda una medida de la calidad del mismo, debido a que es el resultado del cociente entre la media de un rasgo en AD y BD. La *Figura 1* muestra las ICM para los rasgos analizados.



**Figura 1.** Intensidad de Cambio Medio (%) para Altura de la Planta ( $ICM_{AP}$ ), Altura de inserción de la Espiga ( $ICM_{AE}$ ), Relación Altura de inserción de la Espiga/ Altura de la Planta ( $ICM_{AE/AP}$ ), Largo al Quiebre de la hoja ( $ICM_{LQ}$ ), Largo Total de la hoja ( $ICM_{LT}$ ), Relación Largo al Quiebre de la hoja/ Largo Total de la hoja ( $ICM_{LQ/LT}$ ), Ancho de la Hoja ( $ICM_{AH}$ ), Área Foliar ( $ICM_{AF}$ ), Ángulo Foliar ( $ICM_{AV}$ ) y Valor de Orientación de la Hoja ( $ICM_{VOH}$ ) en el Experimento 1 (barras negras) y Experimento 2 (barras grises). La línea punteada indica valores medios iguales en las mediciones fenotípicas en ambas densidades ( $ICM=1$ ).

En el Exp 1 la ICM de los rasgos fue superior que para el Exp 2 (con excepción de la  $ICM_{LQ/LT}$ ), sugiriendo mejores condiciones de crecimiento para el cultivo en el Exp 1.

La  $ICM_{AE}$  y la  $ICM_{AP}$  en el Exp 1 es elevada ( $>1$ ) debido a que la AD generó una media mayor para estos rasgos y consecuentemente una mayor AE/AP que en la BD. Por ello la  $ICM_{AE/AP}$ , también fue elevada en el Exp 1. Resultados similares para AP fueron reportados por otros autores (Gonzalo *et al.* 2010) quienes utilizaron las mismas líneas parentales (B73; Mo17) y densidades de siembra, donde la ICM generada con los resultados de estos autores, presenta diferencias menores al 0,01% con la obtenida en este trabajo ( $ICM_{AP}$ ). Otros autores, encontraron resultados similares para AP, utilizando RILs provenientes de diferentes líneas parentales Yu82, Zong3, Yu537A, Yu87-1 y Shen137 (Ku *et al.*, 2015). Para los mismos rasgos en el Exp 2, la BD presentó mayores valores medios que la AD, asociado a un ambiente fuertemente restrictivo en el que las plantas lograron menor AE y AP que en el Exp 1, como así también menor AE/AP. La  $ICM_{AE/AP}$  y sus componentes fue  $<1$  en el Exp 2.

En el Exp 1, la mayor  $ICM_{AV}$  indicó que las hojas de los diferentes genotipos respondieron generando hojas más erectófilas. Contrariamente, las condiciones del Exp 2, generaron una menor  $ICM_{AV}$ , lo cual se corresponde con hojas más planófilas. Esta respuesta podría estar causada por la presencia de una mayor AF y mayor LT, en el Exp 1, que aumentarían la competencia intra-específica y favorecerían el aumento del AV (genotipos más erectófilos). En el Exp 2, la menor AF generada por un menor AH y LT, determinaron una menor competencia intra-específica y una menor respuesta del AV hacia orientaciones erectófilas.

La  $ICM_{LQ}$  para ambos experimentos fue muy similar. A su vez, en ambos experimentos, la BD presentó valores medios mayores que la AD. La  $ICM_{LT}$  presenta valores superiores en el Exp 1 que en el Exp 2, por lo tanto, la  $ICM_{LQ/LT}$  presenta menores valores en el Exp 1, y mayores en el Exp 2. Esto se debe a condiciones ambientales más restrictivas en el Exp 2, en el que las hojas redujeron su LT y AH y consecuentemente redujeron el AF. El AF disminuyó al incrementarse la DP en ambos experimentos. A su vez, en el Exp 1, el LT y el AH presentaron valores medios superiores y por ende el AF también fue superior que en el Exp 2. La menor calidad del Exp 2 habría incrementado la competencia intra-específica en AD, disminuyendo así el crecimiento de las hojas. Resultados similares para AF reportaron otros autores en híbridos (Sangoi *et al.*, 2002) y en líneas endocriadas (Ku *et al.*, 2016).

La  $ICM_{VOH}$  presenta valores cercanos a 1 en ambos experimentos, siendo levemente superiores en el Exp 1. Por ser el VOH una variable compuesta y sus componentes (AV; LQ/LT) variar en forma opuesta, compensan el valor final. En el Exp 1, un mayor AV es compensado con una baja LQ/LT y viceversa en el Exp 2, donde el AV presentó menores valores y la LQ/LT obtuvo mayores valores. La pequeña diferencia encontrada en las  $ICM_{VOH}$  entre los experimentos se debe a un mayor AV en el Exp 1.

**Tabla 1.** Respuesta general por planta observada en Alta Densidad en Maíz, Respuesta esperada en Alta Densidad, Índice de Cambio Deseable y Valor Aditivo del Alelo Favorable para la Altura de la Planta (AP), Altura de inserción de la Espiga (AE), Relación Altura de inserción de la Espiga/ Altura de la Planta (AE/AP), Largo al Quiebre de la hoja (LQ), Largo Total de la hoja (LT), Relación Largo al Quiebre de la hoja/ Largo Total de la hoja (LQ/LT), Ancho de la Hoja (AH), Área Foliar (AF), Ángulo Foliar (AV) y Valor de Orientación de la Hoja (VOH).

|       | Respuesta<br>general por planta<br>observada en AD<br>en Maíz | Respuesta<br>esperada en AD | Índice<br>de Cambio<br>Deseable | Valor Aditivo del<br>Alelo Favorable |
|-------|---|-----------------------------|---------------------------------|--------------------------------------|
| AP    | Aumento   | Poco Cambio                 | ≈1                              | -                                    |
| AE    | Aumento   | Poco Cambio                 | ≈1                              | -                                    |
| AE/AP | Aumento   | Poco Cambio                 | ≈1                              | -                                    |
| LQ    | Reducción   | Aumento                     | >1                              | +                                    |
| LT    | Reducción   | Reducción                   | <1                              | -                                    |
| LQ/LT | Mantiene  | Aumento                     | >1                              | +                                    |
| AH    | Reducción   | Reducción                   | <1                              | -                                    |
| AF    | Reducción   | Reducción                   | <1                              | -                                    |
| AV    | Aumento   | Aumento                     | >1                              | +                                    |
| VOH   | Aumento   | Aumento                     | >1                              | +                                    |

De acuerdo a la *Tabla 1*, la respuesta esperada es que al aumentar la DP, la AP, AE y su relación presenten poco cambio, a fin de disminuir el riesgo de quiebre del tallo. Lo que suele observarse es que la altura se incrementa en AD, ya que las plantas elongan sus entrenudos en busca de luz. Lo ideal es que el  $IC_{AP}$ ,  $IC_{AE}$  y el  $IC_{AE/AP}$  sea cercano a 1 indicando poco cambio ante el incremento de la densidad. Así, en un QTL, el signo del valor aditivo del alelo favorable debería ser negativo a fin de evitar que la altura se incremente.

