

Plasticidad fenotípica y bases genéticas de la producción y partición de biomasa en el cultivo de maíz

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Luciana Ayelen Galizia

Ingeniera Agrónoma - Universidad de Buenos Aires - 2012

Lugar de trabajo: Grupo Mejoramiento Genético - EEA Pergamino - INTA
Cátedra de Genética - Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Directora de tesis

María Elena Otegui

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)
Magister Scientiae (Universidad Nacional de Mar del Plata)
Doctora (Université Paris XI, UFRS d'Orsay, Francia)

Co-directora

Karina Elizabeth D'Andrea

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)
Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Consejera de Estudios

Eugenia María Munaro

Ingeniera Agrónoma (Universidad Católica de Córdoba)
Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

JURADO

Juan José Guiamet

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Rosario)
Ph. D. of Botany (University of Michigan, Estados Unidos)

JURADO

Fernando Miguez

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
M.S. in Crop Sciences (University of Illinois, Estados Unidos)
M.S. in Applied Statistics (University of Illinois, Estados Unidos)
Ph.D. in Crop Sciences (University of Illinois, Estados Unidos)

JURADO

Félix Manuel San Vicente García

Ingeniero Agrónomo (Universidad Central de Venezuela)
Ph. D. in Plant Genetics (Iowa State University, Estados Unidos)

Fecha de defensa de la tesis: 24 de mayo de 2022

A los valientes que atraviesan océanos...

A mis padres, hermano y abuelos.

AGRADECIMIENTOS

A mi directora, María Otegui, por darme la oportunidad de llevar adelante este proyecto con total libertad, por su apoyo e incentivo constantes para seguir adelante,

A Karina D'Andrea y Eugenia Munaro por confiar y acompañarme a lo largo de este camino,

A Ale Seco e Ignacio Hisse, por haber atravesado juntos esta aventura, de tantas horas y vivencias compartidas,

A Alfredo Cirilo y Luis Blanco, por hacer el día a día tan agradable, siempre con una agradable charla en el galpón o un valioso consejo para dar,

A Laura Appendino y Pablo Rush, por haber confiado en mí desde los primeros pasos en la cátedra, e incentivar y acompañarme en cada oportunidad de seguir creciendo y aprendiendo,

Al grupo de Ecofisiología del INTA-EEA Pergamino, por darme el espacio para realizar los experimentos,

A las Cátedras de Producción Vegetal y Cerealicultura de la FAUBA, por dejarme usar equipos e instalaciones toda vez que fuera necesario,

A la Cátedra de Genética, en especial a Gustavo Schrauf, por haber tenido siempre las puertas abiertas,

A Yanel, Josefina, Facundo, Irina, Mailen, Fiorella, Martín, por la colaboración en los ensayos y muestreos,

A Llorenç, Santi AP y Cecilia VR por hacer que mi estadía en el LEPSE haya sido perfecta, aun sin saber una palabra en francés,

A los amigos que coseché en estos años: Yane, Yesi, Nicole, Selvi, Belén, Irina, Facu, Thommy, Juani, Alan, Octa, Maurillo; Leo, Ignacio y sus hermosas familias, han sido un sostén fundamental para llegar hasta aquí,

A mis amigos, Agus, Flor, Jime, Romi, Martín, Joaquín, siempre presentes cada uno desde algún lugar del mundo,

A mis abuelos, por su ejemplo de trabajo, honestidad y esfuerzo,

A mis padres y hermano, por apoyarme y acompañarme constantemente,

A las numerosas personas que fui encontrando a través de este camino, por los infinitos ejemplos y aportes, charlas y discusiones invaluable.

A todos,

¡Muchísimas gracias!

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Ing. Agr. Luciana Ayelen Galizia

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Galizia, L.A., Munaro, E.M., Cirilo, A.G., Otegui, M.E., D'Andrea, K.E. 2020. Phenotypic plasticity for biomass partitioning in maize: genotype effects across a range of environments. *Field Crops Research* 256: 107914. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107914>

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS	X
ÍNDICE DE FIGURAS	XI
ABREVIATURAS	XVI
RESUMEN	XVIII
ABSTRACT	XIX
CAPÍTULO 1	1
INTRODUCCIÓN	1
1.1 PLANTEO DEL PROBLEMA Y REVISIÓN DE ANTECEDENTES	2
1.1.1 CONTEXTO MUNDIAL	2
1.1.2 EXPLOTACIÓN DE LA HETEROSIS. MEJORAMIENTO GENÉTICO DE LA PRODUCCIÓN DE BIOMASA Y SU PARTICIÓN EN EL CULTIVO DE MAÍZ	3
1.1.3 INTERACCIÓN GENOTIPO × AMBIENTE Y PLASTICIDAD FENOTÍPICA	5
1.1.4 CARACTERIZACIÓN E IMPORTANCIA DEL SISTEMA RADICAL	6
1.1.5 ANÁLISIS GENÉTICO DE RASGOS ECOFISIOLÓGICOS. IMPORTANCIA PARA EL MEJORAMIENTO GENÉTICO	7
1.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS	9
1.2.1 OBJETIVO GENERAL	9
1.2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	10
1.2.3 HIPÓTESIS	10
1.3 ESTRUCTURA DE LA TESIS	11
CAPÍTULO 2	12
MATERIAL GENÉTICO Y DISEÑO EXPERIMENTAL	12
2.1 MATERIAL GENÉTICO	13
2.2 AMBIENTES	13
2.3 DISEÑO EXPERIMENTAL Y MANEJO DEL CULTIVO	14
2.4 MEDICIONES A CAMPO	14
2.5 CALCULOS GENERALES	15
CAPÍTULO 3	17
BIOMASA AÉREA Y SU PARTICIÓN: DIFERENCIAS ENTRE GRUPOS GENOTÍPICOS Y PLASTICIDAD FENOTÍPICA	17

3.1 INTRODUCCIÓN	18
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS	19
3.2.1 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	19
3.3 RESULTADOS	21
3.3.1 CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL	21
3.3.2 ANÁLISIS DE MODELOS MIXTOS Y HETEROSIS PORCENTUAL	22
3.3.3. PLASTICIDAD FENOTÍPICA DIFERENCIAS ENTRE LÍNEAS E HÍBRIDOS	24
3.3.4 ASOCIACIONES ENTRE RASGOS PER SE, PLASTICIDADES FENOTÍPICAS Y PORCENTAJE DE HETEROSIS	27
3.4 DISCUSIÓN	30
3.4.1. LOS ATRIBUTOS EVALUADOS DIFIEREN EN EL PATRÓN DE RESPUESTA A MODIFICACIONES EN EL AMBIENTE	30
3.4.2. LA MAGNITUD DE LA HETEROSIS VARÍA ENTRE RASGOS Y AMBIENTES	30
3.4.3. LA MAYOR HETEROSIS ESTÁ RELACIONADA CON MAYOR PLASTICIDAD FENOTÍPICA	33
3.4.4. PATRONES DE ASOCIACIÓN DE RASGOS	35
CONCLUSIÓN	36
CAPÍTULO 4	38
<hr/>	
BIOMASA AÉREA Y SU PARTICIÓN: ANÁLISIS GENÉTICO	38
4.1 INTRODUCCIÓN	39
4.2 MATERIALES Y MÉTODOS	41
4.2.1 ANÁLISIS GENÉTICO	41
4.2.2 ESTIMACIÓN DE LOS COMPONENTES DE LA VARIANZA Y HEREDABILIDAD	42
4.2.3 ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES	45
4.3 RESULTADOS	46
4.3.1 ANÁLISIS GENÉTICO MULTIAMBIENTAL. CUANTIFICACIÓN DE LOS COMPONENTES DE APTITUD COMBINATORIA Y HEREDABILIDAD	46
4.3.2 COMPORTAMIENTO DE LAS LÍNEAS PARA LOS EFECTOS DE APTITUD COMBINATORIA GENERAL Y ESPECÍFICA	47
4.3.3 CAMBIOS EN LAS ESTIMACIONES DE HEREDABILIDAD A TRAVÉS DE AMBIENTES	49
4.3.4 COMPORTAMIENTO DE LOS PARÁMETROS GENÉTICOS EN AMBIENTES CONTRASTANTES: POTENCIAL Y CON RESTRICCIÓN DE N O AGUA	51
4.3.5 ASOCIACIONES ENTRE RASGOS SEGÚN ACG Y ACE	53
4.4 DISCUSIÓN	55
4.4.1 RESPUESTA A TRAVÉS DE AMBIENTES: EFECTOS GÉNICOS PREPONDERANTES	55
4.4.2 RESPUESTA A TRAVÉS DE AMBIENTES: HEREDABILIDAD	56
4.4.3 RESPUESTA A CONDICIONES AMBIENTALES ESPECÍFICAS: POTENCIAL, ESTRÉS HÍDRICO O DEFICIENCIA DE N	57
CONCLUSIÓN	58
CAPÍTULO 5	60
<hr/>	
CAPTURA, PARTICIÓN Y EFICIENCIA EN EL USO DE RECURSOS:	60
DIFERENCIAS ENTRE GRUPOS GENOTÍPICOS	60
<hr/>	

5.1 INTRODUCCIÓN	61
5.2 MATERIALES Y MÉTODOS	63
5.2.1 MEDICIONES A CAMPO, CÁLCULOS Y MODELOS ASOCIADOS	63
5.3 RESULTADOS	67
5.3.1. CONDICIONES DE CRECIMIENTO Y CICLO DE LOS GRUPOS GENOTÍPICOS	67
5.3.2. CICLO DEL CULTIVO, CAPTURA Y EFICIENCIAS DE USO DE RECURSOS: DIFERENCIAS ENTRE GRUPOS GENOTÍPICOS	68
5.3.2 PERFILES DE DISTRIBUCIÓN DE RAÍCES Y LÁMINA DE AGUA	72
5.3.3 HETEROSIS Y ASOCIACIONES ENTRE RASGOS	77
5.4 DISCUSIÓN	83
5.4.1 DIFERENCIAS ENTRE GRUPOS GENOTÍPICOS	83
5.4.2 SISTEMA RADICAL Y SU IMPACTO EN LA EXPRESIÓN DE LA HETEROSIS	85
5.4.3 ASOCIACIÓN ENTRE RASGOS	86
CONCLUSIÓN	87
CAPÍTULO 6	88
<hr/>	
CONCLUSIONES GENERALES	88
6.1 INTRODUCCIÓN	89
6.2 AVANCES LOGRADOS Y APORTES AL CONOCIMIENTO. CONFRONTACIÓN DE HIPÓTESIS	93
6.2.1 PLASTICIDAD FENOTÍPICA	93
6.2.2 BASES GENÉTICAS	94
6.2.3 CAPTURA Y EFICIENCIA DE USO DE RECURSOS	95
6.3 IMPLICANCIAS Y PERSPECTIVAS A FUTURO	96
6.3.1 IMPLICANCIAS PARA EL MEJORAMIENTO GENÉTICO	99
6.3.2 INVESTIGACIONES FUTURAS	100
BIBLIOGRAFÍA	103
<hr/>	

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Características generales de las líneas bajo estudio.	13
Cuadro 2.2. Descripción general de los ambientes bajo estudio.	14
Cuadro 3.1. Condiciones de crecimiento experimentadas por el cultivo durante el período crítico para la determinación del rendimiento y el período de llenado de los granos en cada uno de los 14 ambientes evaluados. Para cada variable, los números en negrita en azul y rojo corresponden a los valores mínimo y máximo, respectivamente, registrados durante ambos períodos.	23
Cuadro 3.2. Izquierda: Valores medios \pm desvío estándar y valores p para el efecto fijo grupo genotípico (GG). Derecha: Componentes de varianza estimados \pm error estándar para los efectos aleatorios ambiente (E) e interacción GG \times E.	24
Cuadro 4.1. Análisis de la varianza para un diseño en bloques completos al azar para un ambiente y esperanza de los cuadrados medios para el modelo de efectos aleatorios....	42
Cuadro 4.2. Análisis de la varianza combinado a través de ambientes para un diseño en bloques completos al azar y esperanza de los cuadrados medios para el modelo de efectos aleatorios.	44
Cuadro 4.3. Índice de Baker, heredabilidad en sentido estricto (h^2) y heredabilidad en sentido amplio (H^2) para los 12 rasgos evaluados, a través de los 14 ambientes.	47
Cuadro 5.1. Descripción de variables exclusivas del Capítulo 5.	64
Cuadro 5.2. Valores medios \pm desvío estándar para los rasgos relacionados con la duración del ciclo, la captura y eficiencia de uso de recursos y producción de biomasa, y significancia estadística correspondiente a los efectos fijos del ANOVA combinado a través de las 2 campañas.	70

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 3.1. Izquierda: Ranking de ambientes según rendimiento relativo, normalizado y balanceado (RR-NB). Derecha: Valores medios observados de rendimiento en grano por planta (g pl^{-1}) para líneas (L) e híbridos (H) en función del índice ambiental RR-NB ($I_{\text{RR-NB}}$) para los 14 ambientes.	21
Figura 3.2. Respuesta al índice ambiental de rendimiento relativo normalizado y balanceado ($I_{\text{RR-NB}}$) de los valores normalizados correspondientes a (a) rendimiento en granos por planta (RGP), (b) biomasa aérea en madurez fisiológica (BIO_{MF}), (c) índice de cosecha (IC), (d) número de granos por planta (NGP), (e) peso individual de los granos (PG), (f) prolificidad (Pr), (g) tasa de crecimiento por planta durante el período crítico (TCP_{PC}), (h) tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico (TCE_{PC}), (i) intervalo antesis- <i>silking</i> (ASI), (j) partición de biomasa durante el período crítico ($\text{TCE}_{\text{PC}}/\text{TCP}_{\text{PC}}$), (k) eficiencia reproductiva de la espiga apical ($\text{NGE}_1/\text{TCE}_{\text{PC}}$) y (l) eficiencia reproductiva de la planta ($\text{NGP}/\text{TCP}_{\text{PC}}$). Los datos corresponden a líneas (círculos celestes), híbridos (círculos rojos) y heterosis absoluta (NH_{abs} , cruces azules). Los valores de b correspondientes a las regresiones lineales ajustadas a líneas (b_L) e híbridos (b_H) representan la plasticidad fenotípica de cada grupo genotípico.	26
Figura 3.3. (a) Respuesta de la plasticidad de la heterosis absoluta (b_{NHabs} en Figura 3.2) a la plasticidad de los diferentes rasgos para cada grupo genotípico (b_L y b_H en Figura 3.2); y (b) rango de heterosis porcentual de los rasgos evaluados y su correspondiente b_{NHabs} . En (a) los valores de prolificidad (símbolos vacíos) fueron excluidos del análisis de regresión y, en el caso de los atributos que exhibieron una respuesta bilineal, se computo un valor de b ponderado por el valor del punto de quiebre. En (b) los rasgos están ordenados según valor decreciente de heterosis porcentual correspondiente a P50.	27
Figura 3.4. Asociaciones entre valores medios de los rasgos (a y c), plasticidades fenotípicas (b y d) y porcentaje de heterosis (e) de acuerdo con los biplots construidos a partir de las componentes principales 1 y 2 (CP1 y CP2). (a) y (b) corresponden a los 30 híbridos mientras que (c) y (d) corresponden a las 6 líneas. Los genotipos fueron representados por estrellas y los rasgos por vectores desde el origen.	29
Figura 3.5. Diagrama de flujo de los principales determinantes fisiológicos (BIO_{MF} e IC) y componentes numéricos del rendimiento en grano (NGP, PG y Pr). En las cajas se indican los valores de plasticidad fenotípica de los rasgos evaluados para líneas (b_L), híbridos (b_H) y heterosis absoluta (b_{NHabs}). Las flechas sólidas indican efectos directos y las punteadas eficiencias o particiones. Los rasgos (excepto RGP) fueron coloreados de acuerdo con el momento en que se evaluaron (verde para el período crítico, naranja para madurez fisiológica).	33
Figura 4.1. Aptitud combinatoria general (ACG) de las 6 líneas parentales para los 12 atributos analizados y evaluados en los 14 ambientes (12 para ASI). Los valores de ACG fueron estandarizados restándoles el valor medio y dividiendo por el desvío estándar. ASI: intervalo antesis- <i>silking</i> ; BIO_{MF} : biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE_1 : número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC} : tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC} : tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.	48

- Figura 4.2.** Efectos de la aptitud combinatoria general (ACG; en la diagonal descendente de izquierda a derecha), la específica (ACE; valores sobre la diagonal) y el recíproco (REC; valores bajo la diagonal) estimados para los 12 atributos analizados. Los datos corresponden a 6 líneas evaluadas a través de sus 30 híbridos derivados en 14 ambientes. Los efectos de ACG fueron coloreados con una escala de verde a amarillo, que indica valores más positivos a más negativos, respectivamente. Los efectos de ACE y REC fueron coloreados con una escala de rojo a azul, que indica valores más positivos a más negativos, respectivamente. En gris se muestran los efectos no significativos ($p > 0,05$). ASI: intervalo anthesis-*silking*; BIO_{MF} : biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE_1 : número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC} : tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC} : tasa de crecimiento por planta durante el período crítico..... 49
- Figura 4.3.** Heredabilidad en sentido estricto (h^2 , cuadrados verdes), amplio (H^2 , cuadrados naranjas) y varianza fenotípica (σ^2_P , barras grises) en función del índice ambiental de rendimiento relativo normalizado y balanceado (IA_{RR-NB}) para los 12 caracteres evaluados..... 50
- Figura 4.4.** Cambios en la heredabilidad en sentido amplio (H^2) y estricto (h^2) y en el índice de Baker al pasar del ambiente potencial (PE1415RN200) a un ambiente con limitación preponderante de N (PE0607RN0) o de agua (PE0809SN200) en los atributos bajo estudio 52
- Figura 4.5.** Efectos de la ACG estimados en 6 líneas para los 12 atributos estudiados cuando fueron evaluados en ambientes (i) potencial (rombo verde), (ii) con limitación preponderante de N (rombo azul), o (iii) con limitación preponderante de agua (rombo rojo). También se indica la ACG obtenida a través de los 14 ambientes de la Figura 4.1 (cruz gris). Los valores de ACG fueron estandarizados restándoles el valor medio y dividiendo por el desvío estándar..... 53
- Figura 5.1.** Condiciones de crecimiento experimentadas por el cultivo durante el ciclo de crecimiento en las dos campañas evaluadas. En la parte inferior se indica la duración promedio para cada grupo genotípico (L: líneas; H: híbridos) de los períodos de prefloración (PRE), crítico (PC) y de llenado de los granos (LL). DPV: déficit de presión de vapor, Ppt: precipitación acumulada, RFA: radiación fotosintéticamente activa incidente media diaria, T_{Media} : temperatura media promedio diaria. 68
- Figura 5.2.** Eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada (EUR , $g\ MJ^{-1}$) y del agua evapotranspirada (EUA , $kg\ ha^{-1}\ mm^{-1}$) durante los períodos de prefloración (PRE), crítico (PC), de llenado efectivo de los granos (LL) y para el ciclo completo ($BIO-MF$) para producir biomasa, y eficiencias para producir rendimiento en granos ($RG-MF$) para líneas (L) e híbridos (H) durante dos campañas agrícolas (2013/14 y 2014/15). Letras en común sobre las barras indican que los valores no difieren significativamente en el test LSD de comparación de medias realizado para cada período en particular ($p < 0,05$). ... 71
- Figura 5.3.** Longitud radical en los estratos de 0 a 20, 20 a 60, 60 a 120, mayor a 120 cm de profundidad y total (valores a la derecha de cada barra) para el promedio de 6 líneas endocriadas (L) y de 15 híbridos (H) en el inicio (prefloración; PRE) y final (postfloración; POST) del período crítico en la campaña 2013/14. Valores medios seguidos por una letra en común no difieren significativamente en el test LSD de comparación de medias realizado para cada estrato en particular ($p < 0,05$). 72

- Figura 5.4.** Longitud radical en los estratos de 0 a 20, 20 a 60, 60 a 120, mayor a 120 cm de profundidad y total (valores a la derecha de cada barra) para 6 líneas endocriadas en el inicio (prefloración) y final (postfloración) del período crítico en la campaña 2013/14. Valores medios seguidos por una letra en común no difieren significativamente en el test LSD de comparación de medias realizado para cada estrato en particular ($p < 0,05$). 73
- Figura 5.5.** Longitud radical en los estratos de 0 a 20, 20 a 60, 60 a 120, mayor a 120 cm de profundidad y total (valores a la derecha de cada barra) para 15 híbridos en el inicio (prefloración) y final (postfloración) del período crítico en la campaña 2013/14. Valores medios seguidos por una letra en común no difieren significativamente en el test LSD de comparación de medias realizado para cada estrato en particular ($p < 0,05$). 73
- Figura 5.6.** Lámina de agua en los estratos de 0 a 30, 30 a 60, 60 a 120, mayor a 120 cm de profundidad y total (valores a la derecha de cada barra) para el promedio de 6 líneas endocriadas (L) y 15 híbridos (H) en el inicio (prefloración; PRE) y final (postfloración; POST) del período crítico en dos años (2013/14 y 2014/15). Valores medios seguidos por una letra en común no difieren significativamente en el test LSD de comparación de medias realizado para cada estrato en particular en cada año ($p < 0,05$). 74
- Figura 5.7.** Perfiles de proporción de longitud total de raíces en cada estrato de 20 cm, densidad radical y lámina de agua para las 6 líneas endocriadas en el inicio (PRE) y final (POST) del período crítico en la campaña 2013/14. Además, se indican la lámina de agua a la siembra, capacidad de campo (CC) y punto de marchitez permanente (PMP). Los puntos que a la derecha presentan un asterisco difieren significativamente ($p < 0,1$) en el test LSD de comparación de medias realizado entre momentos de muestreo para cada estrato en particular. 75
- Figura 5.8.** Perfiles de proporción de longitud total de raíces en cada estrato de 20 cm, densidad radical y lámina de agua para 6 híbridos en el inicio (PRE) y final (POST) del período crítico en la campaña 2013/14. Además, se indican la lámina de agua a la siembra, capacidad de campo (CC) y punto de marchitez permanente (PMP). Los puntos que a la derecha presentan un asterisco difieren significativamente ($p < 0,1$) en el test LSD de comparación de medias realizado entre momentos de muestreo para cada estrato en particular. 76
- Figura 5.9.** Heterosis promedio y percentiles 90 (P90) y 10 (P10) para los datos obtenidos en las campañas 2013/14 y 2014/15. Los datos de 78
- Figura 5.10.** Asociaciones entre valores medios de los rasgos observados durante las campañas 2013/14 y 2014/15 en 6 líneas (a), 15 híbridos (b) y el porcentaje de heterosis (c) de acuerdo con los biplots construidos a partir de las componentes principales 1 y 2 (CP1 y CP2). Los genotipos fueron representados por sus nombres y los rasgos por vectores desde el origen. ASI: intervalo antesis-*silking*; BIO: biomasa aérea acumulada desde la siembra hasta el estadio indicado; ET_C: evapotranspiración del cultivo acumulada desde la siembra hasta el estadio indicado; EUA: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado; EUA_{MAX}: EUA para producir biomasa máxima; EUR: eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado; fRFA_{IMAX}: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada máxima; fRFA_{IMF}: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; LL: período de llenado efectivo de los granos (desde R₂ hasta madurez fisiológica); LR_{POST-0-200}: LR total en R₂; LR_{POST-120-200}: LR en R₂ en el estrato de 120 a 200 cm; LR_{PRE-0-200}: LR

total en V_{14} ; LR_{PRE-120-200}: LR en V_{14} en el estrato de 120 a 200 cm; MF: período desde siembra hasta madurez fisiológica; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RFA_{ia}: radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada desde la siembra hasta el estadio indicado; RGP: rendimiento en granos por planta; TT: tiempo térmico acumulado desde la siembra hasta el estadio indicado..... 82

Figura 5.11. Diagrama de flujo de la determinación del rendimiento en función de la captura de recursos y su conversión en biomasa y rendimiento. Para los atributos que fueron cuantificados en el presente capítulo se muestra un resumen de los datos observados. ET_C: evapotranspiración del cultivo; EUA: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa; EUR: eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada para producir biomasa; fRFA_i: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada; IAF: índice de área foliar; RFA_{ia}: radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada; RGP: rendimiento en granos por planta; TT: tiempo térmico..... 83

Figura 6.1. Diagrama de flujo de los principales determinantes ecofisiológicos y numéricos del rendimiento en grano. Las flechas sólidas indican efectos directos y las punteadas eficiencias o particiones. Los rasgos (excepto RGP) fueron coloreados de acuerdo con el momento en que se evaluaron (verde para el período crítico, naranja para madurez fisiológica). Para los rasgos en que se cuantificó la plasticidad fenotípica de líneas, híbridos y de la heterosis, y la respuesta de las heredabilidades en sentido estricto (h^2) y amplio (H^2) al índice ambiental, se muestra la respuesta encontrada, en los casos en que fue significativa. Para los rasgos relacionados con captura de recursos y arquitectura del sistema radical se muestra un resumen de los datos observados. ASI: intervalo anthesis-*silking*; BIO_{MF}: biomasa aérea en madurez fisiológica; ET_C: evapotranspiración del cultivo; EUA: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa; EUR: eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada para producir biomasa; IARR-NB: índice ambiental de rendimiento relativo normalizado balanceado; IC: índice de cosecha; NGE₁: número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RFA_{ia}: radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC}: tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC}: tasa de crecimiento por planta durante el período crítico..... 91

Figura 6.2. Correlaciones de Pearson entre (a) la plasticidad fenotípica de los rasgos para cada grupo genotípico (b_L y b_H) y la plasticidad de la heterosis absoluta (b_{NHabs}); (b) el cociente entre la plasticidad del rasgo en híbridos y la plasticidad del rasgo en líneas (b_H/b_L) y la plasticidad de la heterosis absoluta (b_{NHabs}); y (c) el cociente entre la plasticidad del rasgo en híbridos y la plasticidad del rasgo en líneas (b_H/b_L) y la heterosis porcentual. En (a) los valores de prolificidad fueron excluidos del análisis de regresión. En el caso de los atributos que exhibieron una respuesta bilineal, se computo un valor de b ponderado por el valor del punto de quiebre. Para cada correlación se indican los valores del coeficiente de Pearson (r). ASI: intervalo anthesis-*silking*; BIO_{MF}: biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE₁: número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC}: tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC}: tasa de crecimiento por planta durante el período crítico..... 94

Figura 6.3. Representación esquemática del ciclo del cultivo de maíz indicando todos los rasgos para los que fue computada la heterosis porcentual. Las cajas fueron coloreadas con una escala de rojo a azul, que indica valores más positivos a más negativos, respectivamente, de acuerdo al nivel de heterosis porcentual observado en la campaña 2013/14. ASI: intervalo antesis-*silking*; BIO: biomasa aérea acumulada durante el período indicado; ET_C: evapotranspiración del cultivo acumulada durante el período indicado; EUA: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado; EUA_{MAX}: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa máxima; EUR: eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado; fRFA_{iMAX}: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada máxima; fRFA_{iMF}: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; LL: período de llenado efectivo de los granos (desde R₂ hasta madurez fisiológica); LR_{POST-0-200}: longitud total de raíces en R₂; LR_{POST-120-200}: longitud de raíces en R₂ en el estrato de 120 a 200 cm; LR_{PRE-0-200}: longitud total de raíces en V₁₄; LR_{PRE-120-200}: longitud de raíces en V₁₄ en el estrato de 120 a 200 cm; MF: período del ciclo desde la siembra hasta madurez fisiológica; NGE₁: número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; PC: período crítico; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; PRE: período del ciclo comprendido desde la siembra hasta V₁₄; RFA_{ia}: radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada durante el período indicado; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC}: tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC}: tasa de crecimiento por planta durante el período crítico; TT: tiempo térmico acumulado durante el período indicado.97

ABREVIATURAS

Abreviatura	Significado
%HG	Humedad gravimétrica
σ_A^2	Varianza aditiva
σ_{ACE}^2	Varianza de la aptitud combinatoria específica
σ_{ACG}^2	Varianza de la aptitud combinatoria general
σ_D^2	Varianza de dominancia
σ_P^2	Varianza fenotípica
σ_{REC}^2	Varianza del efecto recíproco
σ_e^2	Varianza del error
ACE	Aptitud combinatoria específica
ACG	Aptitud combinatoria general
ACP	Análisis de componentes principales
ASI	Intervalo antesis- <i>silking</i>
ASR	Arquitectura del sistema radical
B	Bloque
BIO	Biomasa aérea
BLUP	Mejor predictor lineal insesgado
DPV	Déficit de presión de vapor
E	Ambiente
ENOS	El Niño Oscilación del Sur
ET _C	Evapotranspiración del cultivo
EUA	Eficiencia en el uso del agua
EUA _{MAX}	Eficiencia en el uso del agua para producción de biomasa máxima
EUR	Eficiencia en el uso de la radiación
fRFA _i	Fracción de radiación fotosintéticamente activa incidente interceptada
G	Genotipo
G×E	Interacción genotipo por ambiente
GG	Grupo genotípico
H	Híbrido
H%	Heterosis relativa/porcentual
H ²	Heredabilidad en sentido amplio
h ²	Heredabilidad en sentido estricto
H _{abs}	Heterosis absoluta
IA	Índice ambiental
IAF	Índice de área foliar
IA _{RR-NB}	Índice ambiental de rendimiento relativo normalizado balanceado
IC	Índice de cosecha
L	Línea endocriada
LL	Llenado efectivo de los granos: desde R ₂ hasta madurez fisiológica
LR	Longitud radical
M	Efecto materno
MF	Madurez fisiológica
N	Nitrógeno
NG	Número de granos
NGE ₁	Número de granos de la espiga apical
NGP	Número de granos por planta
NH _{abs}	Heterosis absoluta normalizada
NM	Efecto no materno
NRGP	Rendimiento en grano por planta normalizado

P	Parentales
P10	Percentil 10
P90	Percentil 90
PC	Período crítico
PG	Peso individual de los granos
POST	Postfloración: R ₂
Ppt	Precipitación
Pr	Prolificidad
PRE	Período desde la siembra hasta V ₁₄
R	Riego
REC	Efecto recíproco
RFA	Radiación fotosintéticamente activa incidente
RFA _i	Radiación fotosintéticamente activa incidente interceptada
RFA _{ia}	Radiación fotosintéticamente activa incidente interceptada acumulada
RG	Rendimiento en granos
RGP	Rendimiento en granos por planta
S	Siembra
TCE _{PC}	Tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico
TCP _{PC}	Tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico
T _{Max}	Temperatura máxima media diaria
T _{Media}	Temperatura media promedio diaria
TT	Tiempo térmico

RESUMEN

Plasticidad fenotípica y bases genéticas de la producción y partición de biomasa en el cultivo de maíz

En el contexto actual de cambio climático global resulta crítica la comprensión de los procesos ecofisiológicos determinantes de la captura y eficiencia de uso de los recursos, y de la producción y partición de biomasa. El objetivo de la presente tesis fue evaluar para estos rasgos: las diferencias entre líneas e híbridos; la plasticidad fenotípica de líneas, híbridos y la heterosis; los efectos génicos determinantes y el efecto de la calidad ambiental sobre la cuantificación de las heredabilidades. Para ello, se fenotipificó un experimento dialéctico completo en 14 ambientes, producto de la combinación no factorial de localidad \times año \times régimen hídrico \times N. Los rasgos evaluados fueron: el rendimiento en grano y sus componentes numéricos; la acumulación de biomasa, la captura y eficiencia en el uso de recursos (*i.e.*, agua y radiación) a través del ciclo del cultivo; y la arquitectura y funcionalidad del sistema radical. Los resultados obtenidos permitieron identificar (i) diferentes patrones de respuesta al ambiente para diferentes rasgos (*i.e.*, lineal, bilineal, ausencia de respuesta), (ii) una relación lineal y positiva entre la plasticidad fenotípica del rasgo y la de su heterosis, (iii) un predominio de los efectos génicos aditivos en ambientes de tipo potencial y con limitación preponderante de agua, y de los no aditivos en ambientes con limitación preponderante de N, (iv) una mayor captura y eficiencia en el uso de los recursos en híbridos respecto a líneas, dada principalmente por diferencias durante el llenado y en menor medida durante los períodos crítico y prefloración, y (v) una tendencia a mayor rendimiento en grano en genotipos con mayor longitud de raíces en estratos profundos (>120 cm) en postfloración. La información generada resulta de utilidad para el mejoramiento genético, especialmente en el diseño de estrategias de selección para diferentes situaciones ambientales.