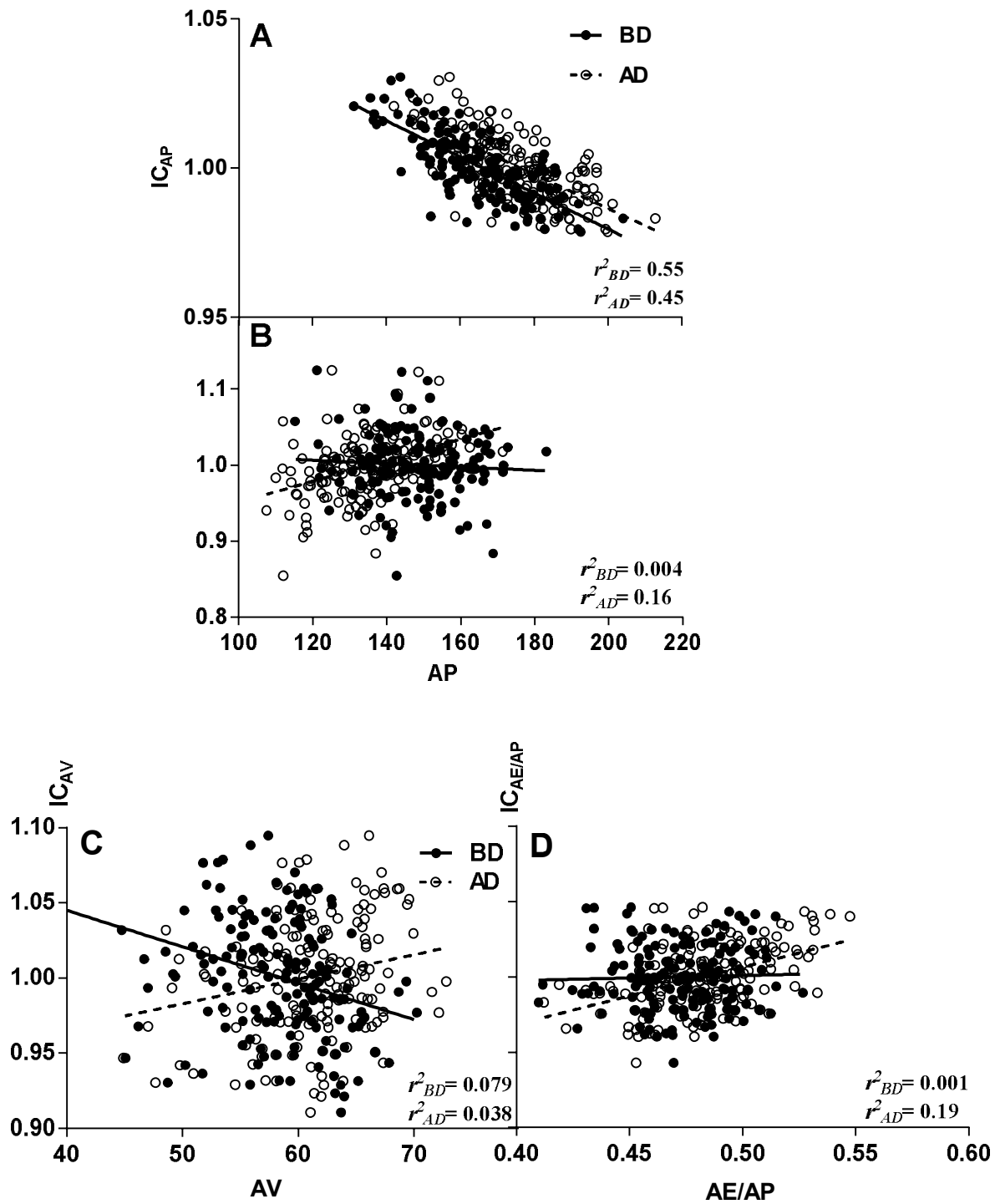
La respuesta esperada para LQ es que aumente y el LT disminuya, logrando una arquitectura de planta más compacta. Como consecuencia aumenta LQ/LT. En AD, el LT se reduce como consecuencia de una mayor competencia intra-específica, esto conlleva a una reducción proporcional del LQ, por lo que LQ/LT se mantiene. El  $IC_{LQ}$  debería ser mayor a 1 lo que indicaría que en el AD el LQ aumentó. Para el LT el IC debería ser menor a 1, ya en AD se busca una reducción de este rasgo. El IC de LQ/LT debería ser mayor a 1 por lo explicado anteriormente, ya que el LQ debería aumentar y el LT disminuir. El signo del valor aditivo del alelo favorable de un QTL de LT debería ser negativo a fin de lograr un acortamiento de la hoja y ser positivo para un QTL de LQ logrando una mayor distancia al quiebre de la hoja y por ende mayor relación LQ/LT.

Teniendo en cuenta el AF, al ser una variable compuesta y disminuir el LT y el AH en AD, debido a una mayor competencia intra-específica, el AF tiende a disminuir en AD, lo que se expresa en un IC menor a 1. La respuesta esperada es que el AF disminuya levemente, ya que es la superficie que lleva a cabo la fotosíntesis. El IC del AH deseable debería ser menor a uno, lo que indica que la hoja se afina al aumentar la DP. El signo del valor aditivo del alelo favorable de un QTL de AH debería ser negativo a fin de lograr que la hoja se afine.

La respuesta esperada del AV en AD, es que debería aumentar en busca de genotipos más erectófilos, ya que de esta manera se logra una arquitectura de planta más compacta, característica deseable al incrementarse la densidad. El  $IC_{AV}$ , debería ser mayor a 1, lo que indicaría que en AD se logran ángulos mayores (genotipos más erectófilos) que en BD. El signo del valor aditivo del alelo favorable del AV debería ser positivo a fin de lograr ángulos mayores.

La respuesta esperada es que el VOH, por ser una variable compuesta y aumentar LQ/LT y AV, presentaría también valores superiores. Lo que se observa generalmente es que LQ/LT se mantiene, por lo que el VOH aumenta en función del AV. El  $IC_{VOH}$ , debería ser mayor a 1 lo que indicaría que en AD se logran genotipos más erectófilos y mayor proporción de la hoja expuesta a la radiación que en BD. El signo del valor aditivo del alelo favorable debería ser positivo a fin de lograr mayores VOH. El objetivo final de aumentar la DP es resignar parte del rendimiento individual por planta y lograr un aumento en el rendimiento de grano por unidad de superficie.

### 3.2. Relaciones fenotípicas entre rasgos per-se y su Índice de Cambio



**Figura 2.** Relación entre el mejor predictor lineal insesgado (BLUP) entre el Índice de Cambio de Altura de Planta ( $IC_{AP}$ ) y la Altura de Planta (AP), Exp 1 (**A**) y Exp 2 (**B**); entre el Índice de Cambio del Ángulo Foliar ( $IC_{AV}$ ) y el Ángulo Foliar (AV) (**C**) y el Índice de Cambio para la relación Altura de inserción de Espiga/ Altura de Planta ( $IC_{AE/AP}$ ) y la relación Altura de inserción de Espiga/ Altura de Planta (AE/AP) (**D**), bajo dos densidades de siembra; Baja Densidad (BD) (círculos llenos) y Alta Densidad (AD) (círculos vacíos). La línea representa la función lineal ajustada, BD (línea llena) y AD (línea punteada). Se detalla en coeficiente de determinación.

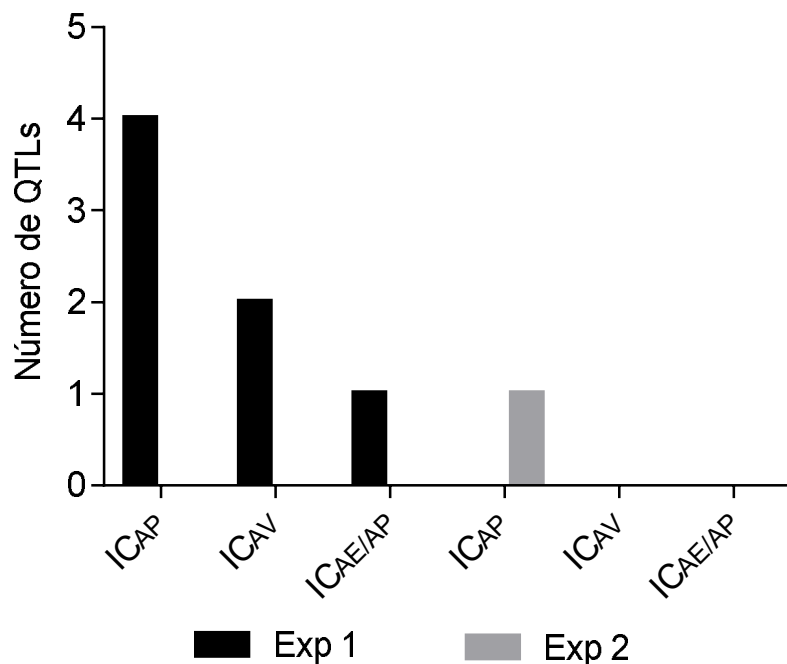
El  $IC_{AP}$ , en el Exp 1, estuvo mayormente asociado a la BD ( $r^2 > 0,55$ ) que a la AD ( $r^2 > 0,45$ ), sus pendientes no difieren significativamente ( $p > 0,61$ ), mientras que sus interceptos fueron significativamente diferentes ( $p < 0.0001$ ), presentando la AD valores superiores a la BD. Esto sugeriría que para la AP la AD presentó siempre mayores valores para el  $IC_{AP}$ , indicando que la AD, generó mayores cambios morfológicos probablemente debido a una mayor competencia intra-específica que podría haber generado competencia por luz. El Exp 1, presentó valores superiores de  $IC_{M_{AP}}$  y como esta constituye el denominador del IC, por ello el IC disminuye su valor al aumentar la AP. Para el Exp 2, el  $IC_{AP}$  estuvo mayormente asociado a la AD, aunque en menor magnitud ( $r^2 > 0,16$ ) que a la BD ( $r^2 > 0,004$ ). Las pendientes de las funciones que explicaron la relación entre el  $IC_{AP}$  y la variable per-se, fueron significativamente diferentes ( $p < 0.0001$ ). En el Exp 2, la  $IC_{M_{AP}}$  fue menor (plantas de la BD con mayor altura que la AD), por lo tanto el denominador del IC fue menor y al aumentar la AP (BD) el IC presentó mayores valores. Vale destacar la poca dispersión de los datos del Exp 1, en contraposición con los del Exp 2, que presentaron una mayor dispersión. Esta respuesta se asocia a una mejor calidad ambiental del Exp 1 (mayor ICM). El  $IC_{AV}$  estuvo mayormente asociado a la BD ( $r^2 > 0,079$ ) que a la AD ( $r^2 > 0,038$ ), aunque en muy baja magnitud. Las pendientes fueron significativamente diferentes ( $p < 0.0001$ ), lo que indicaría que el aumento en la DP generó un cambio en la alometría de la relación. La pendiente de la función del  $IC_{AV}$  en AD, difirió significativamente de cero y presentó signo positivo. Esto indica que mayores AV se correspondieron con mayores  $IC_{AV}$ , debido a que la AD generó genotipos más erectófilos posiblemente por una mayor competencia intra-específica. En la BD, la pendiente del  $IC_{AV}$  también difirió de cero, pero en contraste con la AD, su signo fue negativo, por lo que menores AV se corresponden con mayores  $IC_{AV}$ , posiblemente debido a una menor competencia intra-específica. El  $IC_{AE/AP}$  estuvo mayormente asociado a la AD ( $r^2 > 0,19$ ) mientras que la BD presentó una muy baja magnitud ( $r^2 > 0,001$ ). Las pendientes fueron significativamente diferentes ( $p < 0.0001$ ). Esto indicaría cambios en la alometría de la relación ante incrementos en la DP. Sin embargo, sólo la pendiente de la relación en AD difirió significativamente de cero, generando los mayores valores del rasgo per-ser los mayores  $IC_{AE/AP}$ . Esta respuesta se debe a que en el Exp 1, la AE/AP fue levemente mayor en la AD que en la BD (mayor ICM), el IC aumenta al aumentar la relación, dado por un valor superior de la AP en la AD (Figura 2.A, B, C y D).

Los QTLs de los IC que se asociaron mayormente a AD en las relaciones fenotípicas, se encuentran en el cromosoma 3 ( $IC_{AP}$  Exp 2;  $IC_{AE/AP}$ ), mientras que