Palabras clave: *Zea mays* L., líneas endocriadas, híbridos, heterosis, acción génica, captura de recursos, eficiencia de uso de recursos, agua, radiación, raíces.

ABSTRACT

Phenotypic plasticity and genetic bases for biomass production and its partitioning in maize

In the current context of global climate change, it is critical to understand the ecophysiological processes determining resources capture and use efficiency, and the biomass production and its partitioning. The objective of this thesis was to evaluate for these traits: the differences between inbreds and hybrids; the inbreds, hybrids and heterosis phenotypic plasticity; the prevailing genetic effects and the influence of environmental quality on the quantification of heritabilities. For this, a complete diallel mating design was evaluated over 14 contrasting environments, product of the non-factorial combination of site \times year \times water regime \times N. The evaluated traits were grain yield and its numerical components; biomass accumulation, resources capture and use efficiency (i.e., water and radiation) throughout the crop cycle; and the architecture and functionality of the root system. The results allowed to identify (i) different patterns of environmental response for different traits (i.e., linear, bilinear, non-response), (ii) a linear and positive relationship between the trait phenotypic plasticity and the heterosis plasticity, (iii) a predominance of genetic additive effects in potential-type environments and under water limitation, and of non-additive genetic effects in environments with N limitation, (iv) greater resources capture and use efficiency in hybrids with respect to inbreds, mainly due to differences during grain-filling and, to a lesser extent, during critical and pre-flowering periods, and (v) a trend towards higher grain yield in genotypes with greater root length in deeper soil layers (> 120 cm) at post-flowering. The generated information is useful for maize breeding, especially for designing selection strategies for different environmental conditions.

Keywords: *Zea mays* L., inbreds, hybrids, heterosis, gene action, resource capture, resource use efficiency, water, radiation, roots.

CAPÍTULO 1

Introducción

1.1 PLANTEO DEL PROBLEMA Y REVISIÓN DE ANTECEDENTES

1.1.1 Contexto mundial

Según la Organización para la Agricultura y la Alimentación de las Naciones Unidas (FAO), en la actualidad unas 795 millones de personas en todo el mundo están subalimentadas, y se prevé que la población total aumente en un 33% para 2050, alcanzando 9200 millones de personas (FAO, 2015). El mundo enfrenta un enorme desafío para garantizar la seguridad alimentaria, debiendo aumentar notablemente la producción de los principales cultivos (trigo, arroz, maíz y soja) para lograr abastecer la alimentación humana y animal. Las proyecciones sugieren que hacia 2050 la producción agrícola deberá aumentar un 60% a nivel mundial respecto a la situación de 2008 (FAO, 2009), y duplicarse en los países en desarrollo, solamente para satisfacer las necesidades alimentarias, excluyendo la demanda adicional de productos agrícolas como materia prima para la producción de biocombustibles (FAO, 2011). Este objetivo no debería sustentarse en un aumento de la superficie cultivada, pues la mayor parte de las tierras agrícolas consideradas aptas ya se encuentra bajo producción (Fischer *et al.*, 2014). Sería entonces necesaria una intensificación sustentable para armonizar el aumento de la demanda de alimentos con la protección necesaria de los recursos naturales y la calidad ambiental, evitando la expansión agrícola sobre los ecosistemas naturales (Tittonell, 2014). Para cooperar con este equilibrio, la única alternativa posible sería intensificar la producción agrícola, aumentando los rendimientos potenciales (Godfray *et al.*, 2010; Foley *et al.*, 2011) y disminuyendo las brechas de rendimiento de los principales cultivos (Lobell *et al.*, 2009). Para enfrentar este problema, la FAO (2011) sugiere aumentar la eficiencia de uso de los recursos reduciendo los efectos ambientales negativos de la producción de alimentos. Teniendo en cuenta la presión adicional generada por el cambio climático global (IPCC, 2014), será crítica la mejora de la capacidad de los cultivos para mantener los rendimientos con un menor suministro de recursos edáficos, tanto por mejora de su captura como de su utilización. Es necesario aumentar la tolerancia de los cultivos al estrés por déficit hídrico, de nitrógeno (N) y/o por salinidad (Tester y Langridge, 2010). Por lo tanto, es importante que los programas de mejoramiento desarrollen estrategias para seleccionar cultivos con mayores rendimientos y calidad de manera sustentable, haciendo un uso eficiente y seguro de los recursos naturales y de los insumos externos, asegurando los servicios ecosistémicos para la sociedad (Andrade, 2011).

El maíz (*Zea mays* L.) es el cereal con mayor volumen de producción a nivel mundial, superando al trigo y al arroz, lo cual lo vuelve una de las fuentes de alimento y energía más importantes en un contexto de aumento poblacional (FAOSTAT, 2020). Argentina es el cuarto productor mundial de maíz, siendo su participación del 42% en la producción agrícola nacional respecto a los cuatro principales cultivos exportables (soja, maíz, trigo, girasol) (MAGYP, 2020). Independientemente del avance de la producción de soja en las últimas décadas, la producción nacional de maíz continuó en aumento, el cual estuvo explicado principalmente por (i) aumentos en el rendimiento promedio, que ocurrieron a una tasa de $194 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (equivalente a $3,7\% \text{ año}^{-1}$) para el período 1990-2004 pero de solo $42 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (equivalente a $0,62\% \text{ año}^{-1}$) para el período 2004-2019, y (ii) aumentos del área dedicada al cultivo de $0,47 \cdot 10^6 \text{ ha año}^{-1}$ para el período 2010-2019, pasando de *ca.* 3,7 a 9 millones de has (*i.e.*, $7,2\% \text{ anual}$). La tasa de ganancia de rendimiento elevada durante 1990-2004 se debió, en gran medida, a la fuerte adopción de híbridos simples y el paquete tecnológico requerido para que estos expresaran su mayor potencial de rendimiento asociado al aumento de la heterosis (*e.g.* fertilización con nitrógeno). Sin embargo, el desafío de mantener elevada la tasa porcentual de ganancia

de rendimiento es muy complejo, pues el porcentaje de ganancia disminuye al aumentar el rendimiento medio (Otegui *et al.*, 2015) y los fitomejoradores encuentran muy difícil aumentar la ganancia de rendimiento en cultivos que ya han sido sometidos a una fuerte presión de selección (Hall y Richards, 2013). Consecuentemente, una mejor comprensión de los procesos que controlan la determinación del rendimiento es fundamental para incrementar la eficiencia de los programas de mejoramiento genético.

1.1.2 Explotación de la heterosis. Mejoramiento genético de la producción de biomasa y su partición en el cultivo de maíz

La producción mundial de maíz se basa principalmente en el uso de híbridos simples o F₁ (Duvick, 2005; Fisher y Edmeades, 2010), en los que se maximiza la explotación del vigor híbrido. El vigor híbrido se refiere a un aumento en el tamaño de órganos, tasas de crecimiento y desarrollo, acumulación de biomasa y rendimiento en grano observado en la descendencia F₁ en relación a las líneas endocriadas que le dieron origen (Duvick, 1999). La posibilidad de utilizar híbridos de maíz en la producción comercial está motivada en parte por el aumento en la productividad del cultivo, siempre que la magnitud de la heterosis del rendimiento en grano sea suficiente para justificar el costo de producción de semillas híbridas. Sin embargo, la producción de semillas híbridas implica dos desafíos. Por un lado, ocurre una reducción en la productividad de las líneas parentales producto de la depresión por endocría, que disminuye el rendimiento en grano y conduce a un aumento en los costos de producción. Por el otro, año a año existe la necesidad de generar nuevas líneas endocriadas y evaluarlas en su cruce con un conjunto de líneas probadoras, para comparar el rendimiento de sus híbridos. Este proceso evalúa las aptitudes combinatorias general (ACG) y específica (ACE). A pesar de los avances en el mejoramiento de las líneas endocriadas, que mejoraron la participación en el rendimiento en grano de las líneas *per se* respecto a los efectos heteróticos (el aumento relativo del primero respecto a la heterosis fue de 1,9 a 3,5 veces desde 1905), la aptitud combinatoria específica continúa siendo crucial en la selección de híbridos superiores (Duvick, 1999, Troyer y Wellin 2009). Las limitaciones mencionadas explican la gran inversión requerida para la producción de semillas híbridas de maíz, así como los grandes esfuerzos en investigación para mejorar la comprensión del control genético de rasgos secundarios que estén altamente correlacionados con el rendimiento en grano, lo cual podría guiar la selección de las líneas parentales (Duvick y Cassman, 1999, Lee y Tollenaar, 2007, Cairns *et al.*, 2013).

Desde el punto de vista del mejoramiento genético, y habiendo maximizado la explotación de la heterosis como vía de incremento del rendimiento a partir del uso masivo de híbridos simples (Duvick, 2005), los estudios ecofisiológicos realizados sobre maíces liberados en las últimas décadas indican que el mejor desempeño productivo de los mismos se debe a una mayor captura y uso eficiente de los recursos ambientales (Tollenaar y Wu, 1999). La producción de biomasa aérea, uno de los principales determinantes fisiológicos del rendimiento en grano, suele interpretarse en función del aprovechamiento de dichos recursos (Loomis y Connor, 1992). Así, en términos ecofisiológicos definimos la producción de biomasa como el producto entre la cantidad de recursos disponibles (oferta ambiental), la capacidad de las plantas para tomarlos (eficiencia de captura) y su capacidad para utilizarlos en producir biomasa (eficiencia de uso) (Passioura, 1977; Muchow *et al.*, 1990). En este marco conceptual, el aumento en la producción de biomasa aérea de maíz se debió a una mejora en la interceptación de luz, producto del aumento del índice de área foliar (IAF, m² de hojas por m² de suelo) en los híbridos simples más recientes (Dwyer *et al.*, 1991), y a una mayor persistencia del

canopeo fotosintéticamente activo en postfloración (Luque *et al.*, 2006; Lee y Tollenaar, 2007). Estos rasgos dieron lugar a una mayor captura de la oferta radiativa que acompañó al incremento logrado en el número de granos (NG) y permitió sostener la relación fuente-destino durante el llenado de los mismos.

De lo descrito previamente se desprende que la determinación del rendimiento en maíz depende en gran medida de la generación y senescencia del canopeo, procesos que a su vez están condicionados por el establecimiento y funcionalidad del sistema radical para garantizar un acceso adecuado a los recursos edáficos (agua y nutrientes). Las tendencias descritas para el canopeo debieron asociarse a un sistema radical más activo (Tollenaar y Wu, 1999) que posibilitara un aumento en el consumo de agua que permitiera mantener la transpiración según el nivel de demanda y así la temperatura foliar cercana a la del ambiente. Estos últimos efectos, sin embargo, no han sido aún documentados en maíz como ocurriera ya en trigo (Reynolds *et al.*, 2007).

Por otro lado, los aumentos de rendimiento durante el último siglo se debieron al incremento en el número de granos, debido a un efecto combinado de una mayor partición de biomasa hacia la espiga en floración y una mayor producción de biomasa en postfloración. Al mismo tiempo ocurrieron: (i) una reducción del tamaño de panojas, lo cual redujo la dominancia apical y fue en parte responsable de la mayor partición de biomasa a espiga, (ii) un hábito foliar más erectófilo, que habría otorgado mayor tolerancia al aumento de la densidad, y (iii) un aumento de la proporción del ciclo representada por la fase postfloración respecto a la fase prefloración. Estos aspectos han sido ampliamente documentados para los EEUU y Canadá (Russell, 1985; Tollenaar, 1989 y 1991; Cooper *et al.*, 2004; Duvick, 2005). En Argentina, la ganancia genética del rendimiento entre 1980 y 2012 estuvo asociada a aumentos en la producción de biomasa y en el índice de cosecha, que no ocurrieron de manera constante, sino en períodos alternados (Curin *et al.*, 2020). El reemplazo de los híbridos dobles por el uso masivo de híbridos simples, junto con la introducción de germoplasma dentado produjeron un aumento en la partición de materia seca hacia la espiga durante el período crítico (Echarte *et al.*, 2004). A su vez, existieron aumentos en la radiación interceptada, particularmente durante el período de llenado, y en las eficiencias de uso de la radiación para producir biomasa y del agua para producir biomasa y rendimiento, que no estuvieron acompañados por modificaciones en la cantidad de agua evapotranspirada, sino que siguieron las tendencias de la biomasa aérea y del rendimiento en grano (Luque *et al.*, 2006; Curin *et al.*, 2020).

El NG por planta (NGP) presenta una respuesta de tipo curvilínea a la tasa de crecimiento de la planta alrededor del período crítico (TCP_{PC}), con modificaciones importantes en los parámetros de la relación producto del genotipo específico evaluado (Tollenaar *et al.*, 1992; Echarte *et al.*, 2004). En la respuesta del NGP a la TCP_{PC} se destaca (i) la mayor dependencia del NGP respecto de la fuente de asimilados a medida que decrece la TCP_{PC} , hasta alcanzar un umbral de TCP_{PC} (*i.e.*, umbral de fuente) por debajo del cual se verifica esterilidad de espigas (Andrade *et al.*, 1999), y (ii) una genuina limitación por destinos a medida que se alcanzan altos valores de TCP_{PC} , dadas las restricciones morfogénicas de la especie (espigas con un número máximo de flores definido y un número potencial de espigas posibles de establecerse por planta; Otegui, 1997). La condición descrita en (ii), sin embargo, es cada vez menos frecuente en la producción comercial de maíz, donde las altas densidades utilizadas ubican al cultivo en rangos de TCP_{PC} como los descritos en (i). Por otro lado, se ha establecido que las reservas de asimilados son de valor casi nulo para amortiguar condiciones desfavorables para el crecimiento durante la etapa crítica (Westgate *et al.*, 1994), evidencia de cuán dependiente es la fijación de granos (cuaje) de la fotosíntesis diaria en ese período y de la proporción

de la misma que es asignada al crecimiento de la espiga (TCE_{PC}). Existe variabilidad genotípica importante para la partición a espiga, *i.e.*, en la relación TCE_{PC}/TCP_{PC} (Pagano y Maddonni, 2007; Borrás *et al.*, 2009).

1.1.3 Interacción genotipo \times ambiente y plasticidad fenotípica

La capacidad de un genotipo de producir múltiples fenotipos en respuesta a las condiciones ambientales o de crecimiento se denomina plasticidad fenotípica (Bradshaw, 1965), y puede ser descrita y cuantificada a través de su norma de reacción (Gupta y Lewontin, 1982; Des Marais *et al.*, 2013). Algunas de las interacciones genotipo por ambiente (G \times E) pueden atribuirse a diferencias en la sensibilidad de los diferentes genotipos (Falconer y Mackay, 1996). Es decir, una modificación en el ambiente dada puede afectar de manera diferente y/o con distinta intensidad a algunos genotipos respecto a otros. Esto mismo podría ocurrir al considerar diferentes caracteres y diferentes momentos del ciclo del cultivo. La capacidad de los caracteres de permanecer inalterables ante cambios ambientales o ante variación genotípica se denomina robustez fenotípica; siendo robusto aquel caracter que mantenga su valor fenotípico constante (Nijhout, 2002; Klingenberg, 2019). Además, la respuesta de los rasgos a la variación ambiental difiere entre líneas endocriadas e híbridos, lo que modifica la expresión de la heterosis frente a cambios en el ambiente (Tollenaar *et al.*, 2004; Munaro *et al.*, 2011a; Munaro *et al.*, 2011b; Li *et al.*, 2018).

Trabajos previos muestran que el nivel de heterosis aumenta con la calidad ambiental en rasgos relacionados con el crecimiento (biomasa en madurez fisiológica, área foliar máxima), rendimiento, número y peso de granos, y eficiencia de uso de la radiación durante el llenado, mientras que no hubo una tendencia para los rasgos relacionados con la partición de biomasa, como el índice de cosecha (Munaro *et al.*, 2011b). Las respuestas observadas podrían haber sido causadas por una menor sensibilidad al ambiente de las líneas respecto a sus híbridos derivados, como ha sido demostrado para algunos rasgos en un número reducido de genotipos (Echarte y Tollenaar, 2006). También podrían deberse al número limitado de genotipos y ambientes evaluados (D'Andrea *et al.*, 2009). En la actualidad, carecemos de estudios que incluyan la respuesta al ambiente de la heterosis de rasgos asociados con la partición de biomasa.

El efecto que posee el ambiente sobre la expresión de los rasgos puede evaluarse a partir del análisis de los cambios que ocurren en el fenotipo frente a diferentes condiciones ambientales (*i.e.*, a través de la estimación de la plasticidad fenotípica). La plasticidad fenotípica puede evaluarse de tres maneras distintas. La primera es mediante la cuantificación de la dispersión de los datos observados para los diferentes rasgos, a partir de relativizar valores extremos (*e.g.*, los percentiles 10 y 90) a la mediana para cada rasgo en particular (Sadras y Slafer, 2012; D'Andrea *et al.*, 2013; Ruiz *et al.*, 2019). La segunda es a partir del uso de cocientes o relaciones de varianza, es decir, el cociente de la varianza del rasgo para cada genotipo respecto a la varianza del rasgo en la población (Dingemans *et al.*, 2010). La tercera es mediante la regresión del valor medio del rasgo para cada genotipo en función de un gradiente de condiciones ambientales, denominado índice ambiental (IA). En cada sitio, el valor de IA suele estar representado por el valor promedio de todos los genotipos para el rasgo bajo estudio (Finlay y Wilkinson, 1963; Eberhart y Russell, 1966). La pendiente (*b*) de la regresión lineal es una medida de la plasticidad fenotípica. Los genotipos con $b=1$ tienen un desempeño medio y se consideran estables. Aquellos con $b>1$ tienen una respuesta superior al ambiente y se consideran plásticos, mientras que los genotipos con $b<1$ son considerados de plasticidad reducida. Los dos últimos métodos (*i.e.*, los cocientes de varianza y la pendiente de la respuesta al

IA) han arrojado valores similares de plasticidad para rendimiento y otros caracteres agronómicos en trigo (Sadras y Lawson, 2011; Sadras y Richards, 2014). El primer enfoque (*i.e.*, la dispersión de datos) suele preferirse al analizar datos de diferentes fuentes (Sadras y Slafer, 2012) o cuando el número de ambientes evaluados es insuficiente para asegurar un ajuste lineal robusto (D'Andrea *et al.*, 2013). En cambio, el tercer enfoque ha sido el preferido por mejoradores y ecólogos debido a su simplicidad de estimación y facilidad de interpretación (Hallauer y Carena, 2009; Walsh, 2017).

1.1.4 Caracterización e importancia del sistema radical

Como fuera mencionado en el punto 1.1.2., el mejoramiento de maíz se ha basado principalmente en el rendimiento y el fenotipo de la parte aérea, postergando la caracterización del fenotipo radical y el análisis de su evolución a través de la mejora del cultivo por las dificultades para su evaluación. Debido a la creciente demanda de mayor eficiencia en el uso de agua, nutrientes y otros recursos como los principales determinantes para lograr una intensificación sostenible, el interés en las raíces y su papel en la captura de recursos edáficos ha ido en aumento (Gregory, 2006; Lynch, 2007; Gewin, 2010; Gregory *et al.*, 2013).

La acumulación de biomasa en el sistema radical usualmente sigue un patrón sigmoideo similar al reportado para la biomasa aérea, aunque las fases de crecimiento de raíz y tallo pueden no coincidir exactamente (Gregory, 2006). En cultivos anuales, la asignación de materia seca a las raíces cambia a lo largo del ciclo y con las condiciones de crecimiento. Por lo general, las plantas canalizan relativamente más asimilados a las raíces durante el crecimiento temprano. A medida que avanza el desarrollo, las estructuras reproductivas comienzan a crecer activamente y adquieren dominancia, por lo cual la proporción de carbono translocado a las raíces disminuye con el tiempo. En cereales de invierno, como trigo y cebada, dicha proporción es de hasta un 50% durante el crecimiento vegetativo, pero hacia iniciación floral es solo un 18% y hacia floración se vuelve casi nula (Gregory y Atwell, 1991; Gregory *et al.*, 1997; Palta y Gregory, 1997). Esto determina que ya no existan aumentos en la biomasa del sistema radical luego de floración; incluso, dependiendo de las condiciones edáficas, algunos estudios muestran que en cereales alrededor de floración se inicia la senescencia del sistema radical, con una disminución sustancial de su biomasa durante el llenado (Mengel y Barber, 1974; Amos y Walters, 2006).

El comportamiento del cultivo de maíz está influenciado por numerosas características arquitecturales, anatómicas y fisiológicas del sistema radical que interactúan entre sí y determinan cómo será la distribución de las raíces en el perfil de suelo y, por lo tanto, la captura de los recursos edáficos (Gregory, 2006; Lynch y Brown, 2012; York *et al.*, 2013). La arquitectura del sistema radical (ASR: configuración espacial de las raíces en el suelo) es utilizada para describir la forma y estructura de los sistemas radicales. Su importancia en la productividad vegetal reside en el hecho de que los principales recursos del suelo se distribuyen heterogéneamente, por lo que el despliegue espacial del sistema radical determinará esencialmente la capacidad de la planta para capturar agua y nutrientes (Lynch, 1995; White y Brown, 2010). Por lo tanto, estudios que revelan el alcance y la naturaleza de la variación genética de la ASR tienen profundas implicancias para mejorar las eficiencias de uso del agua y los nutrientes, y para la mejora de la productividad bajo estreses abióticos o condiciones edáficas subóptimas (Wasson *et al.*, 2012; Rogers y Benfey, 2015).

Al inicio del ciclo de cultivo, la disponibilidad de muchos recursos del suelo, incluyendo N y Fósforo, es mayor en los estratos superiores del perfil (Jobbágy y Jackson,

2001), por lo tanto un sistema radical profuso que logre explorar de manera acabada el estrato superior optimizaría la captura de recursos (Lynch y Brown, 2001). El N es un nutriente móvil, que en los sistemas agrícolas puede escapar por lixiviación del perfil explorado por las raíces de los cultivos hacia estratos más profundos; también se puede perder del sistema por esta vía durante el barbecho (Di y Cameron, 2002; Thorup-Kristensen, 2006). A medida que el ciclo del cultivo avanza, la oferta del recurso hídrico puede ser mayor en profundidad que en los estratos superficiales, más aún si se dan condiciones de falta de una suficiente recarga del perfil por lluvias durante el ciclo del cultivo (Asbjornsen *et al.*, 2008). En estas condiciones, los estratos profundos contribuyen en mayor proporción al consumo hídrico total (Otegui *et al.*, 1995), pudiendo entonces ser más ventajoso un sistema radical con buena exploración del perfil en profundidad. Por lo tanto, un genotipo que combine la capacidad de explorar los estratos superficiales, junto con la posibilidad de profundizar en el perfil permitiría co-optimizar la captura de diferentes recursos del suelo, que varíen en su distribución espacio-temporal (Dunbabin *et al.*, 2003; Lynch, 2013; White *et al.*, 2013b).

Desde el punto de vista del mejoramiento genético, sería interesante diseñar genotipos que logren acceder y capturar el agua y los nutrientes de manera más eficiente, optimizando la exploración del suelo. Para lograrlo, es necesario mejorar el conocimiento actual del funcionamiento del sistema radical, identificando qué caracteres (determinantes de la arquitectura, anatomía y fisiología radical) sería útil incorporar en ideotipos futuros, comprender cuál es el control genético detrás de los mismos, la variabilidad genética disponible, y la capacidad para seleccionar el carácter o los alelos que lo determinen (White *et al.*, 2013a). Asimismo, es necesario mejorar las técnicas disponibles para cuantificar y analizar el sistema radical en situaciones reales de cultivo (Richards, 2008). Existen diferencias en los patrones de crecimiento, arquitectura y respuestas a las propiedades del suelo entre especies y entre los genotipos de una misma especie, y existen algunos avances en la utilización de estas diferencias con fines prácticos (Uga *et al.*, 2013; Wasson *et al.*, 2014; Chimungu *et al.*, 2015).

1.1.5 Análisis genético de rasgos ecofisiológicos. Importancia para el mejoramiento genético

La existencia de variabilidad genotípica significativa en atributos de interés es uno de los aspectos más importantes para la inclusión de estos en planes de mejoramiento genético. En este sentido, numerosos estudios han detectado variabilidad genotípica para rasgos ecofisiológicos relacionados con la captura de luz por el canopeo utilizando híbridos (Tollenaar 1989 y 1991; Luque *et al.*, 2006, D'Andrea *et al.*, 2009). No obstante, son muy escasos los trabajos que han evaluado dicha variabilidad en fuentes de germoplasma útiles para estudios más detallados de control génico (*e.g.*, líneas endocriadas y sus híbridos derivados en experimentos dialélicos completos, poblaciones de RILs, etc.). Menos aún se conocen las tendencias generadas por el mejoramiento genético en el sistema radical, que a escala de cultivo solo han sido hipotetizadas por medio de modelos de simulación agronómicos para el caso de los híbridos producidos para el cinturón maicero norteamericano (Hammer *et al.*, 2009). En este último caso, los autores postulan que el mejoramiento genético de maíz debió haber generado una tendencia hacia un hábito de crecimiento radical más profundo que permitió el acceso a mayor cantidad de agua por el cultivo. Esta tendencia sería debida a un menor ángulo radical respecto al eje vertical representado por el tallo, que posibilitaría una rápida exploración del perfil hacia estratos inferiores, en lugar de una proliferación horizontal con gran densidad de raíces en horizontes superficiales. En otro estudio, también

realizado a través de modelos de simulación y considerando dos ambientes contrastantes de nuestro país (semiárido sobre un haplustol éntico en Pilar, Córdoba, y húmedo sobre un argiudol típico en Pergamino, Buenos Aires), se confirman los beneficios de un sistema radical más profundo, sin penalización del rendimiento en buenas condiciones de disponibilidad hídrica (Carretero *et al.*, 2014). Contra sus predicciones, los mayores beneficios del sistema radical profundo en condiciones de deficiencia hídrica se obtuvieron en el ambiente de Pergamino (11,7%) y no en el de Pilar (4,7%). En ambos casos (EEUU y Argentina) se destaca la necesidad de evaluar atributos asociados directamente al consumo de agua por los cultivos en los ambientes de interés. Las predicciones aún deben ser puestas a prueba con mediciones reales en condiciones de campo.