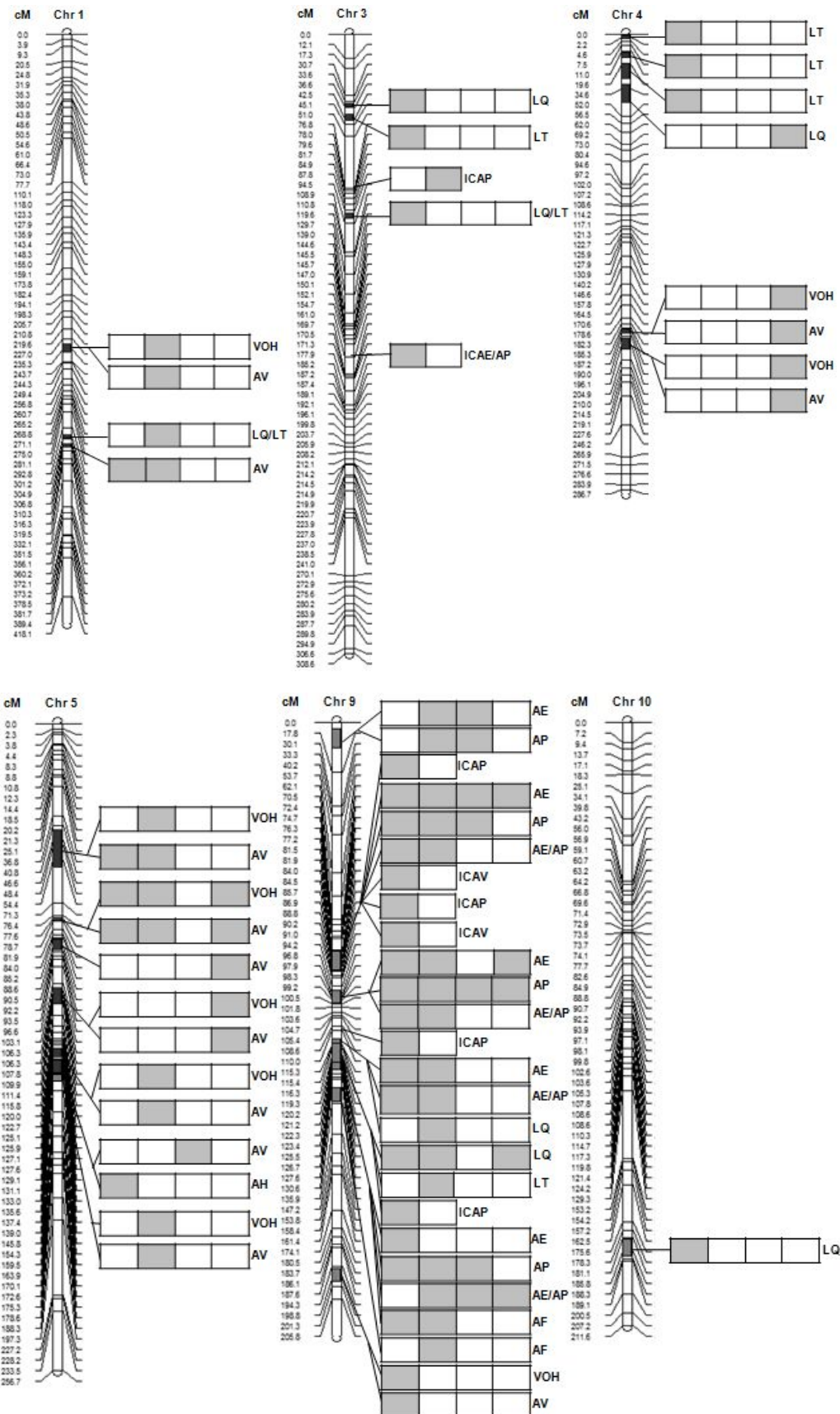
los QTLs de los IC asociados a la BD en las relaciones fenotípicas se hallaron en el cromosoma 9 ( $IC_{AP}$  Exp 1;  $IC_{AV}$ ). Al analizar la cantidad de QTLs encontrados para los rasgos per-se (*Tabla II*) y las relaciones fenotípicas entre rasgos per-se y su IC, para la densidad en la cual se detectaron menor número de QTLs para un determinado rasgo, es la que mejor explica la asociación con los QTLs de su IC, excepto para el  $IC_{AE/AP}$ , donde la AD presentó un mayor número de QTLs que la BD. Para AP en el Exp 1, se detectaron 3 QTLs para BD y 4 para AD, para AP, el Exp 2 solo se detectó un QTL para AD y 4 para BD y para el AV se detectaron 4 QTLs para BD y 6 para AD. Como se mencionó anteriormente, para AE/AP, no se halló la misma tendencia ya que se detectaron 3 QTLs para BD y 4 para AD.

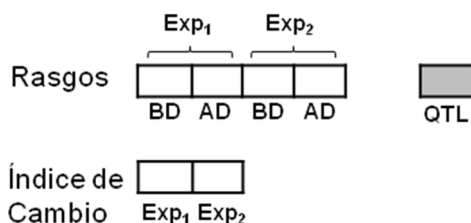
### 3.3. Mapeo de QTLs

El mapeo de QTLs, permitió hallar 8 QTLs para los IC, de los cuales 7 fueron detectados en el Exp 1 y el restante en el Exp 2. La mayor cantidad de QTLs detectados en el Exp 1, estaría en relación con una mayor ICM. De los QTLs encontrados en el Exp 1, 4 corresponden al Índice de Cambio de la Altura de Planta ( $IC_{AP}$ ), 2 al Índice de Cambio del Ángulo Foliar ( $IC_{AV}$ ) y 1 al Índice de Cambio de la relación Altura de inserción de la Espiga/ Altura de Planta ( $IC_{AE/AP}$ ), el único encontrado en el Exp 2 corresponde al  $IC_{AP}$  (*Figura 3*).



**Figura 3.** Número de QTLs encontrados para el Índice de Cambio de la Altura de Planta ( $IC_{AP}$ ), el Índice de Cambio del Ángulo Foliar ( $IC_{AV}$ ) y el Índice de Cambio de la relación Altura de inserción de la Espiga/ Altura de Planta ( $IC_{AE/AP}$ ) en el Experimento 1 (barras negras) y Experimento 2 (barras grises).





**Figura 4.** Mapeo de QTLs detectados para Altura de Planta (AP), Altura de inserción de Espiga (AE), Relación Altura de inserción de Espiga/ Altura de Planta (AE/AP), Largo al Quiebre de la hoja (LQ), Largo Total de la Hoja (LT), Relación Largo al Quiebre de la hoja/ Largo Total de la hoja (LQ/LT), Ancho de la Hoja (AH), Área Foliar (AF), Ángulo Foliar (AV), Valor de Orientación de la Hoja (VOH) y el Índice de Cambio de AP ( $IC_{AP}$ ), AV ( $IC_{AV}$ ) y AE/AP ( $IC_{AE/AP}$ ). En dos experimentos (Exp 1 y Exp 2) bajo densidades de siembra contrastantes; Baja Densidad (BD) y Alta Densidad (AD) (5 y 10 pl. m<sup>-2</sup>, respectivamente). Se indica la posición de los QTLs mediante una barra conectora en cada cromosoma. La celda de color gris indica la detección de un QTL.

Se hallaron 49 QTLs en total para los rasgos per-se. De los 22 QTLs hallados para AV y VOH, 13 se hallaron en el cromosoma 5, 4 en el cromosoma 4, 3 en el cromosoma 1 y los 2 restantes en el cromosoma 9. De los 12 QTLs hallados para LQ, LT y LQ/LT, 4 se hallaron en el cromosoma 4, 3 en los cromosoma 3 y 9 y uno en los cromosomas 1 y 10. Solo se hallaron 2 QTLs de AF en el cromosoma 9. El cromosoma 9 fue el único donde se hallaron QTLs de AP, AE, y la relación AE/AP, encontrándose 13 en total para estos rasgos (Figura 4).

Los 8 QTLs hallados para los IC se localizaron en los cromosomas 3 y 9. Los 4 QTLs detectados para  $IC_{AP}$  en el Exp 1 se hallaron en el cromosoma 9, al igual que para su rasgo per-se (AP), en cambio, en el Exp 2 el único QTL detectado para  $IC_{AP}$  se halló en el cromosoma 3, al igual que el único QTL hallado para el  $IC_{AE/AP}$ . Los QTLs de AV se hallaron en su mayoría en el cromosoma 5, pero para el  $IC_{AV}$  se hallaron 2 QTLs en el cromosoma 9.

En el Exp 1, los valores superiores de la ICM corresponden a  $IC_{MAE}$ ,  $IC_{MAP}$ ,  $IC_{MAE/AP}$ ,  $IC_{MAV}$  y  $IC_{MVOH}$ , detectándose mayor cantidad de QTLs para estos rasgos. En el Exp 2 el número de QTLs fue menor al igual que la ICM de dichos rasgos (Figura 1y3).