Los rasgos ecofisiológicos aparentemente afectados por el proceso de mejora, como hojas más erectas, disminución del tamaño de la panoja y reducción de la concentración de proteína en grano (Duvick y Cassman, 1999), han surgido de análisis *ex post* efectuados con híbridos comerciales liberados en distintas épocas. Hasta el presente, la mejora basada exclusivamente en la selección por rendimiento fue suficientemente exitosa para mantener la ganancia genética para este rasgo en valores adecuados para satisfacer los requerimientos de una demanda creciente derivada principalmente del crecimiento poblacional (Mifflin, 2000; Duvick, 2005). Más aún, algunos estudios indicaron un escaso o nulo beneficio de incluir rasgos secundarios para mejorar la estimación de la heredabilidad del rendimiento en grano (Bänziger *et al.*, 1997). En gran medida esto es atribuible a la falta de un marco conceptual claro para definir rasgos de valor (*i.e.*, funcionales) y no simples descriptores del fenotipo visual, pero también a la dificultad operativa para la inclusión de algunos atributos en el proceso de mejora (Austin, 1993), como por ejemplo la fotosíntesis o el sistema radical (por tiempo demandado para su determinación, costo del instrumental necesario, etc.). Las evidencias de estancamiento en la mencionada ganancia genética a nivel internacional, tanto en esta especie como en otras de valor central para la alimentación humana (Mifflin, 2000; Cassman *et al.*, 2003; Duvick, 2005; Godfray *et al.*, 2010; Foley *et al.*, 2011), tornan crítico el desarrollo de protocolos experimentales adecuados para la inclusión de otros rasgos además del rendimiento. El ajuste de la metodología experimental junto con un análisis genético basado en el uso de poblaciones especialmente diseñadas para ello deberían permitir un avance sustancial. Por ejemplo, el uso de experimentos dialélicos completos (*i.e.*, cruzamiento de un grupo de n líneas en todas las combinaciones posibles) sumados a estudios destinados a la detección de QTLs, mejorará el conocimiento de la arquitectura genética de estos rasgos, generando un impacto real en el diseño de estrategias de mejoramiento (Holland, 2007).

El análisis dialélico tiene como finalidad el estudio del modo de herencia de un carácter complejo (Hayman, 1954), pero constituye a su vez una herramienta para mejoradores de maíz interesados en evaluar la aptitud combinatoria de líneas endocriadas (Griffing, 1956). La aptitud combinatoria de las líneas endocriadas es el factor último que determina la utilidad de una línea para la producción de híbridos (Hallauer y Miranda, 1988). El valor de contar con el dato de la aptitud combinatoria de una línea reside en la posibilidad de predecir el comportamiento de los híbridos derivados de ella. En maíz, el comportamiento de una línea endocriada está correlacionado con su comportamiento en combinaciones híbridas, dicha correlación puede evaluarse a través de las regresiones padre-progenie (Hallauer y Miranda, 1988) o según qué proporción de la varianza se debe a la acción de genes aditivos (Falconer y Mackay, 1996). Sprague y Tatum (1942) fueron los primeros en particionar la aptitud combinatoria en aptitud combinatoria general y aptitud combinatoria específica. La ACG se refiere al comportamiento promedio de una

línea en combinaciones híbridas con otras líneas, y está relacionada con la acción génica aditiva. La ACE se refiere al desvío encontrado entre el comportamiento promedio observado para una combinación híbrida en particular y el que debería esperarse a partir del comportamiento de las líneas parentales involucradas (*i.e.*, heterosis). La ACE es indicativa de la presencia de genes con efectos no aditivos (*i.e.*, dominancia y epistasia). En este sentido, en el desarrollo de maíces híbridos, la ganancia en heterosis no explica toda la ganancia en rendimiento a través del tiempo; ganancias en “no-heterosis” (rendimiento de las líneas parentales) fueron también contribuciones importantes (Duvick, 1999). Por lo tanto, si bien la heterosis en sí misma es la causa más importante en la superioridad del rendimiento de los híbridos, hallar la mejor combinación entre líneas es siempre un requisito esencial para la producción de nuevos híbridos superiores (Duvick, 1999).

En la última década se avanzó en estos aspectos en atributos relacionados con la captura de luz, producción de biomasa aérea y partición de la misma a estructuras reproductivas (Ahmadzadeh *et al.*, 2004, Tollenaar *et al.*, 2004, D’Andrea *et al.*, 2009, Munaro *et al.*, 2011 y D’Andrea *et al.*, 2013). Sin embargo, no hay estudios que analicen las bases genéticas (*i.e.*, correlaciones padre-progenie, heterosis y tipo de acción génica) de atributos relacionados con la producción y partición de biomasa total. Mucho menos se han cuantificado para rasgos relacionados con la densidad y funcionalidad del sistema radical en condiciones de cultivo; la mayoría de los estudios que cuantifican estos rasgos se basan en datos generados a partir de experimentos en condiciones controladas (Chun *et al.*, 2005; Mace *et al.*, 2011; Singh *et al.*, 2011; Van Oosterom, *et al.*, 2016) o se reducen al estudio de rasgos morfológicos (Trachsel *et al.*, 2011; Chimungu *et al.*, 2015, Zhang *et al.*, 2018).

En conclusión, al pobre conocimiento sobre el control de la partición de asimilados (*i.e.*, naturaleza de los procesos involucrados, controles internos, sistemas de comunicación entre órganos) se suma la naturaleza incompleta del mismo (*i.e.*, limitada a la parte aérea). Así, cambios en la ASR tendrían un efecto directo mayor sobre la acumulación de biomasa a través del acceso a una mayor oferta de recursos edáficos que los cambios mencionados en la arquitectura del canopeo y captura de luz. Sin embargo, estos últimos podrían tener efectos indirectos importantes a través de la duración de área foliar postfloración y la partición de asimilados hacia la espiga (Hammer *et al.*, 2009). En la presente tesis se profundizará en el estudio de rasgos relacionados con la producción de biomasa, su partición a estructuras reproductivas, la captura y eficiencia de uso de recursos (agua y radiación) y la dimensión y funcionalidad del sistema radical en el cultivo de maíz. Para ello se analizarán la variabilidad existente, la plasticidad fenotípica y los componentes de la varianza genética utilizando un diseño dialélico completo constituido por 6 líneas endocriadas provistas por el Programa de Mejoramiento de Maíz del INTA Pergamino y sus híbridos derivados.

1.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

1.2.1 Objetivo general

Generar información valiosa para los mejoradores sobre las bases ecofisiológicas y genéticas que controlan la producción de asimilados y su partición en el cultivo de maíz. Esto incluye el estudio de rasgos como producción de biomasa, partición a estructuras reproductivas, dimensión y funcionalidad del sistema radical. Para ello se llevarán a cabo experimentos a campo tendientes a cuantificar los componentes de la varianza genética para un conjunto de líneas endocriadas del Programa de Mejoramiento de Maíz del INTA

Pergamino y sus híbridos derivados (dialélico completo) cultivados en distintos ambientes (*i.e.*, con oferta variable de radiación incidente, temperatura, agua y/o N).

1.2.2 Objetivos específicos

(i) En un experimento dialélico completo de maíz constituido por 36 genotipos (6 líneas endocriadas y sus 30 híbridos simples) y replicado en 14 ambientes contrastantes en que se fenotiparon rasgos relacionados con los componentes numéricos del rendimiento, la producción de biomasa aérea y su partición entre órganos vegetativos y reproductivos:

- a. analizar el comportamiento de líneas e híbridos a través de ambientes y establecer la plasticidad fenotípica de los atributos estudiados;
- b. evaluar la magnitud de la heterosis para cada atributo y establecer los efectos del ambiente en la expresión de la misma;
- c. caracterizar la variabilidad genotípica para dichos atributos y los efectos asociados a la acción génica aditiva (*i.e.*, ACG) y no aditiva (*i.e.*, ACE);
- d. estudiar la heredabilidad y el efecto del ambiente en su estimación para los diferentes rasgos;
- e. analizar la estabilidad de los distintos efectos génicos (ACG y ACE) a través de ambientes (E) contrastantes por variabilidad interanual (radiación incidente, temperatura, lluvias) y/o manejo (riego, N); *i.e.*, interpretar las interacciones ACG×E y ACE×E observadas.

(ii) En el mismo experimento dialélico pero con la exclusión de los cruzamientos recíprocos (*i.e.*, 6 líneas endocriadas y sus 15 híbridos derivados), en el que se fenotiparon a través del ciclo del cultivo atributos relacionados con la captura de recursos (*i.e.*, agua y radiación), las eficiencias de uso de estos y la arquitectura y funcionalidad del sistema radical:

- a. caracterizar la variabilidad genotípica para los atributos de interés;
- b. establecer diferencias entre grupos genotípicos (*i.e.*, líneas e híbridos);
- c. cuantificar la magnitud de la heterosis y estudiar su relación con la productividad aérea.

1.2.3 Hipótesis

Hipótesis 1: La plasticidad de la heterosis (*i.e.*, la respuesta de la heterosis al rango ambiental explorado) varía marcadamente entre rasgos, y su variación depende del grado de variación en la plasticidad fenotípica registrada entre híbridos y líneas.

Predicción: Cuanto mayor es la diferencia en la plasticidad fenotípica entre híbridos y líneas, mayor es el nivel de heterosis y su plasticidad.

Hipótesis 2: Las diferentes condiciones ambientales exploradas determinan cambios en la ACG y la ACE de los genotipos en atributos relacionados con la producción de biomasa aérea (*e.g.*, TCE_{PC}, TCP_{PC}) y su partición (*e.g.*, NGP/TCP_{PC}, NGE/TCE_{PC}, IC).

Predicción: Es posible establecer relaciones genéticas entre el rendimiento en grano y los caracteres relacionados con la partición reproductiva, donde genotipos con elevada aptitud combinatoria para rendimiento en grano la presenten también para la eficiencia reproductiva por planta (NGP/TCP_{PC}) o de la espiga (NGE/TCE_{PC}) y para el índice de cosecha.

Hipótesis 3: Líneas e híbridos difieren en su capacidad de capturar recursos (*i.e.*, radiación y agua), en la eficiencia con que los utilizan y, por lo tanto, en la acumulación de biomasa a través del ciclo de cultivo.

Predicción: Los híbridos superarán a las líneas en la captura de recursos, su eficiencia de uso y en la acumulación de biomasa; dichas diferencias se magnificarán a medida que avanza la estación de crecimiento del cultivo.

Hipótesis 4: La expresión de la heterosis es significativa para atributos relacionados con el sistema radical (profundidad de exploración de raíces, longitud radical), de la misma manera que lo observado para otros caracteres ecofisiológicos (biomasa aérea e índice de cosecha) y los determinantes numéricos del rendimiento (número y peso de los granos).

Predicción: Aquellos híbridos con mayor presencia de raíces en estratos profundos tendrán niveles superiores de heterosis para la producción de biomasa aérea y el rendimiento en grano.

1.3 ESTRUCTURA DE LA TESIS

Esta tesis consta de un total de 6 capítulos. En el Capítulo 2 se presenta una descripción detallada del material genético utilizado, los experimentos realizados y la metodología empleada para medir y/o calcular las variables de interés, que permitieron poner a prueba las hipótesis formuladas. El detalle del análisis estadístico y de mediciones de interés particular para cada capítulo de resultados se encuentra en la sección *materiales y métodos* de cada uno. Los capítulos de resultados son 3. En el primero de ellos (Capítulo 3) se evalúan las diferencias entre líneas e híbridos a través de 14 ambientes para un conjunto de rasgos relacionados con los componentes numéricos del rendimiento, la producción de biomasa aérea y su partición entre órganos vegetativos y reproductivos, y se cuantifica la heterosis y la plasticidad fenotípica para cada uno de estos rasgos. Los resultados de este capítulo permiten cumplir con los objetivos *i.a* e *i.b* y poner a prueba la hipótesis 1. En el Capítulo 4 se lleva a cabo el análisis genético para los rasgos evaluados en el Capítulo 3, cuantificando los cambios en la expresión de la ACG y la ACE a través de ambientes. Los resultados obtenidos en este capítulo responden a los objetivos *i.c*, *i.d* e *i.e* y ponen a prueba la hipótesis 2. En el Capítulo 5 se estudian la capacidad de capturar recursos (agua y radiación) y la eficiencia con que son utilizados en distintos momentos del ciclo del cultivo (prefloración, período crítico y llenado), en líneas e híbridos. A su vez, se caracteriza el sistema radical de estos grupos genotípicos, y se evalúan las diferencias en el nivel de heterosis expresado para diferentes rasgos. Este capítulo cumple con los objetivos *ii.a*, *ii.b* e *ii.c* y pone a prueba las hipótesis 3 y 4. Finalmente, en el Capítulo 6 se confrontan las hipótesis de trabajo, se realiza una discusión de las implicancias y alcance de los resultados obtenidos y se plantean posibles líneas de investigación a futuro.

CAPÍTULO 2

Material genético y diseño experimental

2.1 MATERIAL GENÉTICO

El material genético evaluado consistió en un conjunto de (i) seis líneas endocriadas seleccionadas por sus características contrastantes en atributos relacionados con los determinantes ecofisiológicos del rendimiento (*e.g.*, foliosidad, altura de planta, tamaño de espiga, persistencia del área foliar o *stay-green*, peso del grano, eficiencia reproductiva; Cuadro 2.1) y previamente fenotipadas (D'Andrea *et al.*, 2006 y 2009) y (ii) los treinta híbridos simples derivados de sus respectivos cruzamientos (incluyendo recíprocos). Las líneas mencionadas en (i) constituyen una muestra representativa de la variabilidad existente en el germoplasma analizado en cuanto a época de mejoramiento, origen y *background* genético. La línea B100 pertenece a germoplasma americano tipo dentado (Hallauer *et al.*, 1995) y el resto de las líneas a germoplasma argentino tipo flint (LP611, LP662, ZN6) y flint × argentino-caribeño (LP2, LP561) (Olmos *et al.*, 2014).

Cuadro 2.1. Características generales de las líneas bajo estudio.

Línea endocriada	Año de liberación	Tipo de grano	Fondo genético	Origen
B100	1993	Amarillo dentado	Desarrollada a partir de B85xH99. Luego retrocruzada por H99. Selección por pedigree	Iowa-EEUU
ZN6	1959	Duro	Desarrollada a partir de una población colorada dura	INTA Pergamino
LP662	1994	Anaranjado duro	Familia P465. Desarrollada a partir de cultivares sintéticos	INTA Pergamino
LP611	1995	Anaranjado duro	Familia P465. Selección recurrente de P465 x cultivares resistentes a roya	INTA Pergamino
LP561	1996	Colorado duro	Familia de composición argentina caribeña. Desarrollada a partir de sintética R4PC	INTA Pergamino
LP2	1999	Amarillo semi-dentado	Líneas caribeñas x sintética dura argentina	INTA Pergamino

2.2 AMBIENTES

Para probar las hipótesis planteadas se llevaron a cabo siete ensayos a campo (Cuadro 2.2). Los experimentos fueron conducidos en las Estaciones Experimentales Agropecuarias de INTA ubicadas en Manfredi, provincia de Córdoba (31°49' S, 63°46' O) (solo en la campaña 2006/07), y Pergamino, provincia de Buenos Aires (33° 56' S, 60° 34' O). La EEA Pergamino se encuentra ubicada en la zona núcleo maicera argentina, el suelo en el cual se implantaron los experimentos es un Argiudol típico. Manfredi representa una zona con menores precipitaciones medias (Hall *et al.*, 1992), y el suelo es un Haplustol típico. El experimento de Manfredi fue realizado en secano, mientras que en Pergamino hubo dos experimentos en secano (campañas 2006/07 y 2008/09) y cuatro bajo riego (campañas 2006/07 y 2008/09, 2013/14 y 2014/15) (Cuadro 2.2). En todos los experimentos hubo dos niveles de nitrógeno. De esta manera, se generaron 14 ambientes a partir de la combinación de localidad × año × régimen hídrico × N (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Descripción general de los ambientes bajo estudio.

Localidad	Año	Régimen hídrico	N aplicado (kg N ha ⁻¹)	Fecha de siembra	Ambiente
Manfredi	2006/07	Secano	0	04/11/2006	MA0607SN0
			200		MA0607SN200
Pergamino	2006/07	Riego	0	01/11/2006	PE0607RN0
			200		PE0607RN200
	Secano	0	02/11/2006	PE0607SN0	
		200		PE0607SN200	
	2008/09	Riego	0	20/10/2008	PE0809RN0
			200		PE0809RN200
	Secano	0	23/10/2008	PE0809SN0	
		200		PE0809SN200	
2013/14	Riego	0	25/10/2013	PE1314RN0	
		200		PE1314RN200	
2014/15	Riego	0	24/10/2014	PE1415RN0	
		200		PE1415RN200	

2.3 DISEÑO EXPERIMENTAL Y MANEJO DEL CULTIVO

En todos los experimentos se registró diariamente a lo largo del ciclo del cultivo la temperatura media del aire, la radiación solar global incidente y las precipitaciones, con una estación meteorológica ubicada en el sitio del ensayo. La siembra se realizó manualmente en las fechas detalladas en el Cuadro 2.2. Cada parcela tuvo tres surcos de 6 m de largo distantes a 0,7 m entre sí, con una densidad de 7 plantas m⁻², a excepción del año 2013/14, en que el largo de las parcelas fue de 8 m, para permitir realizar muestreos destructivos del sistema radical (detallado en el Capítulo 5). El germoplasma se distribuyó en un diseño en bloques completos al azar con tres (Pergamino) o dos (Manfredi) repeticiones y un arreglo factorial. La parcela principal estuvo dada por la disponibilidad de N, la subparcela por el tipo de germoplasma (línea endocriada o híbrido), y la sub-subparcela (de aquí en adelante denominada parcela) por el genotipo. Líneas e híbridos se separaron dentro de la parcela principal para evitar una interferencia fuerte de los híbridos sobre las líneas (*i.e.*, a las subparcelas se les agregaron hileras adicionales de línea e híbrido, para evitar el sombreado de los híbridos sobre las líneas).

Los experimentos bajo riego recibieron riego por aspersión, de modo de mantener el estrato superior del suelo en capacidad de campo. En los experimentos fertilizados con N se aplicó urea (equivalente a 200 kg N ha⁻¹) al voleo en el estado de 6 hojas liguladas (V₆: Ritchie y Hanway, 1982), la que luego se incorporó al suelo de manera mecánica. Los experimentos se mantuvieron libres de malezas, plagas y enfermedades mediante los controles químicos y/o mecánicos necesarios.

2.4 MEDICIONES A CAMPO

Dentro de cada parcela se identificaron 5 (2006/07 y 2008/09) ó 7 (2013/14 y 2014/15) plantas en el estado de V₃, sobre las que se realizaron todas las mediciones no

destructivas hasta madurez fisiológica, momento en el cual se cosecharon todas las plantas marcadas. Las mediciones que se realizaron a lo largo del ciclo del cultivo fueron:

(i) *Dinámica de floración*: en las plantas identificadas se determinaron diariamente, a partir del primer evento, las fechas de antesis y emisión de estigmas (*silking*) de las espigas apical y secundaria;

(ii) *Fenología foliar*: sobre las plantas identificadas se registró semanalmente entre emergencia y antesis el número de hojas liguladas;

(iii) *Biomasa aérea por planta*: se determinó a los *ca.* 15 días pre-*silking*, *silking*, *silking*+15 días y madurez fisiológica (BIO_{MF}). En los tres primeros casos se realizó indirectamente en forma alométrica (Vega *et al.*, 2000; Borrás y Otegui, 2001; Maddonni y Otegui, 2004) y a madurez en forma directa por cosecha de las plantas. Los modelos alométricos permiten predecir la biomasa aérea de la planta y de la espiga a partir de variables morfométricas. Las variables morfométricas que permitieron calcular el volumen del tallo fueron la altura de la planta desde el nivel del suelo hasta la lígula visible más alta, y el diámetro del tallo en la base de la planta (promedio del valor máximo y mínimo). Estas mediciones, junto con el diámetro máximo de la espiga, se realizaron en todas las plantas marcadas y sobre al menos 18 plantas en cada combinación de genotipo \times ambiente (ambiente= localidad \times año \times régimen hídrico \times N). Estas últimas se colectaron a intervalos regulares entre V_6 y R_2 , se secaron en estufa a 65 °C y de ellas se determinó separadamente la biomasa de las espigas y del resto de la biomasa aérea. A partir de los datos obtenidos de las plantas colectadas, se construyeron los modelos alométricos para cada combinación de genotipo \times ambiente, *i.e.*, relación entre (i) biomasa aérea (excluida la espiga) y el volumen del tallo, y (ii) biomasa de la espiga y diámetro de la espiga. Los modelos ajustados ($R^2 \geq 0.75$, $p < 0.05$) se utilizaron para la estimación no destructiva de la biomasa de la planta y de la espiga de las plantas marcadas;

(iv) *Rendimiento y sus componentes*: a madurez fisiológica, se cosecharon las plantas identificadas y en ellas se determinó el rendimiento en grano por planta (RGP), el número de granos por planta (NGP), el peso individual del grano (PG, en mg) y la prolificidad (Pr, espigas pl^{-1}), como el número de espigas por planta con al menos 1 grano.

(v) *Índice de cosecha (IC)*: a madurez fisiológica, se obtuvo como el cociente entre el RGP y la BIO_{MF} .

2.5 CALCULOS GENERALES

A partir de los registros de temperatura se realizó el cálculo del tiempo térmico (TT, en °C día) diario como la diferencia entre la temperatura media y una temperatura base de 8 °C (Ritchie y NeSmith, 1991). Se calculó el TT para los períodos de interés: (i) prefloración o vegetativo (TT_{PRE} ; desde la siembra hasta V_{14}), (ii) crítico (TT_{PC} ; desde V_{14} hasta R_2), (iii) postfloración (TT_{POST} ; desde la siembra hasta R_2), (iv) llenado efectivo de los granos (TT_{LL} ; desde R_2 hasta madurez fisiológica) y (v) ciclo completo (TT_{MF}).

El intervalo antesis-*silking* (ASI) se obtuvo para cada planta marcada como la diferencia en días entre la fecha de *silking* y de antesis, luego se promediaron los valores para cada parcela.

A partir de las estimaciones de biomasa aérea por planta obtenidas a través de los modelos alométricos (ajustados para cada genotipo y combinación de localidad \times año \times régimen hídrico \times N) se obtuvieron los valores tasa de crecimiento por planta (TCP_{PC}) y de la espiga apical (TCE_{PC}) durante el período crítico como:

$$TCP_{PC} = \frac{Biomasa_{R_2} - Biomasa_{V_{14}}}{Fecha_{R_2} - Fecha_{V_{14}}} \quad [2.1]$$

$$TCE_{PC} = \frac{BiomasaE1_{R_2}}{Fecha_{R_2} - Fecha_{R_1 - 220^{\circ}C \text{ día}}} \quad [2.2]$$

donde $Biomasa_{R_2}$ y $Biomasa_{V_{14}}$ representan la biomasa total aérea estimada en los estadios R_2 y V_{14} , respectivamente, mientras que $Fecha_{R_2}$ y $Fecha_{V_{14}}$ se refieren a la fecha en que cada planta alcanzó dichos estadios. $BiomasaE1_{R_2}$ representa la biomasa estimada de la espiga apical en R_2 y $Fecha_{R_1 - 220^{\circ}C \text{ día}}$ es la fecha que corresponde a 220 °C día previos a R_1 . La biomasa de las espigas se consideró cero al comienzo del crecimiento activo de la espiga en *ca.* -220 °C día previos al momento de *silking* (Otegui y Bonhomme, 1998).

CAPÍTULO 3

Biomasa aérea y su partición: diferencias entre grupos genotípicos y plasticidad fenotípica¹

¹ El contenido de este capítulo fue publicado en: Galizia, L.A., Munaro, E.M., Cirilo, A.G., Otegui, M.E., D'Andrea, K.E. 2020. Phenotypic plasticity for biomass partitioning in maize: genotype effects across a range of environments. *Field Crops Research* 256: 107914. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107914>

3.1 INTRODUCCIÓN

En maíz, el rendimiento está fuertemente asociado al número de granos por planta que es fijado durante el período crítico alrededor de floración (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui, 1995). El número de granos fijados está determinado por: (i) las tasas de crecimiento de la espiga y de la planta durante el período alrededor de floración (Andrade *et al.*, 1999), (ii) la partición de biomasa a la espiga durante el período crítico (*i.e.*, TCE_{PC}/TCP_{PC}) (Pagano and Maddonni, 2007; Borrás *et al.*, 2007), (iii) la sincronía entre las floraciones masculina (anthesis) y femenina (*silking*) (Bolaños and Edmeades, 1993), que determinan el intervalo anthesis-*silking* y (iv) la sincronía en la polinización de flores dentro de la espiga y entre espigas de una misma planta (Cárcova *et al.*, 2000), que determina la prolificidad.

A su vez, el rendimiento y sus determinantes numéricos y ecofisiológicos, como la mayoría de los caracteres métricos, son producto de las interacciones entre el genotipo (G), el ambiente (E) y la interacción entre ambos (G×E). Líneas e híbridos pueden tener una respuesta diferencial a cambios en el ambiente y, además, los distintos atributos pueden tener diferente plasticidad fenotípica (Sadras y Slafer, 2012; D'Andrea *et al.*, 2013). Del mismo modo, el nivel de heterosis así como su respuesta a los cambios ambientales pueden presentar diferentes comportamientos de acuerdo al atributo bajo estudio (Tollenaar *et al.*, 2004; Munaro *et al.*, 2011). Atributos con altos niveles de heterosis tienden a exhibir baja correlación entre los fenotipos parentales y de su descendencia híbrida (Flint-García *et al.*, 2009).

La plasticidad fenotípica puede evaluarse a través de la respuesta del valor fenotípico a un gradiente ambiental. Una metodología que suele utilizarse consiste en caracterizar a los ambientes a través de un índice ambiental (IA) construido a partir de los valores promedio que todos los genotipos alcanzan en él, y comparar los genotipos a partir del ajuste de una recta de regresión para el desempeño de cada genotipo evaluado a través de dicho índice (Finlay y Wilkinson, 1963; Eberhart y Russell, 1966). La pendiente de la recta de regresión (b) es una medida de la plasticidad fenotípica; así, genotipos con $b=1$ tienen un comportamiento equivalente al promedio, aquellos con $b>1$ tienen una mayor respuesta a los cambios ambientales que el promedio y por ende son considerados genotipos más plásticos, mientras que genotipos con $b<1$ son aquellos de menor plasticidad. Este enfoque es frecuentemente utilizado para estudiar la respuesta del rendimiento al ambiente, pero pocos son los trabajos que lo han empleado para caracterizar la respuesta de rasgos secundarios (Munaro *et al.*, 2011)

El principal objetivo de este capítulo es analizar el desempeño de los rasgos de interés a través de ambientes para establecer su plasticidad fenotípica, así como el efecto del ambiente sobre la expresión de la heterosis. En este sentido, la finalidad de este estudio es identificar las bases ecofisiológicas de la heterosis para rendimiento en grano, no solo a través de detectar cambios en el nivel medio de heterosis de los rasgos asociados, sino también interpretando las bases de la respuesta diferencial al ambiente (*i.e.*, analizando la interacción G×E de la heterosis para los rasgos asociados). La hipótesis a probar es que la plasticidad de la heterosis (*i.e.*, la respuesta de la heterosis al rango ambiental explorado) varía notablemente entre rasgos, y su variación depende del grado de variación entre líneas e híbridos en su plasticidad fenotípica. Un total de 14 ambientes contrastantes producto de la combinación de localidad × año × régimen hídrico × N (Cuadro 2.2) permitirán poner a prueba la hipótesis y establecer las posibles implicancias que los resultados puedan tener para el mejoramiento genético de maíz. Se espera que cuanto mayor sea la diferencia en la plasticidad fenotípica entre líneas e híbridos, mayor sea el nivel de heterosis y su plasticidad.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

En este capítulo se analizaron los datos provenientes de experimentos dialélicos completos en los que se evaluaron 12 atributos en 14 ambientes. Los atributos evaluados fueron: ASI, RGP, los componentes numéricos (*i.e.*, Pr, NGP y PG) y ecofisiológicos (BIO_{MF}, IC, TCP_{PC}, TCE_{PC} y TCE_{PC}/TCP_{PC}) del RGP, y las eficiencias reproductivas (*i.e.*, NGE₁/TCE_{PC} y NGP/TCP_{PC}). El detalle de los genotipos utilizados, ambientes evaluados, diseño experimental y atributos medidos se encuentra en el Capítulo 2. A continuación, se detallan el análisis estadístico y los cálculos de interés particular para este capítulo.

3.2.1 Análisis estadístico

ANOVA

Los datos provenientes de los 14 ambientes para los 12 atributos fenotipados en el experimento dialélico completo (*i.e.*, 30 híbridos F₁ y las 6 líneas parentales) fueron analizados utilizando un modelo mixto con una estructura de varianza del error específica para cada ambiente (Smith *et al.*, 2005). Los 14 ambientes evaluados se generaron a partir de la combinación no factorial de localidad × año × régimen hídrico × N (Cooper *et al.*, 1995). Los modelos mixtos fueron ajustados con ASReml-4 (Gilmour y Thomson, 2014), empleando el método de estimación por máxima verosimilitud restringida (REML) para obtener los componentes de varianza y los valores predichos o mejores predictores lineales insesgados (BLUP, del inglés Best Linear Unbiased Predictors) para cada genotipo en cada ambiente. El efecto de los genotipos fue considerado como un efecto fijo, mientras que los ambientes fueron considerados como un efecto aleatorio. La estructura de la varianza del error en cada experimento fue modelada de acuerdo al enfoque de análisis espacial propuesto por Gilmour *et al.*, (1997), que permite corregir las correlaciones espaciales entre parcelas vecinas en dos dimensiones (*i.e.*, filas y columnas). Los datos de cada experimento fueron indexados por filas (*r*) y columnas (*c*) en un arreglo $r \times c$ y se ajustó un modelo autorregresivo de primer orden en la dirección de las filas y las columnas (denominado AR1 × AR1). Para detectar la existencia de patrones de variación espacial, se usaron herramientas de diagnóstico como variogramas y tendencias en filas y columnas de los residuales. Esto permitió establecer que el nivel de correlación espacial en los datos fue bajo. La evaluación del impacto del uso del análisis espacial y de varianzas del error específicas para cada experimento se basó en las reducciones en el valor del criterio de información de Akaike (AIC).

El modelo ajustado fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + \gamma_j + (\beta/\gamma)_{jk} + \alpha_i + (\alpha\gamma)_{ij} + (\delta/\alpha)_{il} + \varepsilon_{ijkl} \quad [3.1]$$

donde Y_{ijkl} es el valor del l -ésimo genotipo anidado en el i -ésimo grupo genotípico (GG; línea o híbrido), en la k -ésima repetición anidada en el j -ésimo ambiente; μ es la media general; γ_j es el efecto aleatorio del ambiente j y es $\sim \text{NID}(0, \sigma_j^2)$, siendo $j = 1, \dots, I$, donde σ_j^2 es la varianza ambiental; $(\beta/\gamma)_{jk}$ es el efecto aleatorio de la repetición k anidada en el ambiente j , siendo $k = 1, 2, 3$ (excepto en Manfredi, donde $k = 1, 2$) y es $\sim \text{NID}(0, \sigma_k^2)$, donde σ_k^2 es la varianza de la repetición; α_i es el efecto del grupo genotípico i , siendo $i = 1, 2$; $(\alpha\gamma)_{ij}$ es el efecto de la interacción entre el ambiente j y el grupo genotípico i , y es $\sim \text{NID}(0, \sigma_{gge}^2)$, donde σ_{gge}^2 es la varianza de la interacción GG × ambiente; $(\delta/\alpha)_{il}$ es el efecto del genotipo l anidado en el grupo genotípico i , siendo $l = 1, \dots, 36$, y ε_{ijkl} es el error experimental asociado a Y_{ijkl} .

La comparación informal del estimador de un componente de la varianza con su error estándar se consideró un indicador de probable significancia estadística. Además, en cada ambiente se compararon las medias de líneas e híbridos usando un test- t ($p \leq 0,05$).

Heterosis

La heterosis se expresó en términos absolutos (H_{abs}) y relativos. La primera se refiere a la diferencia en el valor medio entre cada híbrido (H) y el promedio de sus líneas parentales (\bar{P}) y se expresa en las mismas unidades del carácter bajo estudio (Ecuación 3.2). Esto permite tener una idea rápida y clara de la magnitud de la heterosis en términos del valor del rasgo *per se*. En algunas situaciones es de interés conocer la magnitud de la heterosis en términos relativos al valor del rasgo observado en las líneas parentales. En esos casos se expresó la heterosis en porcentaje ($H\%$) según la ecuación 3.3.

$$H_{\text{abs}} = H - \bar{P} \quad [3.2]$$

$$H\% = \left[\frac{H - \bar{P}}{\bar{P}} \right] \times 100 \quad [3.3]$$

Índice ambiental y plasticidad

Dado que las unidades y la magnitud de los valores observados varían ampliamente entre rasgos, los valores de BLUPs estimados para cada uno de los 36 genotipos en cada uno de los 14 ambientes y para cada rasgo fueron normalizados. Esta normalización permitió la comparación de las plasticidades fenotípicas no solo entre grupos genotípicos, sino también entre rasgos. Los valores normalizados para cada genotipo en cada ambiente se obtuvieron según la ecuación 3.4.

$$\text{Valor Normalizado} = \frac{(x - \min)}{(\max - \min)} \quad [3.4]$$

donde x es el valor de BLUP para cada genotipo en cada ambiente, \max y \min corresponden a los valores máximo y mínimo, respectivamente, obtenidos a través de los 14 ambientes. Este procedimiento de normalización se prefirió entre otras alternativas (*e.g.*, estandarización) ya que de este modo los valores permanecen en el rango de 0 a 1. Para cada combinación híbrida en cada ambiente se calculó la H_{abs} normalizada (NH_{abs}) como la diferencia en los valores fenotípicos normalizados entre el híbrido y el promedio de las líneas parentales. Finalmente, se obtuvo el promedio de todos los valores normalizados en cada ambiente, para cada grupo genotípico y para la NH_{abs} .

Para todos los rasgos se utilizó un índice ambiental común para cuantificar la calidad ambiental. En cada ambiente, se obtuvieron los valores de dicho índice a partir de los valores de rendimiento en grano por planta normalizados (NRGP) y balanceados por el número variable de genotipos en cada grupo genotípico. Para evitar el sesgo hacia valores más representativos de híbridos, producto de la mayor proporción evaluada de estos (30) respecto a las líneas (6), característico de los diseños dialélicos completos, se construyó un IA balanceado de NRGPs. Este IA balanceado se obtuvo como el promedio de los valores medios dentro de cada grupo genotípico (*i.e.*, para cada ambiente, los valores normalizados de híbridos y líneas se promediaron por separado, y luego se calculó la media entre ambos grupos genotípicos). Además, el valor de IA en cada ambiente se expresó en términos relativos (*i.e.*, relativo al ambiente de mayor NRGPs; $IA_{\text{RR-NB}}$) para mantener el rango de valores del eje x entre 0 y 1 (Figura 3.1).

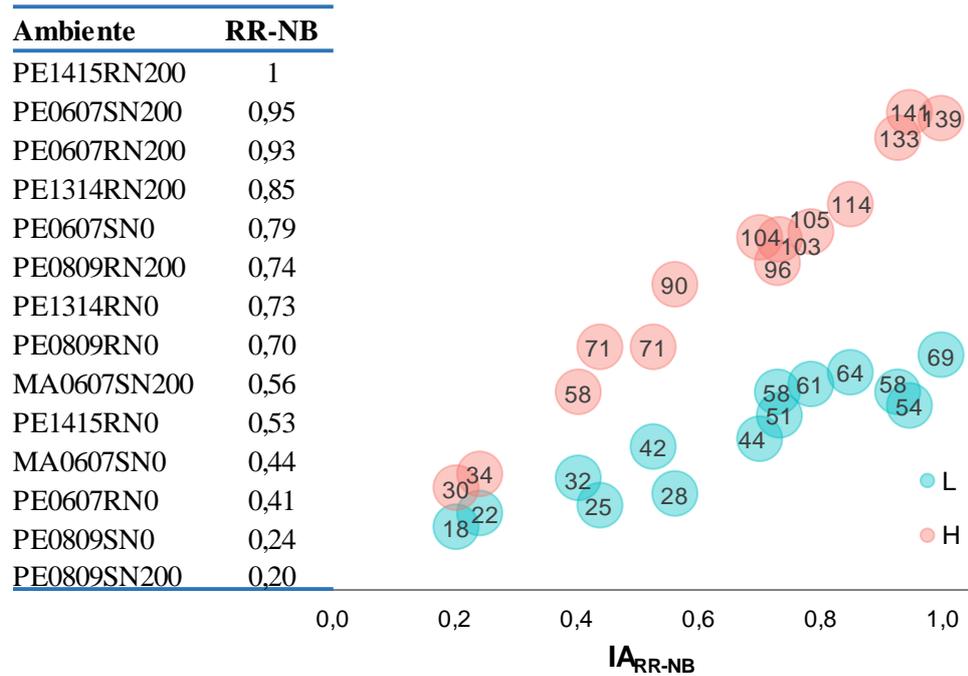


Figura 3.1. Izquierda: Ranking de ambientes según rendimiento relativo, normalizado y balanceado (RR-NB). Derecha: Valores medios observados de rendimiento en grano por planta (g pl^{-1}) para líneas (L) e híbridos (H) en función del índice ambiental RR-NB (IA_{RR-NB}) para los 14 ambientes.

La plasticidad fenotípica se analizó como la respuesta lineal (*i.e.*, la pendiente) del promedio en cada ambiente de los valores normalizados dentro de cada grupo genotípico (línea o híbrido) al IA_{RR-NB} (Finlay y Wilkinson, 1963; Eberhart y Russell, 1966). Para los rasgos que tuvieron un modelo de respuesta bilineal se ajustó una regresión lineal segmentada utilizando la técnica de optimización iterativa del programa GraphPad Prism versión 6.01 (GraphPad Software, San Diego, California USA, www.graphpad.com). También se utilizó el análisis de regresión lineal para evaluar la plasticidad de la NH_{abs} para cada rasgo.

Análisis de componentes principales

Las asociaciones entre los rasgos *per se*, sus plasticidades fenotípicas y la H% se estudiaron mediante el análisis de componentes principales (ACP). Para cada grupo genotípico se construyó un biplot utilizando las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2), donde los genotipos fueron representados por símbolos (estrellas) y los rasgos por vectores. La existencia de asociaciones entre rasgos, en términos de las respuestas relativas de los genotipos, se puede observar a través del ángulo entre los vectores. Los ángulos agudos indican asociaciones positivas, los ángulos de 90° indican ausencia de asociación y los ángulos superiores a 90° indican asociaciones negativas (Chapman et al., 1997; Kroonenberg, 1997). El ACP se realizó con el paquete *stats* de R, en R 3.6.0 (R Core Team, 2019).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Caracterización ambiental

Los 14 ambientes explorados permitieron exponer el cultivo a condiciones de crecimiento contrastantes (Cuadro 3.1). La campaña 2008/09 fue clasificada como fase

La Niña del fenómeno El Niño Oscilación del Sur (ENOS) (<https://origin.cpc.ncep.noaa.gov>), y estuvo acompañada de precipitaciones inferiores al promedio (16,8 mm y 21,5 mm durante los períodos crítico y de llenado de los granos, respectivamente) y niveles superiores a la media de las temperaturas máximas diarias (33,8 °C y 33 °C durante los períodos crítico y de llenado de los granos, respectivamente), así como de la radiación fotosintéticamente activa incidente (26,1 MJ m⁻² d⁻¹ y 29,4 MJ m⁻² d⁻¹ durante los períodos crítico y de llenado de los granos, respectivamente). El ambiente descrito representa una condición de crecimiento muy estresante para el cultivo de maíz, en particular en condiciones de secano. Las campañas 2006/2007 y 2014/2015 correspondieron a la fase El Niño del ENOS (*i.e.*, precipitaciones por encima del promedio en los ambientes evaluados), mientras que la campaña 2013/2014 fue clasificada como neutral. Estas tres campañas tuvieron precipitaciones superiores a la media a lo largo del ciclo, particularmente en el período crítico de 2014/2015 (278 mm) y en el período de llenado de los granos de 2013/2014 (529 mm). Este último se caracterizó por una elevada nubosidad y, en consecuencia, la radiación solar incidente media diaria más baja (16,1 MJ m⁻² d⁻¹) de todos los períodos y ambientes evaluados (Cuadro 3.1). El período crítico de la campaña 2014/15 registró las temperaturas medias más bajas (Cuadro 3.1), mientras que los valores más bajos de radiación solar incidente durante el período crítico (19,9 MJ m⁻² d⁻¹) se registraron en Manfredi.

3.3.2 Análisis de modelos mixtos y heterosis porcentual

A través de los 14 ambientes, la componente E fue significativa (*i.e.*, componente de varianza > 2 errores estándar) para todos los rasgos evaluados, mientras que la interacción GG×E fue significativa para RGP, PG, BIO_{MF} y TCE_{PC}/TCP_{PC} (Cuadro 3.2). Los híbridos alcanzaron valores medios más altos que las líneas para RGP, sus componentes numéricos (NGP y PG) y rasgos relacionados con la producción de biomasa (BIO_{MF} y TCP_{PC}), su partición (IC y TCE_{PC}) y la eficiencia reproductiva de la espiga (NGE₁/TCE_{PC}) ($p < 0,05$, Apéndice 1). Las líneas superaron a los híbridos solo en la partición de biomasa a la espiga (*i.e.*, TCE_{PC}/TCP_{PC}) y en prolificidad ($p < 0,05$, Apéndice 1), una tendencia que ocurrió en 8 y 2 de los 14 ambientes, respectivamente. Sin embargo, una mayor partición de biomasa a las estructuras reproductivas no resultó en un aumento del NGP en las líneas. En la mayoría de los ambientes, ambos grupos genotípicos tuvieron valores de ASI similares (Apéndice 1), pero las líneas alcanzaron valores de ASI significativamente menores que los híbridos en 3 ambientes. Con respecto a la eficiencia reproductiva de la planta (*i.e.*, NGP/TCP_{PC}), existieron diferencias entre grupos genotípicos solo en 6 de los 14 ambientes, con valores medios más altos en los híbridos en la mayoría de los casos (Apéndice 1).

El rasgo con mayor nivel de heterosis fue el RGP (109% en promedio, Apéndice 2), seguido por NGP (71%), BIO_{MF} (61%), TCP_{PC} (54%), NGE₁/TCE_{PC} (36%), TCE_{PC} (34%), IC (31%), PG (22%), NGP/TCP_{PC} (14%) y ASI (13%). Los niveles de heterosis fueron negativos para prolificidad y TCE_{PC}/TCP_{PC} (-8 y -12%, respectivamente), dado que las líneas superaron a los híbridos en los valores medios de estos rasgos.

Cuadro 3.1. Condiciones de crecimiento experimentadas por el cultivo durante el período crítico para la determinación del rendimiento y el período de llenado de los granos en cada uno de los 14 ambientes evaluados. Para cada variable, los números en negrita en azul y rojo corresponden a los valores mínimo y máximo, respectivamente, registrados durante ambos períodos.

Localidad	Año	Fecha de Siembra	Régimen Hídrico	N kg N ha ⁻¹	Ambiente	Período Crítico				Período de Llenado			
						T _{Max}	T _{Media}	RFA	Ppt _a +R	T _{Max}	T _{Media}	RFA	Ppt _a +R
						°C	°C	MJ m ⁻² d ⁻¹	mm	°C	°C	MJ m ⁻² d ⁻¹	mm
Manfredi	2006/07	4/11/2006	Secano	0	MA0607SN0	29,5	23,3	19,9	41,5	26,8	20,7	20,1	132
				200	MA0607SN200								
Pergamino	2006/07	1/11/2006	Riego	0	PE0607RN0	29,3	22,8	24,0	142	29,1	21,0	25,2	191
				200	PE0607RN200								
	2/11/2006	Secano	0	PE0607SN0	29,3	22,8	24,0	127	29,1	21,0	25,2	161	
			200	PE0607SN200									
2008/09	20/10/2008	Riego	0	PE0809RN0	33,8	24,3	26,1	98,9	33,0	23,3	29,4	142	
			200	PE0809RN200									
	23/10/2008	Secano	0	PE0809SN0	33,8	24,3	26,1	16,8	33,0	23,3	29,4	21,5	
			200	PE0809SN200									
2013/14	25/10/2013	Riego	0	PE1314RN0	31,4	24,8	23,9	126	25,7	20,5	16,1	529	
			200	PE1314RN200									
2014/15	24/10/2014	Riego	0	PE1415RN0	27,5	21,8	20,5	293	27,1	20,8	19,0	182	
			200	PE1415RN200									

Ppt_a: precipitación acumulada, R: riego, RFA: radiación fotosintéticamente activa incidente media diaria, T_{Max}: temperatura máxima media diaria, T_{Media}: temperatura media promedio diaria.

Cuadro 3.2. Izquierda: Valores medios \pm desvío estándar y valores p para el efecto fijo grupo genotípico (GG). Derecha: Componentes de varianza estimados \pm error estándar para los efectos aleatorios ambiente (E) e interacción GG \times E.

Rasgo	GG			p	E	GG \times E	
	L	H					
ASI (días)	2,9 \pm 3,1	3,7 \pm 3,2	<0,05		4,18 \pm 1,86	0,04 \pm 0,14	
RGP (g pl ⁻¹)	46 \pm 25	93 \pm 40	<0,001		546 \pm 272	235 \pm 24	
Pr (espigas pl ⁻¹)	1,09 \pm 0,29	1,00 \pm 0,17	<0,001		0,61 \pm 0,27	0,0004 \pm 0,001	
NGP (k pl ⁻¹)	232 \pm 114	374 \pm 125	<0,001		7002 \pm 3018	843 \pm 511	
PG (mg k ⁻¹)	195 \pm 42	238 \pm 50	<0,001		991 \pm 461	277 \pm 129	
BIO _{MF} (g pl ⁻¹)	139 \pm 42	220 \pm 66	<0,001		1617 \pm 774	560 \pm 237	
IC	0,32 \pm 0,13	0,41 \pm 0,12	<0,001		0,01 \pm 0,003	0,91 \pm 0,51	
TCP _{PC} (g pl ⁻¹ d ⁻¹)	2,34 \pm 0,72	3,56 \pm 1,06	<0,001		0,33 \pm 0,16	0,09 \pm 0,05	
TCE _{PC} (g pl ⁻¹ d ⁻¹)	1,03 \pm 0,46	1,35 \pm 0,57	<0,001		0,14 \pm 0,06	0,01 \pm 1,17	
TCE _{PC} /TCP _{PC}	0,45 \pm 0,16	0,38 \pm 0,12	<0,05		0,01 \pm 0,004	0,002 \pm 0,001	
NGE ₁ /TCE _{PC}	235 \pm 123	303 \pm 118	<0,001		8737 \pm 3481	58 \pm 162	
NGP/TCP _{PC}	105 \pm 55	110 \pm 39	0,162		1038 \pm 432	87 \pm 54	

ASI: intervalo antesis-*silking*; BIO_{MF}: biomasa aérea en madurez fisiológica; H: híbridos; IC: índice de cosecha; L: líneas; NGE₁: número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC}: tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC}: tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

3.3.3. Plasticidad fenotípica diferencias entre líneas e híbridos

Para la mayoría de los rasgos evaluados, la plasticidad fenotípica (*i.e.*, la respuesta del valor medio normalizado del rasgo de cada grupo genotípico en cada ambiente al IA_{RR-NB}) fue significativa para ambos grupos genotípicos (Figura 3.2). Excepciones a esta tendencia fueron TCP_{PC}, TCE_{PC} y la partición de biomasa durante el período crítico (*i.e.*, TCE_{PC}/TCP_{PC}), para los cuales ambos grupos genotípicos no mostraron respuesta a variaciones en el ambiente. Para el primer grupo de rasgos (*i.e.*, aquellos con plasticidad fenotípica significativa), se pudieron distinguir dos patrones de respuesta. Uno fue el lineal simple, representativo de RGP, BIO_{MF}, NGP, ASI y NGP/TCP_{PC}. El otro fue el bilineal, para el cual se detectaron dos pendientes diferentes dependiendo del rango ambiental explorado. El patrón bilineal fue representativo de IC (Figura 3.2c), PG (Figura 3.2e), prolificidad (Figura 3.2f) y NGE₁/TCE_{PC} (Figura 3.2k). En general, la plasticidad de los híbridos (b_H) superó a la plasticidad de las líneas (b_L), excepto para la prolificidad (Figura 3.2f) y NGP/TCP_{PC} (Figura 3.2l); además, ambos grupos genotípicos tuvieron respuestas similares al gradiente de condiciones ambientales para IC, prolificidad, ASI, NGE₁/TCE_{PC} y NGP/TCP_{PC} (Figuras 3.2c, f, i, k, l).

Para RGP, BIO_{MF}, NGP y PG, la respuesta de la heterosis absoluta normalizada (NH_{abs}) a las variaciones ambientales fue positiva y significativa ($p < 0,05$, Figuras 3.2a, b, d, e). La ausencia de una tendencia en la respuesta de NH_{abs} a las variaciones ambientales registradas para IC, Pr, NGE₁/TCE_{PC} y NGP/TCP_{PC} coincidió con la similitud entre líneas e híbridos en la respuesta de estos rasgos al IA_{RR-NB}, aunque el desempeño de los híbridos fue superior al de las líneas parentales para IC y NGE₁/TCE_{PC}.

Asimismo, se observó ausencia de respuesta de la NH_{abs} al IA_{RR-NB} para TCP_{PC} (Figura 3.2g), TCE_{PC} (Figura 3.2h) y TCE_{PC}/TCP_{PC} (Figura 3.2j). En cuanto al ASI, no hubo diferencias entre grupos genotípicos en ambientes de alta calidad, mientras que en ambientes de baja calidad el ASI de los híbridos superó el ASI de las líneas. Por lo tanto, la respuesta de la NH_{abs} al IA_{RR-NB} fue negativa para este rasgo. A pesar de las respuestas descritas, es importante señalar que la heterosis relativa o porcentual siguió una tendencia diferente con respecto a la heterosis absoluta (datos no mostrados). Para la mayoría de los atributos evaluados la heterosis relativa no exhibió una respuesta al IA_{RR-NB} . Esto se observó para RGP, NGP, prolificidad, ASI y rasgos relacionados con la producción (TCE_{PC} y TCP_{PC}) y partición de biomasa (IC, TCE_{PC}/TCP_{PC}), así como con la eficiencia reproductiva de la planta (NGP/TCP_{PC}). Solo en 3 rasgos existió una respuesta de la heterosis relativa al ambiente, que fue positiva para BIO_{MF} y PG, y negativa para la eficiencia reproductiva de la espiga apical (NGE_1/TCE_{PC}).

Para todo el conjunto de datos (*i.e.*, incluyendo líneas e híbridos, pero excluyendo la prolificidad) pudo establecerse una tendencia positiva y significativa ($R^2=0,28$, $p<0,05$) entre la plasticidad de la NH_{abs} (bNH_{abs}) y la plasticidad de los rasgos. Los elevados valores observados para la plasticidad fenotípica de la prolificidad se debieron a las pendientes iniciales extremadamente altas (>4) tanto para líneas como para híbridos. Cuando se eliminaron las pendientes iniciales, los valores de plasticidad de la prolificidad se ajustan perfectamente a todo el conjunto de datos e incluso mejoraron la relación ($R^2=0,29$, $p<0,01$). Esta tendencia, sin embargo, fue impulsada por la respuesta detectada en los híbridos (Figura 3.3a), que no se mantuvo en las líneas. Al ordenar los rasgos según valores decrecientes de mediana (*i.e.*, percentil 50) de la heterosis porcentual (Figura 3.3b), pudieron identificarse dos grandes grupos de rasgos. El primero, con altos niveles de heterosis porcentual y alta plasticidad de la heterosis absoluta, estuvo conformado por RGP, BIO_{MF} , NGP y TCP_{PC} . El segundo con niveles bajos o negativos de heterosis porcentual y valores negativos de plasticidad de la heterosis absoluta incluyó al ASI, NGP/TCP_{PC} , prolificidad y TCE_{PC}/TCP_{PC} . Los demás rasgos se ubicaron entre estos dos extremos, destacándose el PG por su valor bajo de heterosis porcentual y alto de plasticidad de la heterosis absoluta.

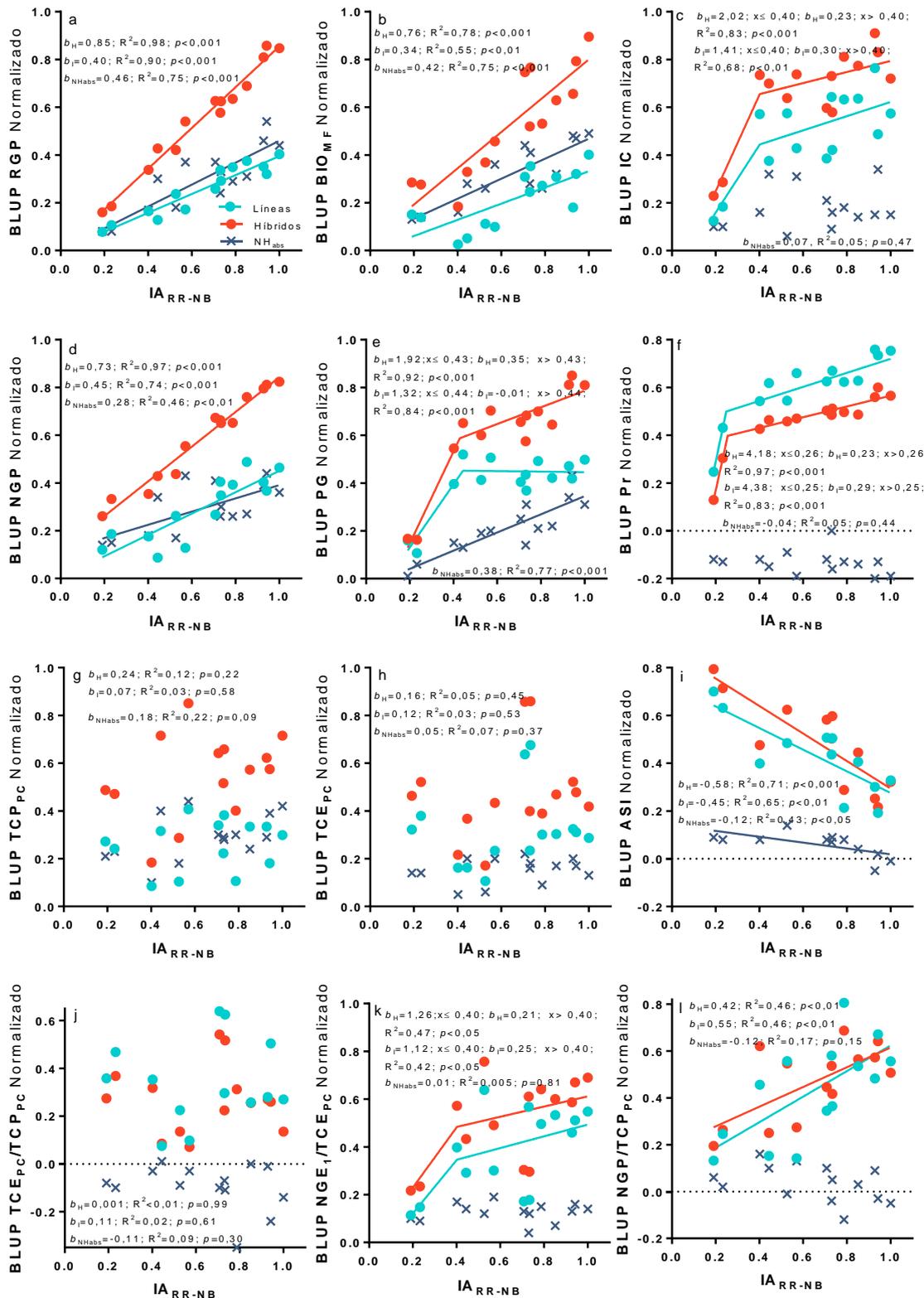


Figura 3.2. Respuesta al índice ambiental de rendimiento relativo normalizado y balanceado (IA_{RR-NB}) de los valores normalizados correspondientes a (a) rendimiento en granos por planta (RGP), (b) biomasa aérea en madurez fisiológica (BIO_{MF}), (c) índice de cosecha (IC), (d) número de granos por planta (NGP), (e) peso individual de los granos (PG), (f) prolificidad (Pr), (g) tasa de crecimiento por planta durante el período crítico (TCP_{PC}), (h) tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico (TCE_{PC}), (i) intervalo antesis-*silking* (ASI), (j) partición de biomasa durante el período crítico (TCE_{PC}/TCP_{PC}), (k) eficiencia reproductiva de la espiga apical

(NGE_1/TCE_{PC}) y (I) eficiencia reproductiva de la planta (NGP/TCP_{PC}). Los datos corresponden a líneas (círculos celestes), híbridos (círculos rojos) y heterosis absoluta (NH_{abs} , cruces azules). Los valores de b correspondientes a las regresiones lineales ajustadas a líneas (b_L) e híbridos (b_H) representan la plasticidad fenotípica de cada grupo genotípico.