**Tabla II.** QTLs detectados para Altura de Planta (AP), Altura de inserción de Espiga (AE), Relación Altura de inserción de Espiga/ Altura de Planta (AE/AP), Largo al Quiebre de la hoja (LQ), Largo Total de la Hoja (LT), Relación Largo al Quiebre de la hoja/ Largo Total de la hoja (LQ/LT), Ancho de la Hoja (AH), Área Foliar (AF), Ángulo Foliar (AV) y Valor de Orientación de la Hoja (VOH), en dos experimentos (Exp 1 y Exp 2) bajo densidades de siembra contrastantes; Baja Densidad (BD) y Alta Densidad (AD) (5 y 10 pl. m<sup>-2</sup>, respectivamente). Letras iguales indican colocalizaciones entre los rasgos. Letras después de la barra indican colocalizaciones entre rasgos con los Índices de Cambio de la Tabla III. Los efectos aditivos corresponden a la presencia del alelo B73. Fuente: modificado (Incognito 2019).

| Rasgo | Experimento | Densidad | Cromosoma | Posición (cM) | Intervalo del LOD (cM) | Co-localizaciones | Marcador más cercano | LOD <sub>1g</sub> | PVE (%) | Efecto aditivo |      |
|-------|-------------|----------|-----------|---------------|------------------------|-------------------|----------------------|-------------------|---------|----------------|------|
| AF    | Exp 1       | Baja     | 9         | 121,9         | 121.3-122.8            | a                 | AY109764             | 4,3               | 11,8    | -14,8          |      |
|       |             | Alta     | 9         | 121,9         | 121.2-123.1            | a                 | AY109764             | 4,6               | 12,5    | -14,5          |      |
|       |             |          | 9         | 132,6         | 130.6-135.8            |                   | php20554             | 3,5               | 9,6     | -13,2          |      |
| AH    | Exp 1       | Baja     | 5         | 135,8         | 135.2-137.6            | b                 | mmpP2B09             | 3,4               | 9,2     | 0,2            |      |
| LT    | Exp 1       | Baja     | 3         | 42,5          | 40.0-43.5              |                   | LIM66                | 3,2               | 8,7     | 1,0            |      |
|       |             |          | 4         | 2,2           | 0.7-3.0                |                   | umc2278              | 4,2               | 11,4    | -1,1           |      |
|       |             |          | 4         | 13,1          | 11.4-15.4              |                   | umc123               | 3,7               | 10,2    | -1,1           |      |
|       |             |          | 4         | 21,6          | 18.8-28.6              |                   | umc1165              | 3,6               | 9,9     | -1,2           |      |
| LQ    | Exp 1       | Alta     | 9         | 120,6         | 118.8-121.2            | c/u               | phi032               | 3,9               | 10,7    | -1,2           |      |
|       |             | Baja     | 3         | 34,9          | 34.8-36.6              |                   | bnlg1647             | 3,2               | 8,8     | 1,0            |      |
|       |             |          | 9         | 116,3         | 115.5-120.6            | c/u               | bnlg1012             | 3,3               | 9,0     | -1,1           |      |
|       |             |          |           | 10            | 185,8                  | 181.5-187.7       |                      | ufg99F-232-G02    | 3,2     | 8,7            | -1,0 |
|       |             | Alta     | 9         | 115,3         | 113.7-115.5            | d                 | ufg99F-220-D01       | 3,2               | 8,7     | -1,0           |      |
|       |             |          | 9         | 120,6         | 117.5-121.9            | c/u               | phi032               | 4,4               | 11,9    | -1,2           |      |
|       |             | Exp 2    | Alta      | 4             | 37,5                   | 31.6-43.7         |                      | umc1758           | 3,3     | 9,1            | -1,3 |
| LOV   | Exp 1       | Baja     | 9         | 119,3         | 114.4-120.6            | c/u               | ufg99F-232-H06       | 3,2               | 8,7     | -1,2           |      |
|       |             |          | 5         | 78,1          | 77.3-78.7              | e                 | umc1597              | 4,0               | 10,7    | 1,7            |      |
|       |             |          | 9         | 196,2         | 195.4-199.9            | g                 | AY110382             | 4,1               | 11,1    | 1,8            |      |
|       |             |          | 1         | 232,4         | 230.7-233.3            | g                 | bcd207               | 3,4               | 9,4     | 1,6            |      |
|       |             |          | 5         | 48,0          | 42.7-54.8              | h                 | asg73                | 3,1               | 8,6     | 1,5            |      |
|       |             |          | 5         | 78,1          | 77.5-78.7              | e                 | umc1597              | 4,1               | 11,2    | 1,7            |      |
|       |             |          | 5         | 131,1         | 129.1-132.7            | i                 | php20589             | 3,3               | 9,0     | 1,5            |      |
|       |             |          | 5         | 137,5         | 135.6-139.0            |                   | AY110906             | 3,2               | 8,9     | 1,5            |      |
|       |             | Exp 2    | Alta      | 4             | 187,2                  | 185.8-189.0       | k                    | bnl10.05          | 3,5     | 9,6            | 1,7  |
|       |             |          |           | 4             | 192,5                  | 192.4-199.1       | l                    | mmpP6B12          | 3,7     | 10,1           | 1,7  |
| AV    | Exp 1       | Baja     | 5         | 78,1          | 77.4-78.9              | e                 | umc1597              | 3,4               | 9,3     | 1,7            |      |
|       |             |          | 5         | 111,1         | 108.7-111.9            | m                 | umc1870              | 3,2               | 8,7     | 1,7            |      |
|       |             |          | 1         | 305,9         | 305.7-306.2            | n                 | bcd808               | 3,1               | 8,5     | 1,6            |      |
|       |             |          | 5         | 48,4          | 42.1-57.3              | h                 | bcd808               | 3,5               | 9,7     | 1,6            |      |
|       |             |          | 5         | 78,1          | 77.3-78.8              | e                 | umc1597              | 4,3               | 11,7    | 1,7            |      |
|       |             |          | 9         | 196,2         | 195.1-198.7            | f                 | AY110382             | 3,1               | 8,5     | 1,5            |      |
|       |             | Alta     | 1         | 232,4         | 230.7-236.9            | g                 | bcd207               | 3,2               | 8,8     | 1,6            |      |
|       |             |          | 1         | 305,9         | 305.7-306.2            | n                 | bcd808               | 3,3               | 9,0     | 1,7            |      |
|       |             |          | 5         | 48,0          | 44.6-55.8              | h                 | asg73                | 4,2               | 11,3    | 1,8            |      |
|       |             |          | 5         | 78,1          | 77.4-78.7              | e                 | umc1597              | 4,0               | 10,9    | 1,7            |      |
|       |             |          | 5         | 131,1         | 129.1-132.7            | i                 | php20589             | 3,2               | 8,9     | 1,6            |      |
|       |             |          | 5         | 137,5         | 135.8-138.5            | j                 | AY110906             | 3,4               | 9,2     | 1,6            |      |
|       |             | Exp 2    | Baja      | 5             | 135,2                  | 133.6-135.6       | b                    | rz476             | 3,4     | 9,2            | 1,7  |
|       |             | Alta     | 4         | 187,6         | 186.4-189.0            | k                 | bnlg2244             | 4,0               | 10,8    | 1,8            |      |
|       |             |          | 4         | 194,5         | 191.6-198.5            | l                 | mmpP6B12             | 4,2               | 11,3    | 2,0            |      |
|       |             |          | 5         | 78,1          | 78.1-78.7              | e                 | umc1597              | 4,3               | 11,6    | 1,9            |      |