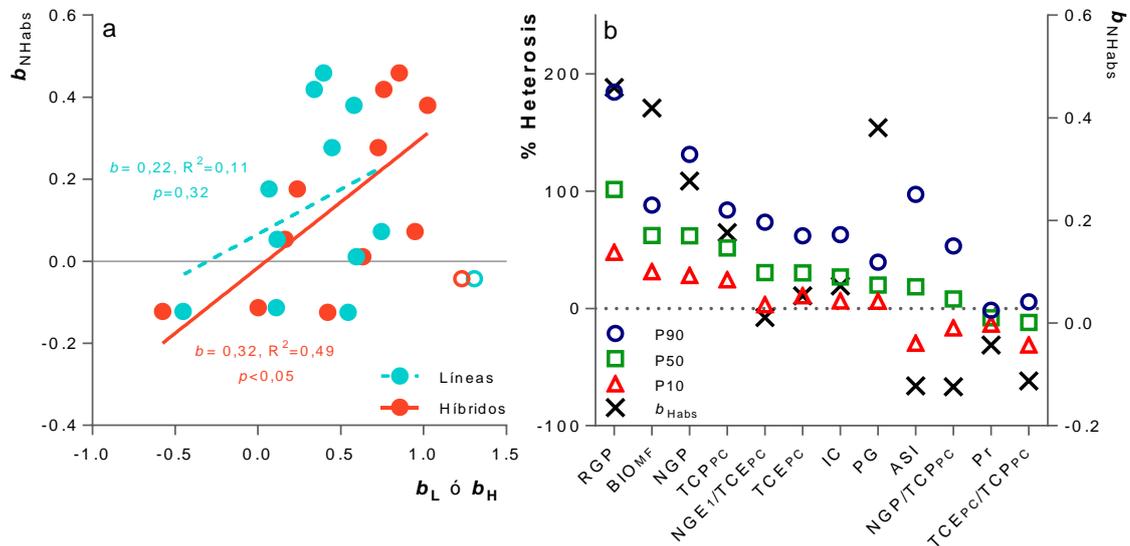


Figura 3.3. (a) Respuesta de la plasticidad de la heterosis absoluta (b_{NHabs} en Figura 3.2) a la plasticidad de los diferentes rasgos para cada grupo genotípico (b_L y b_H en Figura 3.2); y (b) rango de heterosis porcentual de los rasgos evaluados y su correspondiente b_{NHabs} . En (a) los valores de prolificidad (símbolos vacíos) fueron excluidos del análisis de regresión y, en el caso de los atributos que exhibieron una respuesta bilineal, se computo un valor de b ponderado por el valor del punto de quiebre. En (b) los rasgos están ordenados según valor decreciente de heterosis porcentual correspondiente a P50. ASI: intervalo antesis-*silking*; BIO_{MF} : biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE_1 : número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC} : tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC} : tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

3.3.4 Asociaciones entre rasgos *per se*, plasticidades fenotípicas y porcentaje de heterosis

Las asociaciones entre (i) atributos *per se* (Figuras 3.4a, c), (ii) plasticidades fenotípicas de rasgos (Figuras 3.4b, d) y (iii) porcentaje medio de heterosis (Figura 3.4e) se evaluaron mediante el análisis de componentes principales (ACP). Para los atributos *per se*, las dos primeras componentes principales explicaron el 64% y 74% de la variabilidad total para híbridos (Figura 3.4a) y líneas (Figura 3.4c), respectivamente. En híbridos, la CP1 estuvo dada principalmente por RGP, NGP, IC, ASI y TCP_{PC} y la CP2 por TCE_{PC} y las eficiencias reproductivas. En líneas, la CP1 estuvo asociada a los rasgos mencionados para híbridos y a NGE_1/TCE_{PC} y, en cambio, la CP2 estuvo dada por PG, BIO_{MF} , TCP_{PC} y NGP/TCP_{PC} . La variabilidad fenotípica observada para RGP a través de ambientes se asoció positivamente con la variación observada en sus componentes numéricos (NGP, PG y prolificidad), partición (IC) y producción de biomasa (TCP_{PC} , TCE_{PC} y BIO_{MF}) y negativamente con el ASI. Los rasgos relacionados con las eficiencias reproductivas (NGE_1/TCE_{PC} y NGP/TCP_{PC}) mostraron falta de asociación con el RGP, pero una asociación altamente positiva entre ellos. BIO_{MF} , TCP_{PC} y PG también mostraron una fuerte asociación positiva entre sí, como también la hubo entre NGP e IC.

Además, la prolificidad y particularmente la TCE_{PC}/TCP_{PC} presentaron vectores cortos, indicando que podría existir poca variabilidad en los genotipos evaluados de ambos grupos genotípicos o que dichos atributos no tuvieron un buen ajuste en estas dos dimensiones (*i.e.*, CP1 y CP2). De manera similar a los híbridos, el RGP en las líneas (i) se asoció positivamente con el NGP, la partición (IC) y la producción de biomasa (TCP_{PC} , TCE_{PC} y BIO_{MF}), (ii) se asoció negativamente con el ASI, y (iii) no se asoció con ninguna de las eficiencias reproductivas (Figura 3.4c). Interesante la variabilidad observada para RGP y NGP, que estuvo asociada débilmente o no se asoció, respectivamente, con la variabilidad en PG; esta tendencia fue diferente a la observada para los híbridos, en los que el RGP se asoció positivamente con ambos componentes numéricos del rendimiento en grano.

Para las plasticidades fenotípicas, las dos primeras componentes principales explicaron alrededor del 53% y el 73% de la variabilidad total para híbridos (Figura 3.4b) y líneas (Figura 3.4d), respectivamente. En híbridos, la CP1 estuvo determinada principalmente por RGP, NGP, IC, TCE_{PC}/TCP_{PC} y NGP/TCP_{PC} , mientras que la CP2 estuvo asociada a TCE_{PC} , TCP_{PC} y NGE_1/TCE_{PC} . En líneas, la CP1 estuvo asociada a NGP, prolificidad, TCE_{PC} , TCE_{PC}/TCP_{PC} y a ambas eficiencias reproductivas. El IC y la NGE_1/TCE_{PC} estuvieron asociados tanto a la CP1 como a la CP2. Además, la CP2 estuvo asociada a RGP, BIO_{MF} , TCP_{PC} y ASI. Para los híbridos, la plasticidad fenotípica del RGP estuvo positiva y estrechamente relacionada a las plasticidades fenotípicas de NGP y TCE_{PC}/TCP_{PC} , y en menor medida con las plasticidades de NGP/TCP_{PC} , IC, BIO_{MF} y TCE_{PC} (Figura 3.4b). Además, la plasticidad del RGP casi no se asoció con las plasticidades del ASI y del NGE_1/TCE_{PC} . Similar a lo observado en los biplots de los atributos *per se*, la prolificidad exhibió vectores cortos; al igual que la plasticidad del PG. En las líneas, la plasticidad del RGP se asoció positivamente con las plasticidades fenotípicas de TCP_{PC} , BIO_{MF} , TCE_{PC} , PG y NGP y negativamente con la plasticidad del ASI (Figura 3.4d). Además, la variación observada en la plasticidad del RGP no estuvo relacionada con la variación en las plasticidades de la prolificidad, IC, TCE_{PC}/TCP_{PC} y las eficiencias reproductivas.

Finalmente, para el porcentaje de heterosis, las dos primeras componentes principales explicaron el 67% de la variabilidad total (Figura 3.4e). La CP1 estuvo dada por RGP, NGP, BIO_{MF} , IC y NGE_1/TCE_{PC} . La CP2 estuvo dada por PG, ASI, TCE_{PC} , TCP_{PC} y ambas eficiencias reproductivas. El porcentaje de heterosis para RGP estuvo principalmente asociado al porcentaje de heterosis para BIO_{MF} , IC y NGP, en segundo lugar al porcentaje de heterosis para PG, TCP_{PC} y NGE_1/TCE_{PC} , y en menor medida al porcentaje de heterosis para TCE_{PC} . El porcentaje de heterosis para RGP mostró (i) ausencia de asociación con el porcentaje de heterosis de NGP/TCP_{PC} , como se observó para los rasgos *per se* de ambos grupos genotípicos (Figura 3.4a, c), y con ASI (vector comparativamente más corto) y (ii) asociación negativa con el porcentaje de heterosis de TCE_{PC}/TCP_{PC} .

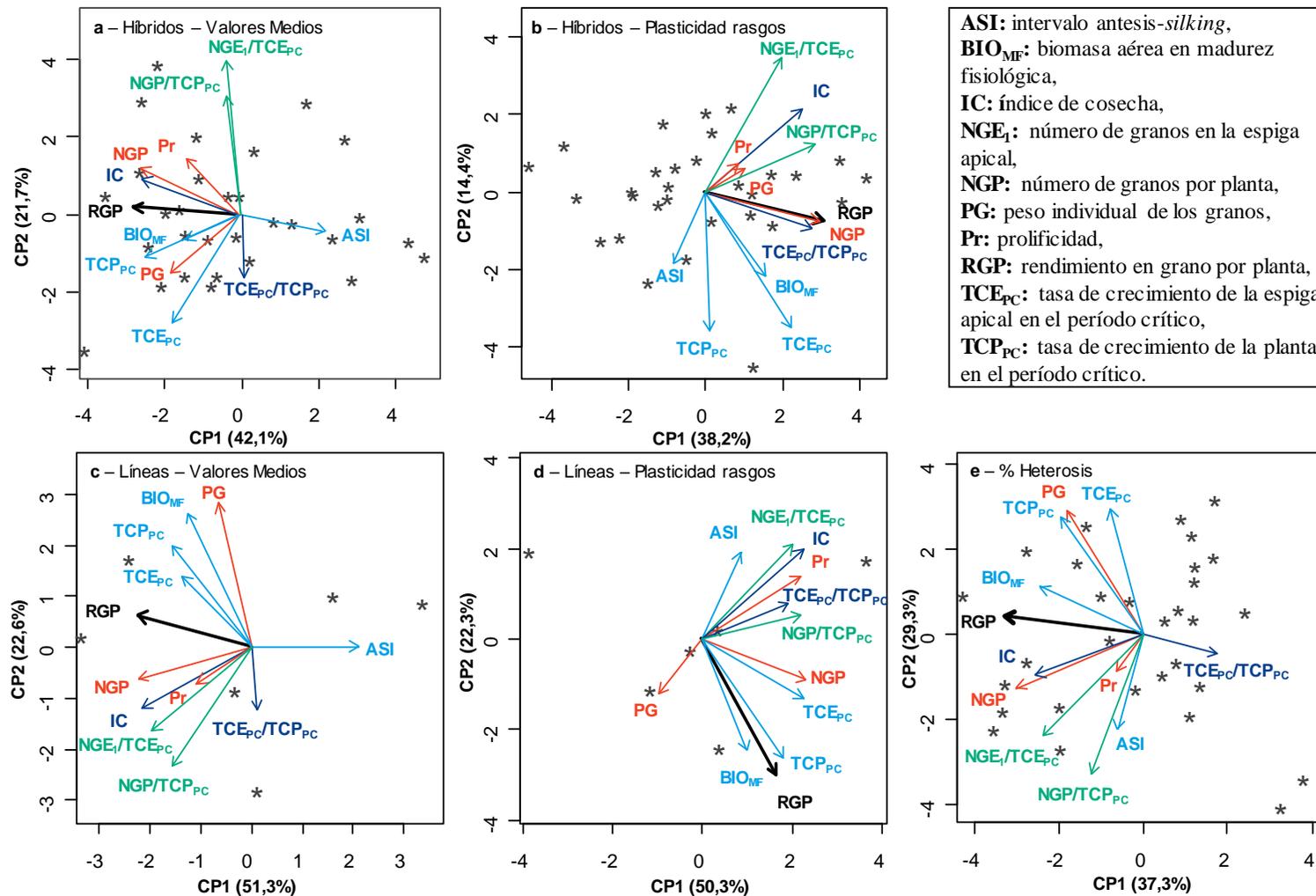


Figura 3.4. Asociaciones entre valores medios de los rasgos (a y c), plasticidades fenotípicas (b y d) y porcentaje de heterosis (e) de acuerdo con los biplots construidos a partir de las componentes principales 1 y 2 (CP1 y CP2). (a) y (b) corresponden a los 30 híbridos mientras que (c) y (d) corresponden a las 6 líneas. Los genotipos fueron representados por estrellas y los rasgos por vectores desde el origen.

3.4 DISCUSIÓN

3.4.1. Los atributos evaluados difieren en el patrón de respuesta a modificaciones en el ambiente

Como ocurre corrientemente cuando las condiciones ambientales varían ampliamente y el fondo genético es diverso (Annichiarico, 2002), los efectos del E representaron la mayor proporción de la variación para todos los atributos evaluados, pero también la interacción GG×E tuvo un efecto importante para muchos rasgos (RGP, BIO_{MF}, NGP, PG y TCE_{PC}/TCP_{PC}). Esta tendencia se verificó en los resultados del ANOVA (Cuadro 3.2) y en las diferencias en las pendientes de las normas de reacción de los grupos genotípicos (Figura 3.2).

Una respuesta lineal a las variaciones ambientales pudo detectarse para RGP, BIO_{MF}, NGP, ASI y NGP/TCP_{PC}. Si bien este tipo de respuesta ya había sido documentada para rendimiento en grano (Francis y Kannenberg, 1978; Tollenaar y Lee, 2002; Lee *et al.*, 2003) y otros rasgos (Bänziger *et al.*, 2002; Munaro *et al.*, 2011b), es importante destacar que hubo algunos atributos con un patrón de respuesta diferente. Estos últimos estuvieron caracterizados por un modelo bilineal, que resalta la existencia de dos niveles de reacción dependiendo de la calidad ambiental, siendo siempre mayor el primer nivel (*i.e.*, peores ambientes) que el segundo (mejores ambientes). La prolificidad pertenece a este último grupo de atributos. Hallauer (1974) demostró que la expresión del número de espigas granadas por planta en genotipos con diferentes niveles de heterocigosidad está influenciada por el ambiente en el que se cultivan las plantas (expresado como oferta variable de recursos por planta al modificar la densidad de siembra). Si bien no hubo interacción GG×E, las pendientes de las normas de reacción de ambos grupos genotípicos fueron significativas, mostrando una respuesta positiva al ambiente con un punto de quiebre de $IA_{RR-NB}=0,26$. En primer lugar, este punto de quiebre representa la condición ambiental (como proporción del potencial) por debajo de la cual se registra una fuerte caída en la prolificidad y, en consecuencia, en la capacidad reproductiva, lo que conduce a la esterilidad de las plantas (Vega *et al.*, 2000; Borrás *et al.*, 2007). Una respuesta bilineal similar se detectó para el índice de cosecha y el peso individual de los granos en ambos grupos genotípicos, lo que respalda la evidencia previa de una naturaleza relativamente estable de los rasgos mencionados en todos los ambientes en comparación con otros rasgos como el rendimiento en grano, biomasa total y número de granos (Passioura, 2006; Sadras y Slafer, 2012; D'Andrea *et al.*, 2013; Ruiz *et al.*, 2019). Sin embargo, el punto de quiebre fue mayor para el peso de los granos ($IA_{RR-NB}=0,44$) y el índice de cosecha ($IA_{RR-NB}=0,40$) que para la prolificidad, evidencia de la naturaleza aún más estable de esta última en comparación con los primeros. Sorprendentemente, el patrón de respuesta se mantuvo para ambos grupos genotípicos con casi ninguna diferencia en los puntos de quiebre entre ellos, lo que apoya la idea de un fuerte control genético para los rasgos mencionados (Duvick, 2005). En segundo lugar, el conocimiento sobre la existencia de un punto de quiebre ofrece a los mejoradores una referencia importante en la evaluación de rasgos secundarios, ya que es indicativo del rango ambiental objetivo en que debieran evaluarse las diferencias genotípicas. Así, las diferencias para los rasgos mencionados se visualizarán mejor en los malos ambientes, principalmente la prolificidad. En la actualidad, esta información no existe en los programas de mejoramiento, al menos en forma documentada.

3.4.2. La magnitud de la heterosis varía entre rasgos y ambientes

Para los rasgos analizados se encontraron diferentes niveles de heterosis, como fuera previamente demostrado por Tollenaar *et al.* (2004), Flint-García *et al.* (2009),

Munaro *et al.* (2011a) y Li *et al.* (2018). En coincidencia con estos estudios, el rasgo que exhibió el mayor porcentaje de heterosis respecto al padre-promedio fue el RGP (109% en promedio para el conjunto completo de datos). La naturaleza multiplicativa del RGP, que integra la expresión de numerosos rasgos a lo largo del ciclo del cultivo, explicaría su considerablemente mayor porcentaje de heterosis respecto a los demás rasgos (Lippman y Zamir, 2007; Flint-García *et al.*, 2009). Los niveles de porcentaje de heterosis fueron similares a los reportados por Tollenaar *et al.* (2004) para RGP, NGP, PG, BIO_{MF} , IC y prolificidad. Munaro *et al.* (2011a) evaluaron un subconjunto (12 híbridos) de los genotipos analizados en el trabajo actual con dosis de N contrastantes, y reportaron valores de heterosis porcentual similares para RGP, sus componentes numéricos (NGP, PG), ASI y rasgos relacionados con la producción (BIO_{MF} , TCP_{PC} , TCE_{PC}) y partición de biomasa (IC, TCE_{PC}/TCP_{PC}) y eficiencias reproductivas (NGE_1/TCE_{PC} , NGP/TCP_{PC}).

Algunos rasgos mostraron una expresión de la heterosis comparativamente estable a través de ambientes para ambos grupos genotípicos (*i.e.*, IC, PG y Pr). Los valores de heterosis absoluta para prolificidad fueron negativos en todo el rango de ambientes evaluados, como fuera observado en germoplasma templado sin restricciones abióticas (Tollenaar *et al.*, 2004) y en germoplasma tropical bajo diferentes niveles de disponibilidad hídrica (Araus *et al.*, 2010). La respuesta descrita se produjo a pesar del crecimiento vegetativo reducido que poseen las líneas y de la limitada plasticidad reproductiva de sus espigas (*i.e.*, el número potencial de granos por espiga) debido al nivel de endogamia. El aumento en la profusión de yemas axilares que usualmente se observa en las líneas (evaluación visual) podría deberse a diferencias en el nivel de dominancia apical y/o en el balance hormonal (*i.e.*, citoquininas/auxinas) respecto al de los híbridos, como se observó en una población F_2 segregante para el gen *teosinte branched1 (tb1)* (Doebley *et al.*, 1997). Opuesto a lo observado para prolificidad, el PG exhibió niveles de heterosis absoluta superiores en ambientes de mayor calidad, pero no hubo diferencias en los valores medios entre los grupos genotípicos en las situaciones ambientales más estresantes. Esta tendencia coincide con lo reportado por Araus *et al.* (2010), quienes encontraron efectos significativos del grupo genotípico (*i.e.*, en la expresión de la heterosis) en el PG solo bajo el tratamiento bien regado. En el caso del índice de cosecha, los valores de heterosis absoluta fueron siempre positivos, pero no se encontró una respuesta positiva al ambiente del tipo de la registrada en la heterosis del número de granos por planta, como fuera propuesto en trabajos previos (Tollenaar *et al.*, 2004). Esta aparente falta de coincidencia probablemente esté relacionada con diferencias en el número (mayor en el presente trabajo) y características (ciclo más largo y algunas líneas con fondo genético templado \times tropical en el presente estudio versus germoplasma templado precoz en *op. cit.* por Tollenaar *et al.*) de los genotipos utilizados en cada estudio.

Algunos trabajos sugieren que la heterosis conferiría una mejor adaptación, con un aumento de los niveles de heterosis porcentual para RGP bajo diversos ambientes estresantes (*i.e.*, estrés hídrico, por N y densidad) para los cuales las líneas expresan una mayor susceptibilidad (Blum, 1997; Betrán *et al.*, 2003b; Tollenaar *et al.*, 2004; Liu y Tollenaar, 2009; Araus *et al.*, 2010). El trabajo actual, y resultados previos del grupo de trabajo (Munaro *et al.*, 2011a), sugieren que la respuesta del porcentaje de heterosis del RGP podría cambiar bajo ciertas situaciones estresantes para el cultivo. Por un lado, los niveles más altos de heterosis para este rasgo se encontraron en los experimentos de Manfredi (183% de heterosis en promedio, para un IA_{RR-NB} promedio de 0,51), un ambiente caracterizado por una elevada limitación en la oferta de recursos durante el período de llenado de los granos debido a la baja radiación incidente y una baja relación oferta/demanda de agua (Munaro *et al.*, 2018). Estas condiciones, que llevaron a un

aumento en el aborto de granos, acompañadas por una oferta de recursos limitante para el crecimiento de los granos, tuvieron un impacto comparativamente mayor sobre las líneas que sobre los híbridos. Es esperable que esta respuesta amplifique las diferencias ya conocidas en la caída de la fotosíntesis foliar en postfloración previamente reportadas (Ahmadzadeh *et al.*, 2004) para estos grupos genotípicos (líneas > híbridos), amplificando el porcentaje de heterosis para la acumulación de biomasa durante el período de llenado y consecuentemente el porcentaje de heterosis para RGP (Tollenaar y Lee, 2006). Por otro lado, los cuatro valores más bajos de heterosis se encontraron cuando no se aplicó N (4 de 7 experimentos sin agregado de N). El principal efecto del estrés por N es la reducción en la expansión de los tejidos, seguida por la reducción de la capacidad fotosintética. El efecto de este estrés tendría un impacto menor en las líneas, debido a los requerimientos de recursos reducidos en tejidos que ya se ven afectados en su expansión por los efectos negativos de la endogamia (Munaro *et al.*, 2011a), lo que lleva a la reducción en la heterosis porcentual observada. A las condiciones de déficit hídrico aplica un análisis diferente, ya que los efectos negativos de la reducción del potencial agua sobre la expansión de los tejidos podrían afectar la productividad de las líneas (*i.e.*, biomasa y rendimiento en grano) proporcionalmente más que la productividad de los híbridos (Echarte y Tollenaar, 2006), lo que lleva a un aumento en la heterosis porcentual para los rasgos mencionados en estas condiciones. En conjunto, los efectos descritos para las diversas condiciones de crecimiento dieron lugar a diferentes tendencias en la heterosis absoluta y relativa, según el rasgo evaluado.

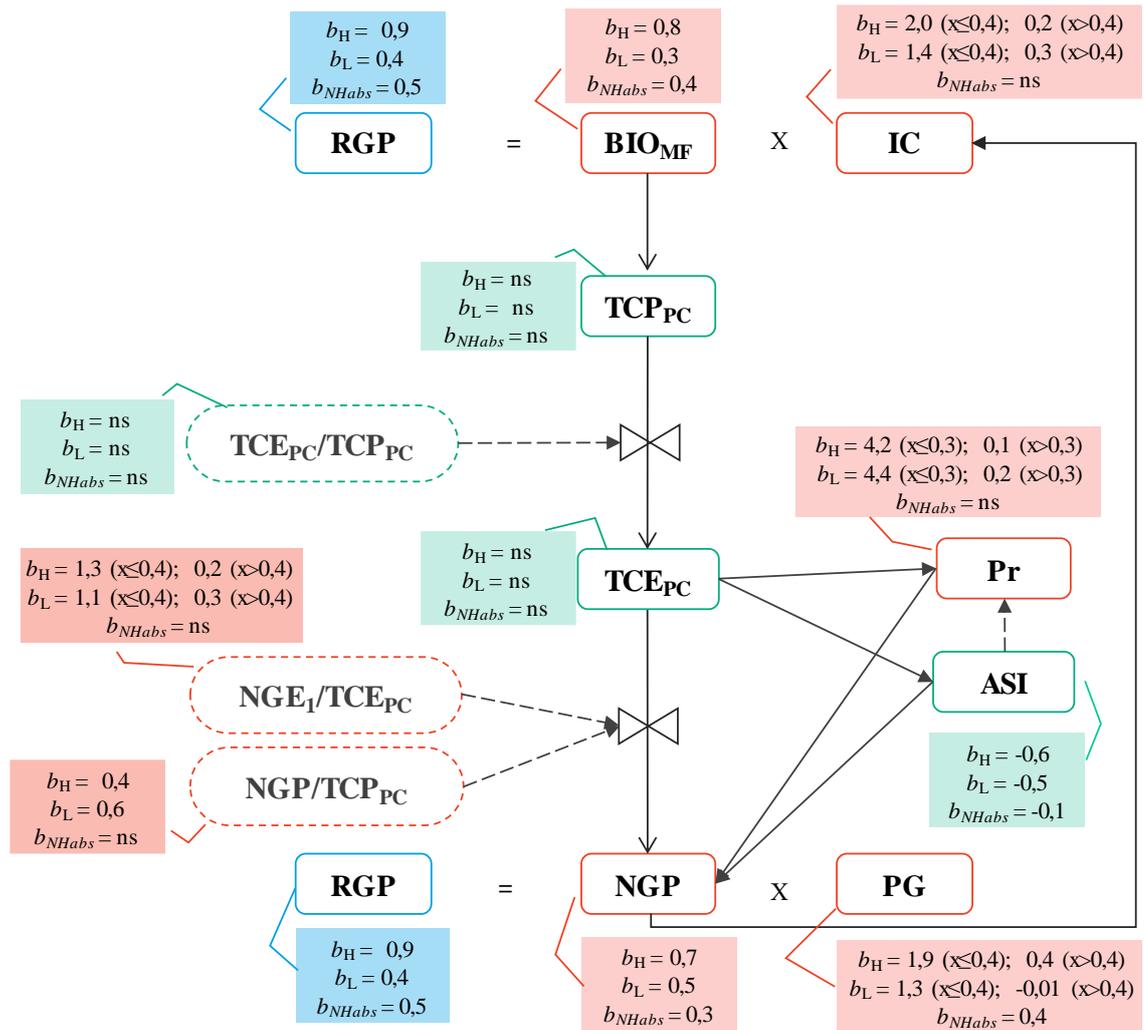


Figura 3.5. Diagrama de flujo de los principales determinantes fisiológicos (BIO_{MF} e IC) y componentes numéricos del rendimiento en grano (NGP, PG y Pr). En las cajas se indican los valores de plasticidad fenotípica de los rasgos evaluados para líneas (b_L), híbridos (b_H) y heterosis absoluta (b_{NHabs}). Las flechas sólidas indican efectos directos y las punteadas eficiencias o particiones. Los rasgos (excepto RGP) fueron coloreados de acuerdo con el momento en que se evaluaron (verde para el período crítico, naranja para madurez fisiológica). ASI: intervalo antesisilking; BIO_{MF}: biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE₁: número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC}: tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC}: tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

3.4.3. La mayor heterosis está relacionada con mayor plasticidad fenotípica

Líneas e híbridos mostraron respuestas significativas a los cambios ambientales (cuantificados a través del IA_{RR-NB}) en la mayoría de los rasgos evaluados (Figuras 3.2, 3.3 y 3.5). La plasticidad de la heterosis absoluta normalizada (b_{NHabs}) registrada para los diferentes rasgos estuvo influenciada por cambios en el desempeño de líneas e híbridos a través de los ambientes, como fuera sugerido por Li *et al.* (2018). Esto permitió agrupar los rasgos en 3 categorías: (i) rasgos con heterosis positiva y con respuesta a la mejora en la calidad ambiental; (ii) rasgos con heterosis positiva o negativa pero sin una respuesta evidente al ambiente; y (iii) rasgos con una respuesta negativa a las mejoras en

el ambiente, independientemente de los valores medios de heterosis registrados en el rango de ambientes explorados. La producción de biomasa, así como el RGP y algunos de sus componentes numéricos (NGP y PG, pero no Pr) pertenecen a la primera categoría, un resultado esperado basado en estudios previos tanto en condiciones potenciales (Tollenaar *et al.*, 2004) como bajo estrés abiótico (Munaro *et al.*, 2011a). Las tasas de crecimiento de la planta y de la espiga alrededor de floración, los rasgos de partición de biomasa (IC y TCE_{PC}/TCP_{PC}), la prolificidad y eficiencia reproductiva de la espiga (NGE_1/TCE_{PC}) se ubicaron en el segundo grupo. Para los rasgos de partición, los valores medios más altos registrados entre los híbridos que entre las líneas produjeron una diferencia entre los grupos genotípicos que se sostuvo a través de todas las condiciones ambientales evaluadas. Una tendencia similar, pero de signo opuesto (líneas > híbridos, con heterosis promedio predominantemente negativa) se registró para la prolificidad. Estas respuestas determinaron la ausencia de tendencia en la respuesta de la heterosis absoluta al ambiente en estos rasgos, en concordancia con lo reportado para IC por Munaro *et al.* (2011b). La superioridad predominante de los híbridos sobre las líneas a través de ambientes podría asociarse a la capacidad limitada de las líneas para asignar biomasa a los destinos reproductivos (Tollenaar *et al.*, 2004). Esta superioridad también se vio reflejada en una reducción similar en la eficiencia reproductiva de la espiga en las líneas a través de ambientes, una respuesta que merece mayor atención en investigaciones futuras para una correcta cuantificación de los efectos que tienen los asimilados con respecto a otros factores como la sincronía en la polinización a lo largo de la espiga (Oury *et al.*, 2016; Rossini *et al.*, 2020). Finalmente, el ASI fue el único rasgo con una plasticidad de la heterosis negativa, debido a que se registraron valores similares para este rasgo en ambos grupos genotípicos en ambientes de alta calidad, pero el aumento en el ASI bajo condiciones restrictivas fue mayor para los híbridos que para las líneas. Esta respuesta describe el nivel variable de estrés que pueden experimentar diferentes genotipos en un mismo ambiente, dependiendo de sus capacidades de crecimiento, en este caso moduladas por la expresión variable de los efectos heteróticos y endogámicos. La mayor demanda de recursos de los híbridos, producto de su mayor potencial de crecimiento producido por la expresión de la heterosis, usualmente expone a este grupo a deficiencias anticipadas de recursos a lo largo del ciclo en ambientes propensos a estrés. Tales deficiencias podrían deberse al consumo acelerado de los recursos (recursos del suelo como agua y nutrientes) o al sombreado mutuo (recursos aéreos como radiación solar). En general, las líneas están menos expuestas a las restricciones descritas ya que, por lo general, ni siquiera alcanzan el índice de área foliar crítico para maximizar la eficiencia de intercepción de la radiación bajo buenas condiciones de crecimiento (D'Andrea *et al.*, 2009).

Sin embargo, la respuesta de la heterosis relativa o porcentual al ambiente fue totalmente diferente a la descrita para la heterosis absoluta, un contraste que merece atención. Es interesante destacar que no es esperable que el beneficio relativo (porcentaje de heterosis) de explotar la heterosis para rendimiento en grano y algunos rasgos secundarios relacionados (NGP, BIO_{MF} , ASI) varíe marcadamente entre ambientes, de modo similar a lo observado para un grupo de híbridos comerciales liberados en diferentes eras (Duvick, 1999). En este último caso se demostró que el porcentaje de heterosis para el RGP se mantuvo casi constante en respuesta al año de liberación. Sin embargo, se espera que la heredabilidad disminuya en condiciones de cultivo deficientes (Bänziger y Lafitte, 1997). En otras palabras, la perspectiva respecto a los ambientes de selección (*i.e.*, criaderos) así como los efectos de los ambientes objetivo sobre el desempeño final de un genotipo varían ampliamente dependiendo del efecto genético de expresión predominante en el ambiente de evaluación (*i.e.*, aditivo o heterótico/dominancia). Además, las

tendencias descritas sugieren que la búsqueda de acumular alelos favorables no debe descuidar la búsqueda del aumento de los efectos heteróticos mediante combinaciones favorables de líneas parentales, como podría ocurrir cuando se *piramidan* genes de resistencia con fines defensivos (Witcombe y Hash, 2000). De manera similar, lo mencionado respalda la evidencia en contra de un simple cambio de uso de híbridos al uso de variedades localmente adaptadas o variedades de polinización abierta para reducir la penalización en el rendimiento en grano al ir de ambientes de alto a bajo rendimiento (Setimela *et al.*, 2017).

3.4.4. Patrones de asociación de rasgos

Las diferencias encontradas en las asociaciones entre rasgos según el enfoque empleado (*i.e.*, rasgos *per se*, plasticidades fenotípicas o porcentaje de heterosis) serían indicativas de las diferentes bases genéticas que subyacen a la determinación del valor medio de un rasgo, su plasticidad fenotípica y su nivel de heterosis (Bradshaw, 1965). Esto ha sido demostrado recientemente en estudios de mapeo por asociación que tenían como objetivo establecer el control genético de los rasgos *per se* y de sus plasticidades fenotípicas (Gage *et al.*, 2017, Kusmec *et al.*, 2017). Tendencias similares se encontraron para los determinantes fisiológicos del PG en un estudio basado en una población de RILs (líneas endocriadas recombinantes) de maíz (Alvarez Prado *et al.*, 2014), y en varios rasgos fisiológicos en una especie contrastante (autógama e inercial) como el trigo (Sadras y Rebetzke, 2013).

Para los valores de los rasgos *per se*, el RGP promedio de ambos grupos genotípicos se asoció fuerte y negativamente con el ASI. Este resultado sostiene el concepto de que variaciones en el RGP a través de condiciones ambientales variables están mediadas por la respuesta al ambiente del ASI, ya que es un intermediario del NGP, particularmente en escenarios de déficit hídrico (Bolaños y Edmeades, 1993). El ASI es un indicador visual de procesos subyacentes que afectan el éxito reproductivo y que intervienen en la estabilidad del rendimiento, y pareciera ser uno de los caracteres secundarios más útiles en el mejoramiento de maíz porque (i) los mejoradores pueden observarlo y cuantificarlo fácilmente, (ii) su heredabilidad en ambientes propensos al estrés hídrico supera a la del RGP (0,51 y 0,43, respectivamente), y (iii) su correlación genética con el RGP (-0,6) es una de las más altas entre los rasgos secundarios evaluados (Bolaños y Edmeades, 1996, Edmeades *et al.*, 2000, Araus *et al.*, 2012).

El RGP promedio de los híbridos también se asoció, pero positivamente, con BIO_{MF} e IC, así como con los componentes numéricos del rendimiento (prolificidad, NGP y PG). Entre las líneas, el RGP también estuvo asociado positivamente con la prolificidad y el NGP, pero no con el PG. A su vez, el RGP de las líneas estuvo más relacionado con la TCE_{PC} que el RGP de los híbridos. Las diferencias descritas entre grupos genotípicos podrían ser indicativas de una mayor sensibilidad a la asimilación de carbono y la partición a espiga durante el período crítico en las líneas. Una interpretación opuesta aplica a los híbridos, para los cuales el número de granos por unidad de TCP_{PC} generalmente es mayor y el umbral de TCP_{PC} para iniciar la fijación de granos es menor respecto a las líneas (Echarte y Tollenaar, 2006). Las líneas fueron más sensibles a las condiciones ambientales predominantes durante el período de llenado de los granos, una tendencia probablemente asociada a su patrón de senescencia foliar acelerado (Ahmadzadeh *et al.*, 2004; Tollenaar *et al.*, 2004). El patrón de asociación de rasgos para el porcentaje de heterosis fue muy similar al observado para los rasgos *per se*, pero con una relevancia menor del porcentaje de heterosis para prolificidad, un rasgo con variación reducida en ambos grupos genotípicos. Las variaciones en el RGP promedio en los híbridos y en su porcentaje de heterosis a través de ambientes se vieron afectadas por las

variaciones registradas en el PG, una tendencia probablemente originada en los diferentes grados de déficit hídrico que exploró el cultivo durante el período de llenado de los granos en los diferentes ambientes (Munaro *et al.*, 2018). Es esperable encontrar reducciones pronunciadas en el PG final en ambientes expuestos a sequías terminales (Borrás *et al.*, 2004), como los asociados a fases extremas del fenómeno ENOS registrados en este trabajo. Por lo tanto, la evaluación correcta de la variabilidad climática regional implica un desafío adicional en la evaluación de la heterosis.

Respecto a las plasticidades de los rasgos, la del RGP de los híbridos estuvo estrechamente relacionada con la plasticidad del NGP y con sus determinantes fisiológicos, BIO_{MF} y, en menor medida, IC. Esta respuesta concuerda con reportes previos referidos a la respuesta del RGP *per se* a sus componentes (Otegui *et al.*, 1995) y está en línea con estudios previos del grupo de trabajo con los mismos genotipos y un subconjunto de los ambientes evaluados en el trabajo actual (Munaro *et al.*, 2018). La plasticidad registrada en el NGP se relacionó con la plasticidad del IC, destacando cómo los cambios en el NGP determinan cambios en el IC, ya que IC es una función del NGP y del PG (Tollenaar *et al.*, 2004).

CONCLUSIÓN

En este capítulo se examinaron las bases ecofisiológicas responsables de la determinación del rendimiento en grano en dos grupos genotípicos contrastantes, se caracterizó su respuesta a los cambios ambientales y su efecto sobre la expresión de la heterosis. Las variaciones en el comportamiento de los grupos genotípicos a través de ambientes para varios rasgos, así como las variaciones de la heterosis absoluta, se resumen en la Figura 3.5 junto con un diagrama de flujo que describe las relaciones entre rasgos. Todos los rasgos relacionados con la producción final de biomasa (*i.e.*, RGP, NGP, PG, BIO_{MF}) estuvieron en el grupo de elevado vigor híbrido, que aumentó con la mejora de las condiciones ambientales. Por el contrario, todos los demás rasgos (IC, prolificidad, TCP_{PC} , TCE_{PC} , TCE_{PC}/TCP_{PC} , NGE_1/TCE_{PC} y NGP/TCP_{PC}) no vieron modificada o incluso disminuyeron (ASI) su heterosis bajo condiciones ambientales superiores. Sin embargo, los híbridos tuvieron una mayor partición a las estructuras reproductivas en madurez fisiológica (IC) que las líneas, lo cual estuvo acompañado por un aumento en el NGE_1/TCE_{PC} , pero no por un aumento en el NGP/TCP_{PC} . La relación positiva entre la plasticidad fenotípica y la plasticidad de la heterosis absoluta demuestra que los rasgos con mayor respuesta al ambiente fueron los más afectados por la depresión por endocría, exhibiendo niveles superiores de heterosis absoluta. Además, el conocimiento sobre la existencia de un punto de quiebre para algunos rasgos secundarios proporciona a los mejoradores una referencia interesante, ya que es indicativo del rango ambiental objetivo donde pueden encontrarse diferencias genotípicas. El uso de diferentes marcos conceptuales para estudiar la asociación entre caracteres (*i.e.*, valores de rasgos *per se*, plasticidades fenotípicas o porcentaje de heterosis) fue útil para establecer asociaciones entre rasgos en respuesta a condiciones ambientales cambiantes, así como diferencias entre grupos genotípicos en los rasgos involucrados en la determinación del RGP. El hecho de que los porcentajes de heterosis para rendimiento en grano y características secundarias relevantes no variaron notablemente entre ambientes, mientras que es esperable que la heredabilidad disminuya en condiciones de cultivo deficitarias plantea varias consideraciones para tener en cuenta. En primer lugar, establece una controversia en la guía de los esfuerzos del mejoramiento con el objetivo de desarrollar híbridos superiores con un desempeño exitoso, particularmente en los futuros escenarios climáticos. Los mejoradores deberán equilibrar la búsqueda de acumular alelos favorables con la búsqueda de efectos heteróticos crecientes por medio de combinaciones favorables

de líneas parentales. Finalmente, los resultados de este capítulo no sustentan la idea de pasar de genotipos con alto (híbridos) a moderado (variedades de polinización abierta) nivel de heterosis cuando se pasa de ambientes de alto a bajo rendimiento, porque el beneficio relativo de los efectos heteróticos se mantiene a través de ambientes. En función de todo lo expuesto, se acepta la hipótesis de trabajo. Los niveles de plasticidad de la heterosis variaron notablemente dependiendo del rasgo evaluado, los rasgos que registraron mayor plasticidad de la heterosis fueron también los de mayor plasticidad fenotípica tanto en líneas como en híbridos (Figura 3.3a). A su vez, la plasticidad de la heterosis y el nivel de heterosis porcentual de los rasgos fueron mayores cuanto mayor fue la diferencia en la plasticidad fenotípica entre líneas e híbridos.

CAPÍTULO 4

Biomasa aérea y su partición: análisis genético

4.1 INTRODUCCIÓN

El mejoramiento de los cultivos está principalmente dirigido a la mejora de su potencial productivo, asociado a caracteres cuantitativos con una arquitectura genética compleja. La selección se basa en la expresión o fenotipo final de dichos caracteres, que resulta de una combinación de efectos genéticos, desviaciones ambientales y su interacción. Cada uno de estos efectos, a su vez, incidirá con magnitud, dirección y peso relativo diferentes (Falconer y Mackay, 1996; Mariotti y Collavino, 2014).

Los efectos genéticos previamente mencionados, pueden explicarse por (i) los efectos aditivos de los genes, (ii) las interacciones que involucran a los alelos de un mismo *loci*, (*i.e.*, dominancia), y (iii) las interacciones entre alelos de distintos *loci* (*i.e.*, epistasis) (Falconer y Mackay, 1996). La caracterización y cuantificación de los distintos efectos génicos involucrados en la expresión del genotipo son importantes, no solo desde el punto de vista de la comprensión de los mecanismos genéticos, sino también para delinear posibles estrategias de selección.

El conjunto de las expresiones fenotípicas de cada uno de los individuos que conforman una población puede analizarse a través de las varianzas poblacionales. A partir de ellas pueden cuantificarse los principales componentes que determinan la variabilidad fenotípica. Cuantificar los efectos genéticos y ambientales que determinan la variabilidad observada en las poblaciones es relevante desde el punto de vista del mejoramiento genético, ya que la selección y su eficiencia se fundamentan en la discriminación, evaluación y manejo de los componentes de la varianza poblacional (Mariotti y Collavino, 2014).

La correlación entre genotipo y fenotipo determinará la eficiencia de selección. El grado de determinación genética o heredabilidad en sentido amplio (H^2) permite estimar la magnitud con que influye el efecto genotípico total (*i.e.*, diversos tipos de acción génica) sobre la determinación del fenotipo, a partir del cociente entre las varianzas genética y fenotípica (sumatoria de las varianzas genotípica y ambiental). En aquellos casos en que se logre cuantificar el componente aditivo de la varianza genética, el cociente entre las varianzas aditiva y fenotípica será un estimador de la heredabilidad en sentido estricto (h^2). La h^2 es de mayor utilidad y valor predictivo en el mejoramiento genético que la H^2 , dado que los efectos aditivos son determinantes de la respuesta a la selección, al ser los que efectivamente se transfieren de una generación a la siguiente, y se fijan en la medida en que se acumulan en estado homocigota en la descendencia.

La producción de híbridos de maíz se basa en la selección de líneas endocriadas que generen híbridos superiores a partir de la correcta cuantificación de la ACG y ACE. Uno de los diseños genéticos más empleados para cuantificar los efectos de la ACG y la ACE, así como la naturaleza y magnitud de los efectos genéticos y la heredabilidad de los rasgos, es el análisis dialélico (Griffing, 1956). El diseño dialélico completo consiste en el cruzamiento en todas las combinaciones posibles, incluyendo recíprocos, de n genotipos, obteniendo n^2 familias de hermanos completos. La ACG y la ACE pueden interactuar con el ambiente y producir cambios en las estimaciones de las aptitudes combinatorias a través de estos. Por lo tanto, es recomendable contar con estimaciones provenientes de diferentes ambientes (Rojas y Sprague, 1952; Matzinger *et al.*, 1959).

La ganancia genética del rendimiento basada en la selección únicamente por este rasgo acompañado por resistencia a enfermedades y tolerancia al vuelco, ha sido suficiente para acompañar la creciente demanda poblacional. Pero el sostenimiento de las tasas de ganancia implica un aumento progresivo en el tamaño de los programas de mejoramiento, que hace cada vez más necesario evaluar el posible aumento en la eficiencia de selección que podría alcanzarse si explotáramos el mayor conocimiento actual de fisiología y genética de los cultivos (Austin, 1993). La varianza genética y la

heredabilidad del rendimiento serían menores bajo condiciones de estrés debido a que la varianza genética disminuiría más marcadamente que la varianza ambiental a medida que aumenta el nivel de estrés. Además, los niveles de varianza del error serían más altos, ya sea producto de un *stand* de plantas heterogéneo y/o por heterogeneidad en las características edáficas, ambas condiciones intrínsecas de las evaluaciones que se realizan bajo estrés abiótico y que dificultan o impiden la selección, afectando el progreso genético (Blum, 1988, Bänziger *et al.*, 2006). A su vez, Ceccarelli (1996) sugiere que la magnitud de la heredabilidad se vería afectada por el material genético empleado en los estudios que muestran que la heredabilidad en ambientes de bajo potencial es menor que en ambientes de alto potencial; *e.g.*, por uso de material genético seleccionado en ambientes potenciales y luego evaluado en ambientes de bajo potencial. Estos materiales tendrían una adaptación baja a condiciones desfavorables, con una varianza genética reducida y, por lo tanto, baja heredabilidad. Existen entonces dos caminos posibles para abordar esta problemática. Una alternativa sería realizar no solo la evaluación de germoplasma, sino también la selección en sí misma en ambientes desfavorables. La otra alternativa es el uso de caracteres secundarios que estén correlacionados con el rendimiento en ambientes de bajo potencial.

El uso de caracteres secundarios cuya varianza genética y heredabilidad sean elevadas bajo estrés resultaría útil para aumentar la eficiencia de selección (Bänziger y Lafitte, 1997; Bolaños y Edmeades, 1996; Ludlow y Muchow, 1990). El éxito de la mejora del rendimiento mediante selección indirecta por un rasgo secundario dependerá de encontrar al mismo tiempo una alta correlación entre los efectos aditivos que determinan a ambos caracteres junto con una elevada heredabilidad y facilidad en su medición (Blum, 1988; Falconer y Mackay, 1996). En este marco, trabajos realizados con maíces tropicales sometidos a estrés hídrico alrededor de floración muestran la alta correlación del rendimiento con el ASI y la prolificidad. Estos rasgos a su vez, bajo condiciones de estrés severo, registraron valores de heredabilidad superiores a los del rendimiento en grano (Bolaños y Edmeades, 1996). El ASI, la prolificidad y la senescencia foliar también mostraron valores altos de heredabilidad en ambientes deficitarios en N, y su uso junto al rendimiento mejoró la eficiencia de selección en dichos ambientes (Bänziger y Lafitte, 1997).

En el Capítulo 3 se presentaron las diferencias entre grupos genotípicos (*i.e.*, líneas e híbridos) en atributos relacionados con la producción y partición de biomasa aérea, tomando como base experimentos dialélicos completos replicados en 14 ambientes diversos. Allí se profundizó en comprender las diferencias existentes en la plasticidad fenotípica de dichos atributos y su impacto en la expresión de la heterosis. En el presente capítulo se profundizará en el análisis genético de los mencionados atributos y en cómo el ambiente explorado impacta en las estimaciones de los componentes genéticos. Los objetivos particulares de este capítulo son: (i) determinar la ACG y ACE para los atributos analizados en el Capítulo 3, (ii) cuantificar las varianzas genética y aditiva y obtener las estimaciones de heredabilidad en cada ambiente y para cada rasgo, (iii) analizar la estabilidad de (ii) a través de un gradiente ambiental y (iv) estudiar en tres ambientes contrastantes, en cuanto al tipo y/o nivel de estrés explorado, los cambios en las estimaciones de la heredabilidad y la expresión de los efectos aditivos y no aditivos en los rasgos estudiados. Con ello se busca poner a prueba la hipótesis de que modificaciones en las condiciones ambientales que explora el cultivo determinan cambios en las estimaciones de la ACG y la ACE en los atributos relacionados con la producción y partición de biomasa.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

El conjunto de datos utilizados para el análisis de este capítulo proviene de experimentos dialélicos completos donde se utilizaron 6 líneas endocriadas y sus 30 híbridos simples derivados. Una descripción detallada de los genotipos utilizados, así como de los ambientes donde se condujeron los experimentos, el diseño experimental, el manejo aplicado y las mediciones realizadas se encuentra en los Capítulos 2 y 3 de la presente tesis. A continuación, se mencionan detalles sobre cálculos de interés particular para los objetivos de este capítulo.

4.2.1 Análisis genético

Para cada atributo se llevaron a cabo análisis de la varianza empleando el método 3 propuesto por Griffing (1956), es decir aquel que incluye en el análisis los dos conjuntos de cruzamientos (*i.e.*, directos y recíprocos) en todas las combinaciones posibles entre las líneas endocriadas, excluyendo del análisis a los parentales. La inclusión de padres endogámicos en los cálculos puede sesgar las estimaciones de los cuadrados medios y varianzas de la ACG y la ACE, particularmente en aquellos rasgos cuyo nivel de expresión se ve afectado por la endocria (Shattuck *et al.*, 1993). El método 3 provee estimaciones insesgadas de la ACE junto con estimaciones de los efectos materno y recíproco (Yao *et al.*, 2013). Para cada uno de los atributos se realizaron dos análisis: (i) un análisis individual para cada ambiente en particular y (ii) un análisis multiambiental (*i.e.*, a través de los 14 ambientes). Asimismo, para ambos casos se ajustaron el modelo I (de efectos fijos) y el modelo II (de efectos aleatorios), teniendo en cuenta un diseño en bloques completos al azar (Griffing, 1956). El modelo de efectos fijos permitió estimar los efectos de la ACG y ACE para cada genotipo y atributo a través de los ambientes evaluados, así como en los 3 ambientes más contrastantes. A su vez, los modelos de efectos aleatorios, ajustados para cada atributo a través de ambientes y en cada uno de los 14 ambientes en particular, permitieron obtener estimaciones de las varianzas y, a partir de éstas, las heredabilidades en sentido amplio y estricto. Todos los análisis mencionados se realizaron con el programa DIALLEL-SAS05 (Zhang *et al.*, 2005).

El modelo individual ajustado (Ecuación 4.1) en cada ambiente fue:

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_k + acg_i + acg_j + ace_{ij} + rec_{ij} + e_{ijk} \quad [4.1]$$

El modelo multiambiental ajustado (Ecuación 4.2) fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + E_l + \beta_k(E_l) + acg_i + acg_j + ace_{ij} + rec_{ij} + acg_i \times E_l + acg_j \times E_l + ace_{ij} \times E_l + rec_{ij} \times E_l + e_{ijkl} \quad [4.2]$$

$$rec_{ij} = m_i + m_j + nm_{ij} \quad [4.3]$$

donde Y_{ijk} o Y_{ijkl} es el valor observado para cada cruce entre los parentales i y j en el bloque k em el ambiente l (Ecuaciones 4.1 y 4.2, respectivamente); μ es la media general; E_l es el efecto del l -ésimo ambiente, siendo $l = 1, \dots, 14$; $\beta_k(E_l)$ es el efecto de k -ésimo bloque anidado en el l -ésimo ambiente, siendo $k = 1, 2, 3$ (excepto para Manfredi, donde $k = 1, 2$); acg_i es el efecto de la ACG del padre i , siendo $i = 1, \dots, 6$; acg_j es el efecto de la ACG del padre j , siendo $i = 1, \dots, 6$; ace_{ij} es el efecto de la ACE de la cruce entre los parentales i y j ; rec_{ij} es el efecto recíproco de la cruce entre i y j ; m_i es el efecto materno del parental i ; m_j es el efecto materno del parental j ; nm_{ij} es el efecto no materno de la cruce entre i y j (Ecuación 4.3) y, e_{ijk} o e_{ijkl} es el residual (Ecuaciones 4.1 y 4.2, respectivamente).

En el modelo de efectos aleatorios se consideró a los genotipos como una muestra aleatoria de la población de líneas disponibles en el programa de mejoramiento, y entonces los efectos de acg_i , ace_{ij} y rec_{ij} fueron considerados aleatorios, con distribución normal e independiente, media igual a cero y varianzas σ_{acg}^2 , σ_{ace}^2 y σ_{rec}^2 , respectivamente.

4.2.2 Estimación de los componentes de la varianza y heredabilidad

Las estimaciones de los componentes de la varianza se basaron en los análisis de varianza obtenidos en 4.2.1, igualando los cuadrados medios observados a sus esperanzas matemáticas (Cuadros 4.1 y 4.2) y resolviendo el sistema de ecuaciones resultantes para los diferentes componentes (Griffing, 1956; Zhang y Kang, 1997). A continuación, se muestra brevemente el modo de cálculo empleado.

Análisis por ambiente individual

Cuadro 4.1. Análisis de la varianza para un diseño en bloques completos al azar para un ambiente y esperanza de los cuadrados medios para el modelo de efectos aleatorios.

FV	gl	CM	E(CM)
G	$[p(p-1)] - 1$		$\sigma_e^2 + k\sigma_G^2$
ACG	$p - 1$	CM_{ACG}	$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{ACE}^2 + 2k(p-2)\sigma_{ACG}^2$
ACE	$p(p-3)/2$	CM_{ACE}	$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{ACE}^2$
REC	$p(p-1)/2$	CM_{REC}	$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{REC}^2$
M	$p - 1$		$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{NM}^2 + 2kp\sigma_M^2$
NM	$(p-1)(p-2)/2$		$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{NM}^2$
B	$(k-1)$		
Error	$[p(p-1) - 1](k-1)$	CM_e	σ_e^2

k : bloques, p : parentales

ACG: aptitud combinatoria general, ACE: aptitud combinatoria específica, B: bloque, CM: cuadrado medio, E(CM): esperanza del cuadrado medio, FV: fuente de variación, G: genotipo, gl: grados de libertad, M: materno, NM: no materno, REC: recíproco.

$$\sigma_{ACG}^2 = (CM_{ACG} - CM_{ACE})/2k(p-2) \quad [4.4]$$

$$\sigma_{ACE}^2 = (CM_{ACE} - CM_e)/2k \quad [4.5]$$

$$\sigma_{REC}^2 = (CM_{REC} - CM_e)/2k \quad [4.6]$$

Dado que las líneas utilizadas pueden considerarse homocigotas (con un coeficiente de endocria $F=1$) y suponiendo que no existe epistasis, las varianzas aditiva y dominante pueden estimarse como (Gardner, 1963):

$$\sigma_A^2 = 2 \sigma_{ACG}^2 \quad [4.7]$$

$$\sigma_D^2 = \sigma_{ACE}^2 \quad [4.8]$$

Y la varianza fenotípica:

$$\sigma_P^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{REC}^2 + \frac{CM_e}{k} \quad [4.9]$$

Análisis multiambiental

Cuadro 4.2. Análisis de la varianza combinado a través de ambientes para un diseño en bloques completos al azar y esperanza de los cuadrados medios para el modelo de efectos aleatorios.

FV	gl	CM	E(CM)
E	$l - 1$		
G	$p(p - 1)$		$\sigma_e^2 + k\sigma_{ACG \times E}^2 + kl\sigma_G^2$
ACG	$p - 1$	CM_{ACG}	$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{ACE \times E}^2 + 2kl\sigma_{ACE}^2 + 2k(p - 2)\sigma_{ACG \times E}^2 + 2kl(p - 2)\sigma_{ACG}^2$
ACE	$p(p - 3)/2$	CM_{ACE}	$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{ACE \times E}^2 + 2kl\sigma_{ACE}^2$
REC	$p(p - 1)/2$	CM_{REC}	$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{REC \times E}^2 + 2kl\sigma_{REC}^2$
M	$p - 1$		$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{NM \times E}^2 + 2kl\sigma_{NM}^2 + 2kp\sigma_{M \times E}^2 + 2klp\sigma_M^2$
NM	$(p - 1)(p - 2)/2$		$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{NM \times E}^2 + 2kl\sigma_{NM}^2$
G×E	$p(p - 1)(l - 1)$		$\sigma_e^2 + k\sigma_{G \times E}^2$
ACG×E	$(p - 1)(l - 1)$	$CM_{ACG \times E}$	$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{ACE \times E}^2 + 2k(p - 2)\sigma_{ACG \times E}^2$
ACE×E	$p(p - 3)(l - 1)/2$	$CM_{ACE \times E}$	$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{ACE \times E}^2$
REC×E	$p(p - 1)(l - 1)/2$	$CM_{REC \times E}$	$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{REC \times E}^2$
M×E	$(p - 1)(l - 1)$		$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{NM \times E}^2 + 2kp\sigma_{M \times E}^2$
NM×E	$(p - 1)(p - 2)(l - 1)/2$		$\sigma_e^2 + 2k\sigma_{NM \times E}^2$
B (E)	$l(k - 1)$		
Error	$[p(p - 1)][l(k - 1)]$	CM_e	σ_e^2

k : bloques, l : ambientes, p : parentales.