|       |       |      |   |       |             |       |                |     |      |        |
|-------|-------|------|---|-------|-------------|-------|----------------|-----|------|--------|
|       |       |      | 5 | 87,5  | 85.8-90.2   |       | AY111142       | 3,2 | 8,7  | 1,6    |
|       |       |      | 5 | 106,5 | 105.1-108.9 | m     | ufgECO-H06     | 3,2 | 8,8  | 1,7    |
| LQ/LT | Exp 1 | Baja | 3 | 90,2  | 89.3-92.3   |       | umc1683        | 3,6 | 9,8  | -0,013 |
|       |       | Alta | 1 | 299,2 | 298.7-299.8 |       | mmpP5B12       | 3,3 | 9,1  | -0,009 |
| AE/AP | Exp 1 | Baja | 9 | 84,1  | 82.2-84.5   | o/s   | rz953          | 3,6 | 9,8  | -0,007 |
|       |       |      | 9 | 98,1  | 96.8-99.8   | p/t   | umc1700        | 4,0 | 10,8 | -0,008 |
|       |       |      | 9 | 115,3 | 113.7-119.5 | d     | ufg99F-220-D01 | 4,6 | 12,3 | -0,008 |
|       |       | Alta | 9 | 84,1  | 82.5-85.6   | o/s   | rz953          | 3,1 | 8,6  | -0,007 |
|       |       |      | 9 | 98,0  | 96.3-100.5  | p/t;w | umc1700        | 3,1 | 8,4  | -0,008 |
|       |       |      | 9 | 115,3 | 113.2-117.8 | d     | ufg99F-220-D01 | 3,7 | 10,1 | -0,008 |
|       |       |      | 9 | 123,0 | 121.2-124.2 | a     | mmpP3D04       | 3,3 | 9,1  | -0,008 |
|       | Exp 2 | Baja | 9 | 123,0 | 122.3-123.4 | a     | mmpP3D04       | 3,6 | 9,8  | -0,007 |
|       |       | Alta | 9 | 121,9 | 121.2-123.6 | a     | AY109764       | 3,6 | 9,7  | -0,010 |
| AE    | Exp 1 | Baja | 9 | 84,1  | 82.3-84.5   | o/s   | rz953          | 3,8 | 10,3 | -3,1   |
|       |       |      | 9 | 98,0  | 95.5-99.1   | p/t;v | umc1700        | 4,1 | 11,2 | -3,5   |
|       |       |      | 9 | 115,3 | 113.6-117.8 | d     | ufg99F-220-D01 | 4,1 | 11,0 | -3,4   |
|       |       |      | 9 | 121,9 | 121.2-123.7 | a     | AY109764       | 3,8 | 10,3 | -3,4   |
|       |       | Alta | 9 | 5,4   | 3.0-9.6     | q     | umc1371        | 3,2 | 8,7  | -3,0   |
|       |       |      | 9 | 84,1  | 82.3-86.7   | o/s   | rz953          | 3,4 | 9,4  | -3,2   |
|       |       |      | 9 | 98,0  | 97.2-99.6   | p     | umc1700        | 3,9 | 10,5 | -3,6   |
|       |       |      | 9 | 115,3 | 113.4-117.8 | d     | ufg99F-220-D01 | 3,9 | 10,5 | -3,5   |
|       | Exp 2 | Baja | 9 | 5,4   | 2.7-9.6     | q     | umc1371        | 3,5 | 9,6  | -2,3   |
|       |       |      | 9 | 84,1  | 81.7-87.4   | o/s   | rz953          | 3,2 | 8,7  | -2,3   |
|       |       | Alta | 9 | 85,3  | 84.4-88.8   | o/s   | php20052       | 3,5 | 9,5  | -2,5   |
|       |       |      | 9 | 98,1  | 96.8-99.8   | p/t   | umc1700        | 3,6 | 9,8  | -2,7   |
| AP    | Exp 1 | Baja | 9 | 84,1  | 82.1-84.5   | o/s   | rz953          | 3,6 | 9,9  | -4,2   |
|       |       |      | 9 | 98,0  | 97.2-98.3   | p     | umc1700        | 4,4 | 12,0 | -5,0   |
|       |       |      | 9 | 121,9 | 121.2-123.7 | a     | AY109764       | 3,6 | 9,9  | -4,7   |
|       |       | Alta | 9 | 5,4   | 2.7-9.4     | q     | umc1371        | 3,1 | 8,5  | -3,7   |
|       |       |      | 9 | 84,1  | 82.0-87.5   | o/s   | rz953          | 3,5 | 9,5  | -4,0   |
|       |       |      | 9 | 98,0  | 97.2-98.5   | p     | umc1700        | 4,1 | 11,2 | -4,7   |
|       |       |      | 9 | 121,9 | 121.2-123.7 | a     | AY109764       | 3,5 | 9,5  | -4,4   |
|       | Exp 2 | Baja | 9 | 5,4   | 2.6-9.4     | q     | umc1371        | 3,1 | 8,5  | -3,5   |
|       |       |      | 9 | 84,1  | 82.1-84.5   | o/s   | rz953          | 3,5 | 9,5  | -3,8   |
|       |       |      | 9 | 98,0  | 95.8-98.9   | p/t   | umc1700        | 4,1 | 11,1 | -4,4   |
|       |       |      | 9 | 121,9 | 121.2-123.7 | a     | AY109764       | 3,7 | 10,1 | -4,3   |
|       |       | Alta | 9 | 98,1  | 97.2-98.6   | p     | umc1700        | 3,3 | 9,1  | -4,0   |

**Tabla III.** QTLs detectados para el Índice de Cambio de la Altura de Planta ( $IC_{AP}$ ), Relación Altura de la inserción de Espiga/ Altura de Planta ( $IC_{AE/AP}$ ) y Ángulo Foliar ( $IC_{AV}$ ) en dos experimentos (Exp 1 y Exp 2) bajo densidades de siembra contrastantes; Baja Densidad (BD) y Alta Densidad (AD) (5 y 10 pl.  $m^{-2}$ , respectivamente). Letras iguales indican colocalizaciones de los Índices de Cambio con los rasgos de la *Tabla II*. La doble letra después de la barra indica colocalizaciones entre Índices de Cambio. Los efectos aditivos corresponden a la presencia del alelo B73.

| Índice de cambio | Experimento | Cromosoma | Posición (cM) | Intervalo del LOD (cM) | Co-localizaciones | Marcador más cercano | LOD  | PVE (%) | Efecto aditivo |
|------------------|-------------|-----------|---------------|------------------------|-------------------|----------------------|------|---------|----------------|
| $IC_{AP}$        | Exp 2       | 3         | 100,51        | 97-106,3               |                   | umc1968              | 3,34 | 9,17    | -0,0051        |
| $IC_{AE/AP}$     | Exp 1       | 3         | 177,91        | 175,3-181,6            |                   | psr754               | 3,39 | 9,30    | 0,0027         |
| $IC_{AP}$        | Exp 1       | 9         | 85,31         | 84,5-86,1              | s                 | php20052             | 5,12 | 13,71   | 0,0020         |
| $IC_{AV}$        | Exp 1       | 9         | 92,41         | 91-95,6                | v/xx              | umc1271              | 3,80 | 10,37   | -0,0065        |
| $IC_{AP}$        | Exp 1       | 9         | 95,61         | 95,1-96,8              | t/xx              | umc1688              | 5,28 | 14,11   | 0,0020         |
| $IC_{AV}$        | Exp 1       | 9         | 101,81        | 100,5-102,2            | w                 | LIM99                | 3,51 | 9,61    | -0,0063        |
| $IC_{AP}$        | Exp 1       | 9         | 104,31        | 103,7-104,7            |                   | bnl7.13              | 3,89 | 10,60   | 0,0020         |
| $IC_{AP}$        | Exp 1       | 9         | 119,31        | 115,3-120,6            | u                 | ZmISU41              | 3,53 | 9,65    | 0,0018         |