ACG: aptitud combinatoria general, ACE: aptitud combinatoria específica, B: bloque, CM: cuadrado medio, E: ambiente, E(CM): esperanza del cuadrado medio, FV: fuente de variación, G: genotipo, gl: grados de libertad, M: materno, NM: no materno, REC: recíproco.

$$\sigma_{ACG \times E}^2 = (CM_{ACG \times E} - CM_{ACE \times E})/2k(p - 2) \quad [4.10]$$

$$\sigma_{ACE \times E}^2 = (CM_{ACE \times E} - CM_{Er})/2k \quad [4.11]$$

$$\sigma_{REC \times E}^2 = (CM_{REC \times E} - CM_{Er})/2k \quad [4.12]$$

$$\sigma_{ACG}^2 = (CM_{ACG} - CM_{ACG \times E} - CM_{ACE} + CM_{ACE \times E})/2kl (p - 2) \quad [4.13]$$

$$\sigma_{ACE}^2 = (CM_{ACE} - CM_{ACE \times E})/2kl \quad [4.14]$$

$$\sigma_{REC}^2 = (CM_{REC} - CM_{REC \times E})/2kl \quad [4.15]$$

Debido a que las líneas utilizadas pueden considerarse homocigotas ($F=1$) y suponiendo que no existe epistasis, las varianzas aditiva y dominante pueden estimarse como (Gardner, 1963):

$$\sigma_A^2 = 2 \sigma_{ACG}^2 \quad [4.16]$$

$$\sigma_D^2 = \sigma_{ACE}^2 \quad [4.17]$$

$$\sigma_{A \times E}^2 = 2 \sigma_{ACG \times E}^2 \quad [4.18]$$

$$\sigma_{D \times E}^2 = \sigma_{ACE \times E}^2 \quad [4.19]$$

Y la varianza fenotípica:

$$\sigma_P^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_{REC}^2 + \sigma_{A \times E}^2/l + \sigma_{D \times E}^2/l + \sigma_{REC \times E}^2/l + CM_e/kl \quad [4.20]$$

Heredabilidad e Índice de Baker

Las heredabilidades se estimaron como:

$$H^2 = \frac{\sigma_A^2 + \sigma_D^2}{\sigma_P^2} \quad [4.21]$$

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2} \quad [4.22]$$

La importancia relativa de los efectos de la ACG y la ACE se cuantificó empleando el índice de Baker (1978) de acuerdo a:

$$\text{Índice de Baker} = \frac{2CM_{ACG}}{(2CM_{ACG} + CM_{ACE})} \quad [4.23]$$

Para cada atributo, se analizaron los cambios en la magnitud de las varianzas aditiva y genética (a través de las estimaciones de heredabilidad), fenotípica y del error en respuesta a modificaciones en la calidad del ambiente explorado, valorando a cada ambiente de acuerdo al RGP relativo, normalizado y balanceado (RR-NB) como fuera previamente descrito y empleado en el Capítulo 3 (Figura 3.1). De esta manera, para cada atributo en particular se ajustaron regresiones lineales simples para la respuesta de H^2 y h^2 al índice ambiental de RR-NB.

4.2.3 Análisis de componentes principales

Las asociaciones entre las estimaciones de las ACG y ACE se estudiaron a través del análisis de componentes principales. Para cada una de éstas se construyó un biplot

utilizando las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2), donde los rasgos fueron representados por vectores y los genotipos por el nombre para la ACG o por estrellas para la ACE. El ACP se realizó con el paquete *ggbiplot* versión 0.6 de R, en R 3.6.0 (R Core Team, 2019).

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Análisis genético multiambiental. Cuantificación de los componentes de aptitud combinatoria y heredabilidad

En el análisis genético combinado a través de ambientes según el modelo de efectos fijos, los efectos del genotipo, el ambiente y la interacción entre ambos fueron significativos para todos los rasgos ($p < 0,001$; Apéndice 3). La proporción de la componente ambiental fue siempre preponderante (84-94%), seguida en orden de magnitud por el genotipo (2-15%) y finalmente por la interacción G×E (0,4-4%). A su vez, la componente G fue entre 5 y 14 veces mayor que la interacción G×E en rasgos como el ASI, el IC y el RGP; entre 2 y 4 veces mayor para los componentes numéricos del rendimiento (NGP, PG y prolificidad), los rasgos asociados con la acumulación de biomasa (TCE_{PC} , TCP_{PC} y BIO_{MF}) y las eficiencias reproductivas (NGE_1/TCE_{PC} y NGP/TCP_{PC}); y solo 1,5 veces mayor para la partición de biomasa en el período crítico (TCE_{PC}/TCP_{PC}).

El análisis de los efectos genéticos permitió la partición de este componente en los efectos de ACG, ACE y recíproco (REC). En este sentido se observó que tanto la ACG como la ACE fueron significativas ($p < 0,01$) para todos los rasgos, mientras que los efectos recíprocos solo fueron significativos ($p < 0,05$) para TCP_{PC} y NGE_1/TCE_{PC} (Apéndice 3). En general, los efectos de la ACG superaron en magnitud a los de la ACE, excepto para BIO_{MF} y la partición en el período crítico. Esto se vio reflejado en los menores valores del índice de Baker y en los valores de $h^2 = 0$ debidos a estimaciones de varianza aditiva nula (Cuadro 4.3). Los atributos en los que los efectos de la ACG fueron preponderantes, y por ende de mayor varianza aditiva y mayor h^2 , fueron el ASI, el IC y la prolificidad. Sin embargo, el ambiente tuvo influencia sobre los efectos de ACG y ACE, verificándose a través de las interacciones ACG×E y ACE×E significativas ($p < 0,01$) para la mayoría de los caracteres, excepto para la prolificidad (ACG×E) y el ASI (ACE×E). En cuanto a la interacción REC×E, para varios atributos estos efectos fueron significativos ($p < 0,05$) en el análisis a través de ambientes, pero el efecto REC fue mayoritariamente no significativo ($p > 0,05$) en análisis individuales por ambiente (datos no mostrados).

Los valores de heredabilidad en sentido estricto estimados a través de todos los ambientes fueron (i) altos para ASI, IC y Pr ($> 0,67$), (ii) intermedios (entre 0,33 y 0,66) para RGP, NGP, PG y TCE_{PC} , (iii) bajos para TCP_{PC} , NGE_1/TCE_{PC} y NGP/TCP_{PC} ($< 0,33$) y (iv) nulos ($h^2 = 0$) para BIO_{MF} y TCE_{PC}/TCP_{PC} (Cuadro 4.3). En cuanto a la H^2 , el ASI, seguido por el IC, el RGP, el PG, la BIO_{MF} , el NGP y la TCP_{PC} fueron los atributos que alcanzaron los valores más elevados ($H^2 > 0,70$). Esto indica la relevancia de la varianza genética no aditiva y de la combinación híbrida particular en rasgos como RGP, BIO_{MF} , TCP_{PC} , NGP y PG.

Cuadro 4.3. Índice de Baker, heredabilidad en sentido estricto (h^2) y heredabilidad en sentido amplio (H^2) para los 12 rasgos evaluados a través de los 14 ambientes.

Rasgo	Índice de Baker	h^2	H^2
ASI (días)	0,98	0,88	0,95
RGP (g pl ⁻¹)	0,90	0,55	0,84
Pr (espigas pl ⁻¹)	0,97	0,67	0,67
NGP (gr pl ⁻¹)	0,93	0,58	0,74
PG (mg gr ⁻¹)	0,87	0,44	0,76
BIO _{MF} (g pl ⁻¹)	0,47	0,00	0,75
IC	0,98	0,84	0,88
TCP _{PC} (g pl ⁻¹ d ⁻¹)	0,76	0,15	0,70
TCE _{PC} (g pl ⁻¹ d ⁻¹)	0,89	0,46	0,65
TCE _{PC} / TCP _{PC}	0,47	0,00	0,56
NGE _I / TCE _{PC}	0,83	0,30	0,66
NGP/ TCP _{PC}	0,72	0,02	0,53

ASI: intervalo antesis-*silking*; BIO_{MF}: biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE_I: número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC}: tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC}: tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

4.3.2 Comportamiento de las líneas para los efectos de aptitud combinatoria general y específica

El efecto favorable de una línea se asocia con valores positivos de ACG para todos los rasgos excepto para ASI; para este último un valor negativo de ACG es indicativo de una línea más conveniente. En este sentido, la línea B100 se destacó produciendo híbridos de mejor desempeño ($p < 0,05$) para RGP, NGP, PG, IC, TCP_{PC}, TCE_{PC} y ASI (Figuras 4.1 y 4.2). Contrariamente, la línea LP611 tuvo una influencia desfavorable sobre su progenie híbrida, registrando el mayor valor de ACG para ASI, y los menores valores para RGP, Pr, NGP, PG, BIO_{MF}, IC, TCP_{PC} y TCE_{PC}. La línea ZN6 se destacó por su ACG positiva para Pr, BIO_{MF} y, junto con LP2, para las eficiencias reproductivas, tanto de la espiga apical como de la planta. Por último, la línea LP662 registró la mayor ACG para la partición de biomasa a espiga en el período crítico, pero las menores ACG para las eficiencias reproductivas (Figuras 4.1 y 4.2).

Respecto a las estimaciones de la ACE para cada híbrido, se destacan atributos como RGP, PG, BIO_{MF}, TCP_{PC}, TCE_{PC}, ASI, TCE_{PC}/TCP_{PC} y las eficiencias reproductivas, en los que la mayoría (*i.e.*, mayor al 50%) de los efectos estimados de ACE fueron significativos ($p < 0,05$), mientras que para prolificidad e IC, dos rasgos que se destacaron por la relevancia de los efectos de la ACG en su determinación (Cuadro 4.3 y Apéndice 3), la mayoría de las estimaciones de la ACE no fueron significativas ($p > 0,05$) (Figura 4.2). En cuanto al comportamiento de los genotipos en particular, se destacó el híbrido ZN6×LP662 por sus valores positivos de ACE para RGP, PG y BIO_{MF}. En cambio, el híbrido LP662×LP611 registró valores negativos de ACE para RGP, NGP, PG

y BIO_{MF} . Un comportamiento intermedio tuvo el híbrido LP2×LP611, destacándose favorablemente en atributos como BIO_{MF} , PG, TCE_{PC} y TCE_{PC}/TCP_{PC} , *i.e.*, con valores positivos de ACE, pero con efecto desfavorable sobre otros rasgos como ASI (valor positivo), IC, TCP_{PC} y NGE_1/TCE_{PC} (valor negativo). Para la mayoría de los caracteres estudiados, las estimaciones de los efectos del cruzamiento recíproco para cada híbrido en particular no fueron significativas (Figura 4.2).

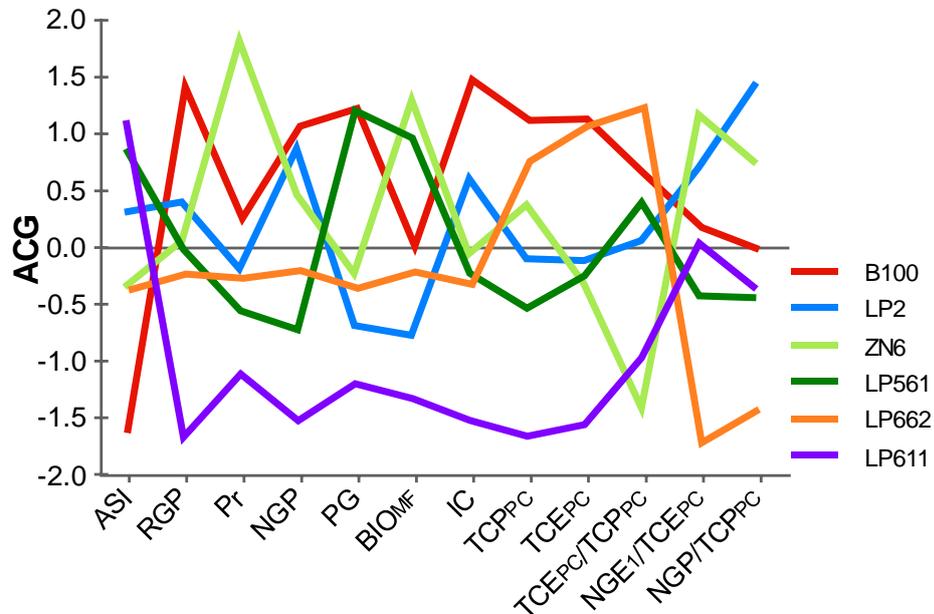


Figura 4.1. Aptitud combinatoria general (ACG) de las 6 líneas parentales para los 12 atributos analizados y evaluados en los 14 ambientes (12 para ASI). Los valores de ACG fueron estandarizados restándoles el valor medio y dividiendo por el desvío estándar. ASI: intervalo anthesis-silking; BIO_{MF} : biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE_1 : número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC} : tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC} : tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

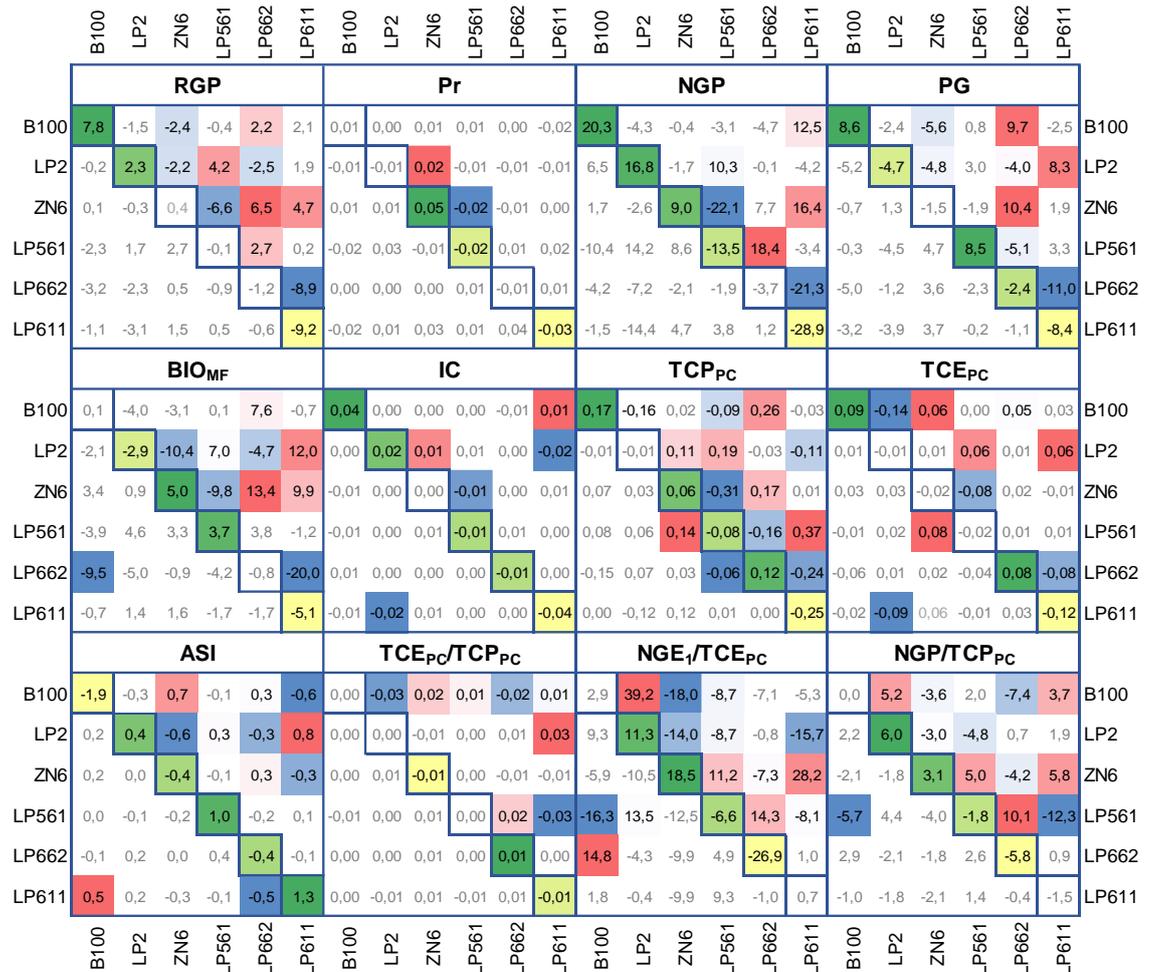


Figura 4.2. Efectos de la aptitud combinatoria general (ACG; en la diagonal descendente de izquierda a derecha), la específica (ACE; valores sobre la diagonal) y el recíproco (REC; valores bajo la diagonal) estimados para los 12 atributos analizados. Los datos corresponden a 6 líneas evaluadas a través de sus 30 híbridos derivados en 14 ambientes. Los efectos de ACG fueron coloreados con una escala de verde a amarillo, que indica valores más positivos a más negativos, respectivamente. Los efectos de ACE y REC fueron coloreados con una escala de rojo a azul, que indica valores más positivos a más negativos, respectivamente. En gris se muestran los efectos no significativos ($p>0,05$). ASI: intervalo antesis-*silking*; BIO_{MF} : biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE_1 : número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC} : tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC} : tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

4.3.3 Cambios en las estimaciones de heredabilidad a través de ambientes

El análisis genético por ambiente con el modelo de efectos aleatorios permitió cuantificar las variancias y, por lo tanto, las heredabilidades en cada uno de los ambientes evaluados. De esta manera, se pudo estudiar cómo ambas heredabilidades y la variancia fenotípica fueron modificadas en función de la calidad ambiental para todos los atributos analizados (Figura 4.3).

Los valores de variancia fenotípica (σ_p^2), en general, no mostraron una tendencia a través de ambientes para la mayoría de los rasgos (Figura 4.3). Sin embargo, para NGP, IC y ASI hubo una disminución en la σ_p^2 con el aumento de la calidad ambiental ($p<0,05$, datos no mostrados), que solo en el caso del ASI estuvo acompañada de respuestas

significativas (y positivas) de las heredabilidades al ambiente. Este resultado indica que la participación de ambas varianzas genéticas, aditiva y no aditiva, es importante en ambientes superiores para dicho rasgo (Figura 4.3). A su vez, los niveles de heredabilidad alcanzados en cada ambiente para ASI e IC superaron a los de RGP en la mayoría de los casos. La H^2 mostró respuestas positivas al ambiente para 7 de los 12 atributos analizados (BIO_{MF} , PG, Pr, ASI, TCE_{PC}/TCP_{PC} , NGE_1/TCE_{PC} y NGP/TCP_{PC}) (Figura 4.3). En cuanto a la h^2 , no se encontró respuesta a la calidad ambiental, excepto para el ASI, como fuera mencionado previamente. Dicho atributo fue el único que registró una respuesta positiva y significativa ($p < 0,05$) de ambas heredabilidades a la mejora del ambiente, junto con una mayor σ_p^2 en ambientes de menor calidad.

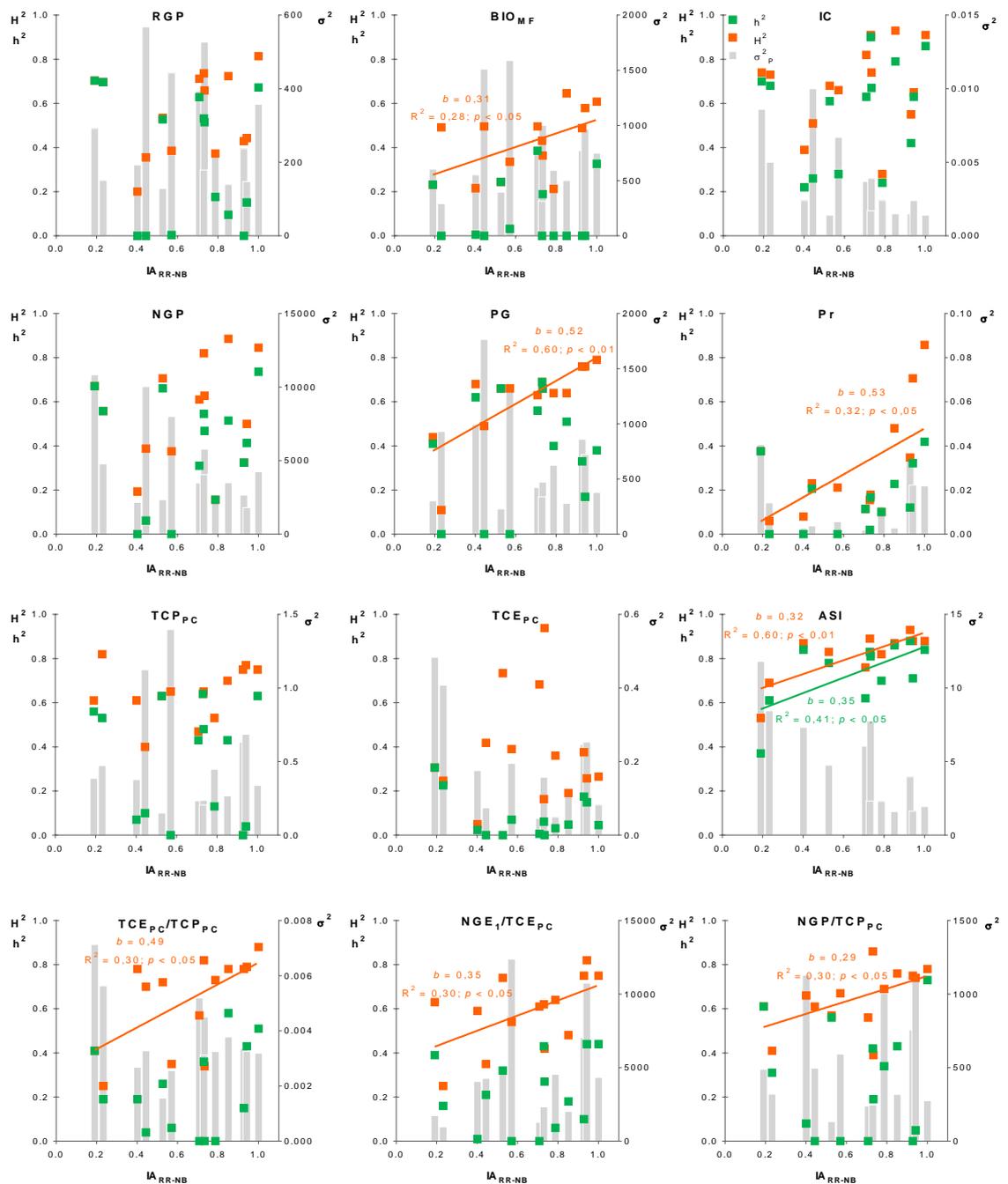


Figura 4.3. Heredabilidad en sentido estricto (h^2 , cuadrados verdes), amplio (H^2 , cuadrados naranjas) y varianza fenotípica (σ_p^2 , barras grises) en función del índice ambiental de rendimiento

relativo normalizado y balanceado (IA_{RR-NB}) para los 12 caracteres evaluados. ASI: intervalo anthesis-*silking*; BIO_{MF} : biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE_1 : número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC} : tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC} : tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

4.3.4 Comportamiento de los parámetros genéticos en ambientes contrastantes: potencial y con restricción de N o agua

Debido a la ausencia de patrones en la respuesta de las heredabilidades al gradiente de calidad ambiental, y para evaluar el impacto sobre las estimaciones mencionadas de los diferentes tipos de estrés que permitieron generar este gradiente (*i.e.*, déficit hídrico o de N), se seleccionaron 3 ambientes representativos de (i) una situación de rendimiento potencial, como aquel ambiente bajo riego y con aplicación de N en que se obtuvo el mayor RGP, dada por el ambiente PE1415RN200 ($RR-NB=1$; Figura 3.1), (ii) una situación limitada por N, en la que el cultivo bajo riego sin fertilizar exploró la mayor merma relativa de rendimiento respecto al potencial, dada por el ambiente PE0607RN0 ($RR-NB=0,41$; Figura 3.1) y (iii) una situación limitada por agua, en la que el cultivo fertilizado sin riego exploró la mayor merma relativa de rendimiento respecto al potencial, dada por el ambiente PE0809SN200 ($RR-NB=0,20$; Figura 3.1). En estos 3 ambientes contrastantes se analizó el comportamiento de las heredabilidades y del índice de Baker (Figura 4.4), así como también los cambios en las estimaciones de la ACG para cada una de las 6 líneas estudiadas (Figura 4.5).

En la mayoría de los atributos, los valores de h^2 y H^2 fueron más elevados en el ambiente potencial, algo menores en el ambiente con estrés hídrico, e intermedios a bajos o nulos en el ambiente con estrés por N (Figura 4.4). La mayoría de los caracteres mostró valores similares (*i.e.*, $<10\%$) de h^2 en el ambiente potencial y en el de menor rendimiento (*i.e.*, PE0809SN200, con limitación preponderante de agua): RGP, Pr, NGP, PG, BIO_{MF} , TCP_{PC} y NGE_1/TCE_{PC} . A su vez, la TCE_{PC} tuvo mayor h^2 en el ambiente de menor rendimiento, en el que todos los atributos registraron valores del índice de Baker mayores a 0,8. El ASI y el PG se caracterizaron por registrar los menores valores de H^2 y h^2 en el ambiente con estrés hídrico, junto con valores intermedios (PG) o altos (ASI) en el ambiente con restricción de N. Un valor elevado bajo estrés por N también se encontró para la H^2 de la partición de biomasa en el período crítico (*i.e.*, TCE_{PC}/TCP_{PC}). Además, el menor valor de h^2 del PG se encontró en el ambiente potencial. Este atributo registró, en promedio, el valor más elevado del índice de Baker, seguido por el ASI. A su vez, los valores del índice de Baker para la mayoría de los rasgos, excepto ASI, PG y TCE_{PC} , fueron mayores y con similar magnitud en los ambientes potencial y con déficit hídrico, indicativo de la preponderancia de los efectos aditivos en esos ambientes, y de una mayor relevancia de los efectos no aditivos bajo estrés nitrogenado. Esta última condición también se refleja en la predominancia de valores de h^2 cercanos a cero en el ambiente deficitario en N. Excepciones a esta tendencia, como fuera mencionado previamente, se hallaron para el PG y el ASI.

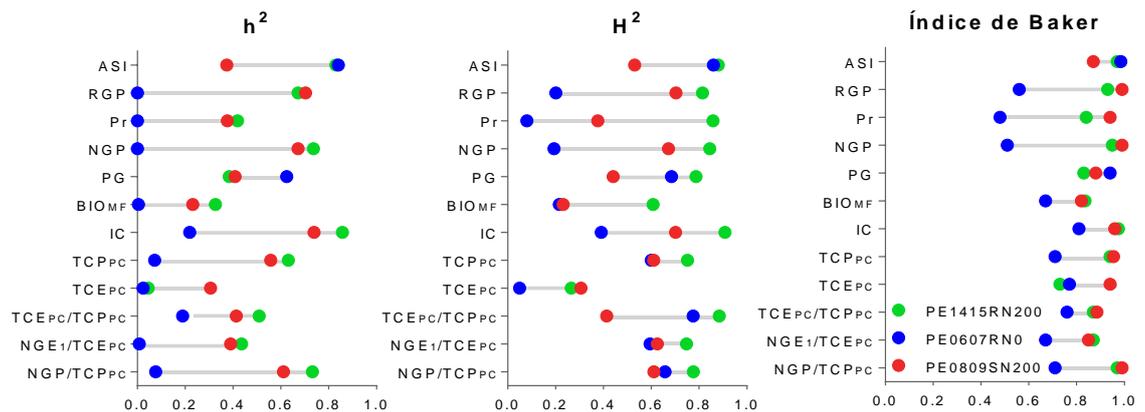


Figura 4.4. Cambios en la heredabilidad en sentido amplio (H^2) y estricto (h^2) y en el índice de Baker al pasar del ambiente potencial (PE1415RN200) a un ambiente con limitación preponderante de N (PE0607RN0) o de agua (PE0809SN200) en los atributos bajo estudio. ASI: intervalo antesis-*silking*; BIO_{MF} : biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE_1 : número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC} : tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC} : tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

En cuanto al desempeño de las líneas en particular, en la mayoría de los rasgos hubo cambios de ranking entre las de mayor y menor ACG en cada uno de los tres ambientes (Figura 4.5). Esto coincide con lo mencionado previamente respecto a la significancia de la interacción $ACG \times E$ para la mayoría de los caracteres (Apéndice 3). De todos modos, hubo líneas que mantuvieron su tendencia a incrementar o disminuir los niveles de ciertos rasgos en su progenie. Por ejemplo, B100 redujo el ASI y aumentó el RGP consistentemente a través de ambientes (*i.e.*, conserva el signo de la ACG independientemente del ambiente), así como ZN6 generó incrementos consistentes en el número de espigas por planta. En cuanto a lo observado en cada condición ambiental particular, solo en la situación de estrés hídrico severo se pudieron identificar genotipos con un claro comportamiento superior o inferior. En este sentido, la línea ZN6 generó reducciones en el ASI junto con los mayores aumentos en el resto de los atributos (excepto en PG, en que fue superada por B100 y tuvo valores similares a LP2). Por el contrario, LP611 fue la línea con peor desempeño en ese mismo ambiente, produciendo aumentos en el ASI y la mayor reducción en los atributos restantes. En el ambiente potencial la línea LP611 también estuvo entre las que mayores reducciones produjo en atributos como RGP, Pr, PG, BIO_{MF} , IC y TCP_{PC} , a la vez que generó el mayor incremento del ASI en su progenie. La línea LP2 en el ambiente potencial se destacó por su alta ACG para RGP, NGP, PG, BIO_{MF} , IC, y TCP_{PC} . Por el contrario, en el ambiente con déficit de N, LP2 fue uno de los genotipos de influencia más desfavorable, ya que provocó un aumento del ASI, junto con reducciones de RGP, PG, BIO_{MF} , TCP_{PC} y TCE_{PC} acompañadas de un desempeño favorable para las eficiencias reproductivas. La línea B100, tanto en el ambiente potencial como en el limitado por N, produjo reducciones en ASI y aumentos en RGP, IC, TCP_{PC} y TCE_{PC} . En cambio, la respuesta de B100 para NGP, NGE_1/TCE_{PC} y NGP/TCP_{PC} fue opuesta en estos dos ambientes. Tuvo valores elevados de ACG en el ambiente potencial, pero los menores valores de ACG en el ambiente con estrés por N.