Para el Exp 1, los QTLs del  $IC_{AP}$  se hallaron en la región comprendida entre 85,31 cM a 119,31 cM del cromosoma 9. En esta misma región, se hallaron la mayoría de los QTLs para AE, AP y la AE/AP (*Tabla II*). Resultados similares reportaron otros autores (Gonzalo *et al.*, 2010) quienes hallaron QTLs para AP en dicha región, utilizando las mismas líneas parentales. Esto sugiere un fuerte control genético en este segmento cromosómico para dichos caracteres, donde los rasgos per-se y su IC poseen una base genética común. Este resultado es importante para proyectos donde se busca seleccionar genotipos en función de la AE/AP y/o alguno de sus componentes. Para el  $IC_{AV}$ , los QTLs se hallaron en un rango acotado entre los 92,4 cM a 101,81 cM del cromosoma 9. Para el AV, la base genética es independiente, ya que el rasgo per-se se localizó mayormente en el cromosoma 5 y su Índice de Cambio en el cromosoma 9. La región donde se hallan los QTLs de  $IC_{AP}$  y el  $IC_{AV}$  coinciden, indicando una región de importancia para la tolerancia ante el aumento en la DP asociada a estos rasgos (*Tabla III*).

Para el  $IC_{AP}$ , el QTL hallado a los 85,31 cM colocaliza en el Exp 1 con un QTL implicado en el control de AE, AP y AE/AP en AD y BD y en el Exp 2 con un QTL de AE en AD y BD y de AP sólo en BD (Letra s); el QTL de  $IC_{AP}$  hallado a los 95,61 cM, colocaliza en el Exp 1 con un QTL de AE/AP en AD y BD y con AE solo en BD y en el Exp 2 con un QTL de AP en BD y AE en AD (Letra t) y el QTL de  $IC_{AP}$  hallado a los 119,31 cM, colocaliza en el Exp 1 con un QTL de LQ en AD y BD y con LT solo en AD y en el Exp 2 con un QTL de LQ en AD (Letra u). Para el  $IC_{AV}$  el QTL hallado a los 92,41 cM colocaliza en el Exp 1 con un QTL de AE en DB (letra v) y el hallado a los 101,81 cM colocaliza en el Exp 1 con un QTL de AE/AP en AD (Letra w). Se encontró una colocalización entre los QTLs del  $IC_{AV}$  hallado a los 92,41 cM y el  $IC_{AP}$  hallado a los 95,61 cM (letras xx). La mayoría de

los QTLs hallados para los IC, colocan con algún QTL de AE/AP y/o alguno de sus componentes, excepto el QTL de  $IC_{AP}$  hallado a los 119,31 cM que colocó con un QTL de LQ y LT (*Tabla II y III*). El QTL de  $IC_{AP}$  hallado en el Exp 1 a los 104,31 cM y el hallado en el Exp 2 a los 100,51 cM conjuntamente con el QTL de  $IC_{AE/AP}$  hallado a los 177,91 cM, no colocaron con otros QTLs de IC ni de rasgos per-se. Ku (2010) también trabajaron con rasgos fotomorfogénicos (AP, AE, LT, AH, AV y VOH), pero no se encontraron colocaciones entre los IC presentados en este trabajo con los QTLs hallados para dichos rasgos por estos autores, aunque utilizaron otras líneas parentales (Shen137 y Yu82).

Teniendo en cuenta los efectos esperados según la *Tabla I*, el signo de los efectos aditivos de un QTL indica que alelo es favorable. Para el  $IC_{AV}$ , el alelo de B73 presentó un efecto aditivo negativo lo que indica que la presencia de este alelo reduce el índice, de forma que fenotípicamente se observarían genotipos más planófilos. Esto no es deseable si se busca una arquitectura de planta más compacta a fin de aumentar la tolerancia al aumento de la DP. En ambos QTLs hallados en el cromosoma 9, el alelo que incrementa el valor del  $IC_{AV}$  proviene de Mo17 que permitiría lograr genotipos más erectófilos. Para el  $IC_{AP}$ , en el Exp 1, el efecto aditivo positivo del alelo de B73 favorecía el incremento de la AP, este efecto es indeseable ya que predispone al quiebre del tallo. Sería deseable la presencia del alelo de Mo17 que tendería a disminuir la AP en AD. Para el Exp 2, el efecto aditivo del alelo de B73 fue negativo, favoreciendo una disminución de la AP, considerado tal como se ha mencionado, una característica deseable. Para el  $IC_{AE/AP}$ , el valor aditivo del alelo de B73 es positivo, favoreciendo el incremento de la AE/AP y por lo tanto una mayor AE. Este aumento de AE generaría un mayor brazo de palanca sobre el tallo que lo predispone al quiebre. Tal efecto es indeseable, por lo que se buscaría la presencia del alelo de Mo17 con efecto contrario, que tendería a disminuir la AE/AP (*Tabla III*).

Si bien los efectos aditivos son numéricamente bajos por tratarse de un índice (*Tabla III*), la proporción de la varianza fenotípica explicada (PVE) toma valores de importancia. Para el  $IC_{AP}$ , en el Exp 1, se observaron los valores mayores de PVE de los QTL, llegando a explicar desde un 9,65% hasta un 14,11% de la variación, mientras que en el Exp 2, el único QTL detectado explicó el 9,17%. Para los QTLs del  $IC_{AV}$ , la PVE, presentó menores valores explicando desde un 9,61% hasta un 10,37 % de la variación. Para el QTL del  $IC_{AE/AP}$ , la PVE, explicó un 9,30% de la variación. La PVE de los QTL del  $IC_{AP}$ , muestra valores levemente superiores que los QTLs hallados para su rasgo per-se (AP).

La información generada es considerada de importancia, ya que permitiría en un programa de mejoramiento, la selección de genotipos con mayor tolerancia al incremento en la DP. Previamente sería necesario validar los QTLs en otros fondos genéticos y/o ambientes. Los resultados también contribuyen a determinar si la base genética para cada rasgo per-se y su tolerancia (IC) poseen una base común o por el contrario, si son independientes.

#### **4. CONCLUSIONES**

En el Experimento 1 se halló un mayor número de QTLs, tanto para los rasgos per-se como para los Índices de Cambio. Las ICM para la mayoría de los rasgos fueron superiores (excepto para LQ) en el Experimento 1 que en el Experimento 2. También se observó un mayor coeficiente de determinación en las relaciones fenotípicas entre los IC y los rasgos per-se en el Experimento 1. Estos resultados estarían asociados a condiciones edafo-climáticas que determinaron un ambiente de calidad superior en el Experimento 1 y favorecieron una mayor respuesta ante incrementos en la densidad de plantas.

El cromosoma 9 es el principal en importancia tanto para rasgos fotomorfogénicos per-se como para los Índices de Cambio, seguido por el 5 para los rasgos per-se y por el 3 para los Índices de Cambio ante el incremento de la densidad de plantas.

Los QTLs para la AE/AP y sus componentes, así como su Índice de Cambio se localizaron en una región acotada del cromosoma 9. Esto es de gran importancia en cualquier programa de mejoramiento donde estas variables se consideren de interés.

La mayoría de las colocalizaciones entre los Índices de Cambio con los rasgos per-se, están dadas por AE, AP y/o AE/AP.

La AP y AE/AP comparten una misma base genética con sus Índices de Cambio en el cromosoma 9.

El AV presenta una base genética independiente con su Índice de Cambio donde el rasgo per-se se localizó mayormente en el cromosoma 5 y su Índice de Cambio en el cromosoma 9.

#### **5. AGRADECIMIENTOS**

A mi familia, amigos, a las amistades logradas durante la carrera y a las personas que ya no están. A los profesores que intervinieron en mi formación. A los integrantes de las cátedras de suelos y mejoramiento.

## 6. BIBLIOGRAFÍA

- Akcura M.; Ceri S. "Evaluation of Drought Tolerance Indices for Selection of Turkish oat (*Avena sativa* L.) Landraces Under Various Environmental Conditions. 2011. ISSN 1392-3196; UDK 633.13:613.524.86.
- Aulicino, Mónica Beatriz; Arturi, Miguel Jacinto; Molina, María del Carmen "Evaluation of Salinity Tolerance Indices in seedling of maize (*Zea mays* L.)." 2015. ISSN: 0041-8676.
- Dashti. H.; Yazdi-Samadi, B.; Ghannadha M.;Naghavi M.R.;Quarri S. "QTL Analysis for Drought Resistance in Wheat Using Doubled Haploid Lines".2014. .INTERNATIONAL JOURNAL OF AGRICULTURE & BIOLOGY. 1560–8530/2007/09–1–98–101.
- Dlker E.,Tatar O.;Aykut Tonk f.;Tosun M. "Determination of Tolerance Level of Some Wheat Genotypes to Post-Anthesis Drought".2011. *Turkish Journal of Field Crops*.
- Duvick, D. N. "Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.)." *Maydica* 50.3/4 (2005): 193.
- Duvick, D. N. "Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.)." *Maydica* 50.3/4 (2005): 193.
- Duvick, Donald N. "The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.)." *Advances in agronomy* 86 (2005): 83-145.
- Fisher, R. A., and R. Maurer. "Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses in spring wheat." *Australian J. Agric. Sci* 29 (1978): 892-912.
- Florido Bacallao, Marilyn, et al. "Evaluación de la tolerancia a la sequía en tomate (*Solanum lycopersicum*) utilizando los índices de tolerancia." *Cultivos Tropicales* 37.1 (2016): 128-135.
- Gonzalo, M., et al. "Direct mapping of density response in a population of B73× Mo17 recombinant inbred lines of maize (*Zea mays* L.)." *Heredity* 104.6 (2010): 583.
- Henderson, Charles R. "Estimation of genetic parameters." *Biometrics*. Vol. 6. No. 2. 1441 I ST, NW, Suite 700, Washington, DC 20005-2210: International Biometric Soc., 1950.
- Kandel, Manoj. "Evaluation of maize (*Zea mays* L.) inbred lines under heat stress and normal condition."2018.
- Kebrom, T.H., Brutnell, T.P., 2007. The molecular analysis of the shade avoidance syndrome in the grasses has begun. *Journal of Experimental Botany* 58, 3079-3089.

- Kruk, B., and Emilio Horacio Satorre. "Densidad y arreglo espacial del cultivo." *Satorre, E. et al* (2003): 279-318.
- Kruk, B., and Emilio Horacio Satorre. "Densidad y arreglo espacial del cultivo." *Satorre, E. et al* (2003): 279-318.
- Ku, L., Ren, Z., Chen, X. *et al.*, 2016. Genetic analysis of leaf morphology underlying the plant density response by QTL mapping in maize (*Zea mays* L.). *Molecular Breeding* 36, 63.
- Ku, L., Zhang, L., Tian, Z. *et al.*, 2015. Dissection of the genetic architecture underlying the plant density response by mapping plant height-related traits in maize (*Zea mays* L.). *Molecular Genetics and Genomics* 290, 1223-1233.
- Ku, L.X., Zhao, W.M., Zhang, J. *et al.*, 2010. Quantitative trait loci mapping of leaf angle and leaf orientation value in maize (*Zea mays* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 121, 951-959.
- Lee, E.A., Tollenaar, M., 2007. Physiological Basis of Successful Breeding Strategies for Maize Grain Yield. *Crop science* 47, 202-215.
- Maddoni, G., E. En De La Fuente "Producción de granos." *Fac. Agron-UBA* (2003).
- Malosetti, Marcos, *et al.* "A multi-trait multi-environment QTL mixed model with an application to drought and nitrogen stress trials in maize (*Zea mays* L.)." *Euphytica* 161.1-2 (2008): 241-257.
- Mickelson, S., Stuber, C., Senior, L. *et al.*, 2002. Quantitative trait loci controlling leaf and tassel traits in a B73× Mo17 population of maize. *Crop Science* 42, 1902-1909.
- Montgomery, E. G. "Correlation studies in corn." *Neb. Agric. Exp. Stn. Annu. Rep* 24 (1911): 108-159.
- Ngugi, Kahiu; Collins, Juma Ogeto and Muchira, Sicily. "Combining, earliness, short anthesis to silking interval and yield based selection indices under intermittent water stress to select for drought tolerant maize". *Australian Journal of Crop Science*.2013.ISSN: 1835-2693.
- Padilla, J. M., and M. E. Otegui. "Co-ordination between leaf initiation and leaf appearance in field-grown maize (*Zea mays*): genotypic differences in response of rates to temperature." *Annals of Botany* 96.6 (2005): 997-1007.
- Paliwal, R. L., *et al.* "El maíz en los trópicos." *Mejoramiento y producción. FAO. Producción y protección vegetal* (2001): 56-78.
- Pasquale, S., Hsiao, T., Fereres E..FAO. Respuesta del rendimiento de los cultivos al agua. (2014). E-ISBN 978-92-5-308564-4.

- Pengelly, A., and K. Bennett. "Appalachian plant monographs: Panax quinquefolius L., American ginseng." (2011).
- Russell, W.A., 1991. Genetic Improvement of Maize Yields. In: Sparks, D.L. (Ed.), *Advances in Agronomy*. Academic Press, pp. 245-298.
- Sangoi, L., Gracietti, M.A., Rampazzo, C. *et al.*, 2002. Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant density. *Field Crops Research* 79, 39-5.
- Schnable, P.S., Ware, D., Fulton, R.S. *et al.*, 2009. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics. *Science* 326, 1112-1115
- Tollenaar, M., and E. A. Lee. "Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize." *Field Crops Research* 75.2-3 (2002): 161-169.
- Valentinuz, O., O. Papparotti. "Rendimiento potencial y tolerancia al estrés en Maíz." (2004).
- Van Der Merwe R.;Tyawana S.; Van Der Merwe J.;Mwenye O. "Evaluation of Drought Tolerance Indices in Vegetable-type Soybean.2018.
- Zheng, Z., Liu, X., 2013. Genetic analysis of agronomic traits associated with plant architecture by QTL mapping in maize. *Genetics and Molecular Research* 12, 1243-1253.