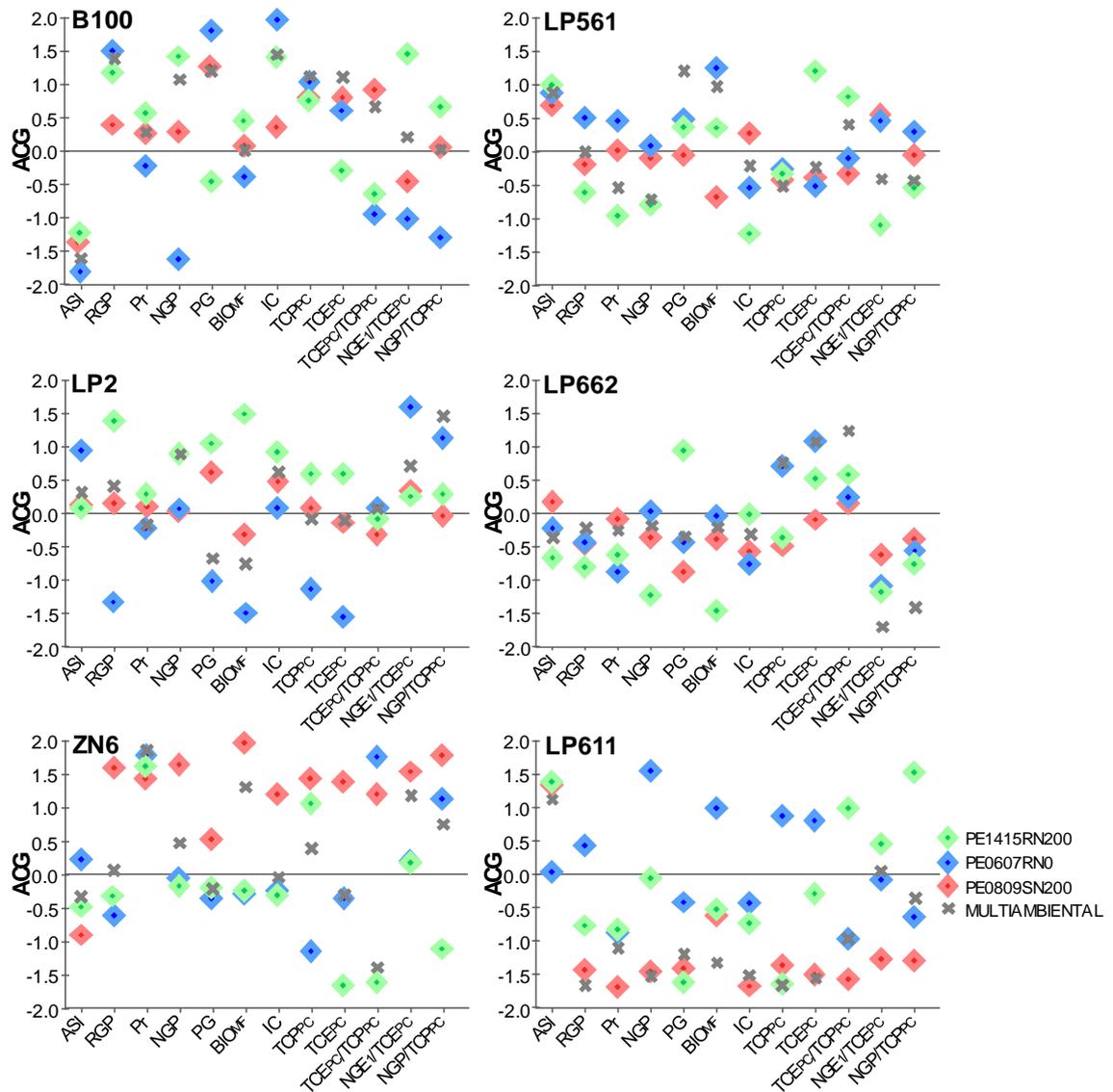


Figura 4.5. Efectos de la ACG estimados en 6 líneas para los 12 atributos estudiados cuando fueron evaluados en ambientes (i) potencial (rombo verde), (ii) con limitación preponderante de N (rombo azul), o (iii) con limitación preponderante de agua (rombo rojo). También se indica la ACG obtenida a través de los 14 ambientes de la Figura 4.1 (cruz gris). Los valores de ACG fueron estandarizados restándoles el valor medio y dividiendo por el desvío estándar. ASI: intervalo anthesis-*silking*; BIO_{MF}: biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE₁: número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC}: tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC}: tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

4.3.5 Asociaciones entre rasgos según ACG y ACE

Las relaciones entre rasgos de acuerdo con sus ACG y ACE se estudiaron mediante el análisis de componentes principales, para un ambiente potencial (PE1415RN200), un ambiente con limitación preponderante de N (PE0607RN0) o de agua (PE0809SN200). En el caso de la ACG, las componentes principales 1 y 2 explicaron el 51,3% y el 21,4% de la variación total, respectivamente, totalizando un 72,7% (Figura 4.6a). La CP1 estuvo explicada principalmente por las variaciones en RGP,

los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC} : tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC} : tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

4.4 DISCUSIÓN

En este capítulo se realizó un análisis genético que permitió caracterizar la naturaleza de la acción génica determinante del rendimiento en grano, sus componentes numéricos y los caracteres ecofisiológicos relacionados con la producción y partición de biomasa aérea a través de un amplio gradiente de condiciones ambientales. Las diferentes combinaciones de disponibilidad de agua, N, años y/o localidades permitieron explorar una amplia variación ambiental, que posibilitó estudiar con mayor solidez los efectos génicos preponderantes, como así también identificar genotipos con un comportamiento consistente a través de los ambientes (*i.e.*, líneas que en el 60% de los ambientes permanecieron entre las de mayor o menor ACG para los rasgos bajo estudio). Sin embargo, las interacciones $ACG \times E$ y $ACE \times E$ fueron significativas para la mayoría de los caracteres. Esto refleja los cambios de ranking a través de ambientes de las estimaciones de los efectos de ACG y ACE para cada genotipo en particular (datos no mostrados). También indica la conveniencia de utilizar diferentes líneas parentales para el desarrollo de híbridos que se destinen a diferentes condiciones de crecimiento (Makumbi *et al.*, 2011). En este sentido, es importante destacar que el análisis de este capítulo se enfocó en (i) identificar aquellos atributos para los cuales existe cierta consistencia en las estimaciones de la ACG, (ii) establecer la existencia de patrones de respuesta al ambiente para la heredabilidad de los atributos, y (iii) explorar si las respuestas encontradas responden a un comportamiento particular asociado a un estrés preponderante (*i.e.*, por N o agua).

4.4.1 Respuesta a través de ambientes: Efectos génicos preponderantes

En cuanto al primer enfoque, en la mayoría de los ambientes la mayor ACG para RGP la registró la línea B100, de origen dentado americano, mientras que la línea de menor ACG fue LP611, un material de origen flint argentino. La línea LP2, de textura semi-dentada, se ubicó también entre las líneas de mayor ACG. Esta relación entre el tipo de grano y la ACG para RGP estaría relacionada al mayor potencial de rendimiento que poseen los materiales dentados. Resultados similares fueron encontrados en un análisis dialéctico en el que se evaluaron líneas de maíz blanco de textura flint originarias del noroeste de España y líneas dentadas americanas (Malvar *et al.*, 2008). En una comparación reciente de híbridos comerciales actuales de tipo flint y dentados de Argentina, los primeros alcanzaron un 80% del rendimiento registrado por los segundos (Tamagno *et al.*, 2015). Ese menor rendimiento estuvo asociado a menor NGP, PG y TCP_{PC} . En la presente tesis, las líneas de origen flint tuvieron en general menor ACG para el NGP, pero no hubo una tendencia clara hacia menores niveles de ACG para PG y TCP_{PC} .

Respecto a los rasgos secundarios, las líneas de mayor y menor ACG para RGP fueron, en general, las de mayor y menor ACG para rasgos en los que predominaron los efectos genéticos aditivos, como ASI, NGP, IC y TCE_{PC} . En los híbridos, pudieron detectarse atributos para los que buena parte de las estimaciones de la ACE fueron significativas (*i.e.*, >67%), a pesar de la preponderancia que tuvo la componente ambiental (Figura 4.2 y Apéndice 3). Estos fueron TCP_{PC} , NGE_1/TCE_{PC} y NGP/TCP_{PC} , rasgos que se caracterizaron por bajos valores de h^2 , pero moderados a altos de H^2 indicativos de la importancia que los efectos genéticos no aditivos poseen en su

determinación. Estos resultados representan un avance sustancial en un tema para el cual prácticamente se carece de referencias equivalentes con las cuales establecer comparaciones. La mayoría de los estudios que atiende la ACG y ACE de rasgos secundarios lo hace para aquellos de fácil medición (*e.g.*, vigor inicial, fenología, PG) o simplemente descriptivos del individuo (*e.g.*, altura de planta, número de hojas) pero no de los procesos conducentes a la determinación del rendimiento (Revilla *et al.*, 1999). En los que se incorpora ambientes variados, generalmente sólo se atiende la aptitud combinatoria para el rendimiento en grano (Betrán *et al.*, 2003a). El único trabajo que contempla rasgos fisiológicos determinantes del rendimiento no incluye ambientes variados y no detecta efectos genéticos significativos para los rasgos de interés, probablemente por una elección de parentales inadecuada y/o híbridos evaluados de cantidad insuficiente (Lee *et al.*, 2005).

4.4.2 Respuesta a través de ambientes: heredabilidad

El amplio rango de calidades ambientales y niveles de estrés explorados, con rendimientos promedio para los híbridos comprendidos entre 2100 y 9870 kg ha⁻¹, permitieron evaluar el nivel de precisión (*i.e.*, heredabilidad) con que pueden caracterizarse los genotipos en cuanto a RGP y rasgos secundarios potencialmente incorporables a un índice de selección, como ya fuera hecho para tolerancia al estrés hídrico en maíces tropicales del CIMMYT. Para dichos maíces se empleó un índice de selección que combinaba el rendimiento alcanzado en todos los regímenes hídricos con menores niveles de ASI, esterilidad y senescencia foliar bajo condiciones de estrés, y menor tamaño de panoja y hojas más erectas en condiciones de buena disponibilidad hídrica (Edmeades *et al.*, 1999). En coincidencia con los trabajos de ese grupo de investigación, en la presente tesis se confirmó que (i) el ASI es el atributo secundario más destacado en cuanto a sus valores de heredabilidad aún bajo estrés (Bolaños y Edmeades, 1996, Betrán *et al.*, 2003b), superando a la heredabilidad del RGP en todos los ambientes explorados, y (ii) la heredabilidad en sentido amplio tuvo una tendencia a aumentar con la mejora de la calidad ambiental para RGP y PG (Bolaños y Edmeades, 1996). Sin embargo, hubo una disminución en la heredabilidad de la prolificidad y del ASI a medida que empeoraron las condiciones ambientales, contrariamente a la tendencia a mayor o similar heredabilidad reportadas para prolificidad o ASI, respectivamente, en ambientes bajo estrés (Bolaños y Edmeades, 1996). Es posible que las diferencias se deban al diferente nivel de variabilidad presente en el germoplasma evaluado y a las condiciones ambientales exploradas. Por un lado, el rango absoluto de RGP explorado en el trabajo de CIMMYT es mucho menor (350 a 3500 kg ha⁻¹) y sesgado a niveles muy bajos, reflejando un menor potencial de rendimiento de los genotipos y/o del ambiente. Del mismo modo, en esta tesis el rango explorado (*i.e.*, valores promedio para cada ensayo) para ASI fue de 0,8 a 7,5 días y para prolificidad de 0,8 a 1,1 espigas planta⁻¹, mientras que Bolaños y Edmeades (1996) exploraron valores de 0 a 19 días para ASI y de 0,2 a 1,2 espigas por planta para prolificidad, lo cual también constituye una evidencia de la calidad de ambientes evaluados en cada estudio.

En cuanto a los niveles de heredabilidad, tanto el ASI como el IC tuvieron valores de H² mayores a los del RGP a través de todos los ambientes (Figura 4.3). A su vez, para el ASI, la prolificidad, el NGP y el IC fueron preponderantes los efectos génicos de naturaleza aditiva, reflejados en valores elevados del índice de Baker y de h², que superaron a los alcanzados por el RGP (Cuadro 4.3). Numerosos trabajos reportan valores elevados de heredabilidad que usualmente superan a los del RGP, tanto para el IC (Hay, 1995) como para el ASI, habiéndose identificado QTLs asociados a este último rasgo

(Ribaut *et al.*, 1996, Welcker *et al.*, 2007, Araus *et al.*, 2012, Zhao *et al.*, 2018). En el caso de la BIO_{MF} y la partición durante el período crítico (TCE_{PC}/TCP_{PC}) su determinación estuvo principalmente asociada a la acción génica no aditiva, con valores nulos de h^2 y moderados de H^2 (0,75 y 0,56, respectivamente), algo no reportado hasta el presente.

4.4.3 Respuesta a condiciones ambientales específicas: potencial, estrés hídrico o deficiencia de N

Dado que las interacciones $ACG \times E$ y $ACE \times E$ fueron significativas para la mayoría de los caracteres, fue también importante evaluar las respuestas a estreses en particular (*i.e.*, por N o agua) de modo de mejorar la comprensión de las interacciones con el ambiente. Los valores de h^2 fueron mayores en el ambiente potencial, levemente menores bajo preponderancia de déficit hídrico, y notablemente inferiores en el ambiente con preponderancia de déficit de N, habiendo incluso hallado en este último caso valores de h^2 nulos para varios atributos. Esto indicaría que tanto bajo estrés hídrico como en condición potencial tuvieron mayor importancia los efectos de naturaleza aditiva, con valores del índice de Baker mayores a 0,73 (Figura 4.4). En cambio, bajo estrés por N se alcanzaron los menores valores del índice, indicativo de la mayor relevancia que tuvieron en ese ambiente los efectos genéticos no aditivos. En coincidencia con Bänziger *et al.* (1997), pero abarcando un mayor número de rasgos secundarios, se pudo establecer que los menores niveles de heredabilidad hallados en el ambiente con déficit de N se debieron más a una disminución en la varianza genética que a un considerable mayor nivel de error respecto al ambiente potencial (datos no mostrados). A su vez, bajo déficit hídrico hubo una tendencia consistente a mayores niveles de error, que no redundaron en una caída en los niveles de h^2 .

Numerosos trabajos muestran la importancia de los efectos aditivos en la determinación del RGP (Welcker, *et al.*, 2005; Jumbo y Carena, 2008; Malvar *et al.*, 2008), así como otros destacan la importancia de los efectos no aditivos (San Vicente *et al.*, 1998, Srdić, *et al.*, 2007, Badu-Apraku *et al.*, 2016) o de ambos dependiendo del nivel de estrés (Betrán *et al.*, 2003a; Makumbi *et al.*, 2011, Annor, *et al.*, 2019). Una tendencia similar a la encontrada para el rendimiento en grano fue hallada en genotipos tropicales, en los que los efectos aditivos predominaron en condiciones óptimas de crecimiento y bajo estrés hídrico, mientras que los efectos no aditivos prevalecieron bajo estrés por N (Betrán *et al.*, 2003a; Makumbi *et al.*, 2011). Annor *et al.* (2019), en cambio, encontraron predominancia de efectos genéticos aditivos en la determinación del RGP de maíces precoces solo en condiciones óptimas de crecimiento, mientras que los no aditivos tuvieron lugar en ambas condiciones de estrés (*i.e.*, hídrico o de N).

La predominancia de los efectos aditivos junto con niveles superiores de h^2 en los ambientes potencial y bajo estrés hídrico, y de los no aditivos bajo limitación por N se mantuvo para la mayoría de los caracteres secundarios evaluados, y puede observarse claramente en la escasa dispersión que mostraron los genotipos respecto a los valores de ACG para el ambiente con restricción de N (Figura 4.6a) y la gran dispersión de los genotipos al evaluar valores de ACE en ese mismo ambiente (Figura 4.6b). La evaluación temprana será más eficiente en aquellas situaciones en que los efectos de la ACG predominen sobre los de la ACE, haciendo en esos casos más probable generar híbridos promisorios a partir del cruzamiento de líneas con buena ACG. En cambio, será necesario tener en cuenta la importancia de los efectos de la ACE en la determinación del RGP al realizar evaluaciones en condiciones de baja disponibilidad de N. Aquí toman mayor relevancia aún caracteres secundarios con una fuerte componente aditiva en su

determinación, como el ASI, en el que los niveles de h^2 fueron altos, con valores que superaron a la h^2 del RGP tanto en el ambiente potencial como bajo estrés por N. En el caso particular de estos dos rasgos, sus ACG y ACE estuvieron asociadas negativamente con aumentos en el RGP asociados a disminuciones en el ASI (Figura 4.6), como es deseable. Estas tendencias destacan la importancia para el proceso de selección de la complementariedad que pueden ofrecer rasgos secundarios de fácil medición y fuerte asociación con el RGP.

En cuanto al comportamiento de los genotipos en particular, es notable el cambio de *ranking* observado en la línea ZN6, que en general posee un desempeño intermedio, pero en la condición de déficit hídrico alcanza los mayores valores de ACG para la mayoría de los atributos manteniendo un ASI bajo. Esto sugiere la existencia de efectos génicos de naturaleza preponderantemente aditiva que implican un beneficio particular bajo estrés hídrico. En un programa de mejoramiento cuyo objetivo sea generar materiales elite con tolerancia a estrés hídrico, debieran combinarse las evaluaciones que se suelen realizar en las condiciones ambientales a las que usualmente se expondrá el cultivo con evaluaciones en ambientes que aseguren la ocurrencia del estrés, tal como es sugerido para mejorar la tolerancia a estrés hídrico (Carena *et al.*, 2009) y a la combinación de estreses hídrico y por N (Bänziger *et al.*, 2012).

Por último, es necesario mencionar que, a pesar de que el número de líneas evaluadas puede considerarse insuficiente para representar la población de referencia (*i.e.*, el Programa de Mejoramiento de Maíz de INTA Pergamino), las mismas fueron elegidas a partir de la evaluación previa de un número mayor (D'Andrea *et al.*, 2006, 2008) que puede considerarse representativo de gran parte de la variabilidad disponible en cuanto a los rasgos ecofisiológicos que determinan el rendimiento y que son el foco del presente trabajo. Aun así, la interpretación de las varianzas y heredabilidades debe realizarse teniendo en cuenta este contexto y, consecuentemente, el valor indicativo de los efectos genéticos asociados (Mariotti y Collavino, 2014).

CONCLUSIÓN

El mejoramiento genético basado en evaluaciones multiambientales junto a un adecuado manejo del cultivo han sido exitosos en aumentar el rendimiento en ambientes de buena disponibilidad de recursos o con niveles moderados de estrés. Sin embargo, la inclusión de evaluaciones en las que puedan manipularse tanto el momento de ocurrencia como la intensidad del estrés podría aumentar la eficiencia de selección, disminuyendo el costo de las evaluaciones multilocalidad. Es aquí donde toman relevancia rasgos secundarios que tengan una alta correlación con el rendimiento junto con alta heredabilidad en condiciones ambientales en las que la heredabilidad del rendimiento pueda verse disminuida, como ocurrió bajo estrés por N. No obstante, la divergencia con algunos trabajos previos y el número acotado de líneas del presente estudio alertan sobre un uso prudencial de los resultados.

Conocer las bases genéticas que determinan los caracteres es importante para establecer la estrategia de selección. Aquellos atributos que posean una fuerte componente aditiva podrían emplearse exitosamente en un índice de selección aplicable en programas de selección recurrente, con el objetivo de aumentar la frecuencia de alelos de genes con efectos aditivos. Dada la respuesta diferencial encontrada a estrés hídrico y a estrés por N, sería recomendable contar con programas de mejoramiento que consideren cada uno de estos estreses.

Finalmente, la hipótesis de trabajo no se rechaza. Los resultados hallados en el presente capítulo muestran que las condiciones ambientales pueden determinar cambios

en las estimaciones de las ACG y ACE para los diferentes genotipos y rasgos, pero a su vez se pueden establecer relaciones positivas entre las ACGs y ACEs del RGP y las particiones reproductivas (TCE_{PC}/TCP_{PC} e IC). Mientras que las asociaciones del RGP con las eficiencias reproductivas fueron también positivas, pero de menor magnitud.

CAPÍTULO 5

**Captura, partición y eficiencia en el uso de recursos:
diferencias entre grupos genotípicos**

5.1 INTRODUCCIÓN

El rendimiento en los cultivos de grano resulta de la integración de numerosos procesos ecofisiológicos que tienen lugar a lo largo del ciclo del cultivo. La expresión de estos procesos depende tanto del genotipo en particular, como de las condiciones ambientales y de la interacción entre ambos. En híbridos modernos comerciales de maíz de Argentina, los aumentos en el rendimiento se han debido principalmente a un aumento en la eficiencia de uso de los recursos, independientemente de la condición de crecimiento (Curin *et al.*, 2020), a diferencia de lo sugerido por otros trabajos que también propusieron mejoras en la eficiencia de captura y principalmente bajo condiciones de estrés (Tollenaar y Wu, 1999). El rendimiento en grano puede interpretarse como una integración a través del ciclo del cultivo del producto entre la cantidad de recursos disponibles (oferta ambiental), la capacidad de las plantas para tomarlos (eficiencia de captura) y utilizarlos en producir biomasa (eficiencia de uso) más su capacidad de asignar una parte importante de ellos (*i.e.*, partición) a los órganos de cosecha (Passioura, 1977; Muchow *et al.*, 1990).

La captura de recursos implica la intercepción de radiación por el canopeo y la absorción de agua y nutrientes por las raíces. La primera puede mejorarse buscando alcanzar el índice de área foliar crítico (*i.e.*, aquel que permite una intercepción del 95%) al inicio del período crítico y sosteniendo su nivel durante la mayor parte de la etapa postfloración. Estos objetivos se logran mediante una generación rápida y temprana del área foliar más un retraso en la senescencia (Tollenaar y Wu, 1999). La segunda puede incrementarse a través de una mejora en la exploración del perfil del suelo (*e.g.*, mayor profundidad de raíces y/o alcanzar la densidad crítica de raíces en más estratos) que permita sostener la provisión de agua y nutrientes durante el ciclo y con ello la provisión de asimilados, principalmente luego de floración (Mackay y Barber, 1986; Blum, 2009; Sinclair, 2018).

Respecto al uso de recursos, existe una estrecha relación entre el intercambio de agua y carbono que ocurre a nivel estomático. En ausencia de otras limitantes, ella implica una relación lineal entre la producción de biomasa y la transpiración del cultivo (de Wit, 1958; Passioura, 1977). La pendiente de esta relación varía entre especies, pero su valor es relativamente estable dentro de una especie entre aquellas que ya han sido mejoradas (Sinclair, 2012), particularmente cuando crecen bajo las mismas condiciones de demanda y oferta hídrica. En este sentido, en híbridos de maíz liberados en Argentina entre los años 1980 y 2012 no se encontró un efecto indirecto de la selección por rendimiento en grano que produjera un aumento en la transpiración del cultivo pero sí en la producción de biomasa (Curin *et al.*, 2020). Esta tendencia se tradujo en una mejora de la eficiencia en el uso del agua (EUA) del modo propuesto por algunos autores (Blum, 2009; Sinclair 2018), quienes sostenían que el mejoramiento debía orientarse a un uso más efectivo (mejora del crecimiento por unidad de agua consumida) antes que solo eficiente del recurso (*e.g.*, menor consumo hídrico sin aumento del crecimiento). Este uso más efectivo podría alcanzarse a través de (i) una mayor proporción del agua consumida en el período postfloración, que permita sostener la producción de biomasa y la generación de rendimiento (Passioura, 2002), o (ii) una mayor exploración del perfil de suelo, que mejore el acceso y por ende el agua disponible para los cultivos (Palta *et al.*, 2011). Estas propuestas han sido ampliamente exploradas para cultivos como trigo en el ambiente mediterráneo de Australia (*op. cit.*) pero no para maíz, probablemente porque en los principales países productores el cultivo suele ocupar los mejores ambientes agrícolas (Otegui *et al.*, 2021). En estudios realizados con modelos de simulación para las condiciones de EEUU se ha demostrado que el mejoramiento del cultivo de maíz habría generado cambios en el sistema radical que aumentaron la captura de agua (Hammer *et al.*, 2009). Analizando idiotipos alternativos, un estudio local propuso que un sistema

radical más profundo puede generar aumentos del orden del 5 al 12% del rendimiento en grano para los ambientes templados de Pilar (Córdoba) y Pergamino (Buenos Aires), respectivamente (Carretero *et al.*, 2014). Estas modificaciones del sistema radical supondrían un mayor beneficio bajo condiciones de déficit hídrico.

Entonces, desde el punto de vista del mejoramiento genético, un idiotipo deseable sería aquel que logre una mayor captura de los recursos disponibles y que sea más efectivo en su uso para la producción de granos. Esta mayor eficacia podría alcanzarse optimizando la proporción de esos recursos que son capturados en postfloración (que es cuando ocurre el llenado efectivo de los granos) y entendiendo por optimizar a alcanzar la relación de consumo pre/postfloración que maximiza el rendimiento en grano (Passioura, 2002). Además, la biomasa alojada en los granos de maíz proviene principalmente de carbono que es fijado durante el período de llenado (Below *et al.*, 1981; Cliquet, *et al.*, 1990, Borrás *et al.*, 2004). Por lo tanto, prolongar la duración del período postfloración podría permitir un aumento en la disponibilidad de asimilados a ser asignados en esos órganos (Lee y Tollenaar, 2007). Para ello, sería necesario que el período vegetativo se vea reducido por un adelanto en la fecha de floración, de modo de no modificar la longitud total del ciclo. Esto podría tener algún impacto negativo sobre el área foliar, dado que implicaría un menor número total de hojas, pero en la actualidad los híbridos comerciales han alcanzado hacia floración un 95% de intercepción de la radiación incidente en muchas situaciones de cultivo (Tollenaar y Wu, 1999). A su vez, el menor consumo de agua en el período vegetativo permitiría que el cultivo tenga un mejor estado hídrico al llegar al período crítico para la determinación del rendimiento en maíz (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui *et al.*, 1995), siempre que esta estrategia no condicione el desarrollo del sistema radical, tanto en densidad como en profundización.

En la actualidad, son escasos los trabajos que han evaluado rasgos relacionados con la densidad y funcionalidad del sistema radical en condiciones de cultivo para el perfil completo de suelo, y su relación con la captura de recursos y la generación del rendimiento. La mayoría de la información disponible en el cultivo de maíz se limita a trabajos realizados (i) con modelos de simulación (Hammer *et al.*, 2009; Carretero *et al.*, 2014), (ii) en condiciones controladas (Chun, *et al.*, 2005; Van Oosterom, *et al.*, 2016, Salungyu *et al.*, 2020), y en ocasiones limitados al estudio de rasgos morfológicos como la presencia de aerénquima, número, ramificaciones y ángulo de raíces nodales y adventicias (Zhu *et al.*, 2010; Trachsel *et al.*, 2011; Chimungu *et al.*, 2015, Zhang *et al.*, 2018; Salungyu *et al.*, 2020), (iii) empleando diferentes metodologías no invasivas como tomografía, resonancia magnética, inducción electromagnética y georradars con limitaciones asociadas a la falta de contraste entre la porosidad del suelo y la raíz (Gregory *et al.*, 2013), la heterogeneidad del suelo y el contenido de humedad y materia orgánica (Mooney *et al.*, 2012), dificultades para cuantificar raíces finas o profundas (Wasson *et al.*, 2020) o empleando dispositivos especialmente contruidos para estos estudios pero con un sustrato que no consiste en un perfil de suelo real (Van Dusschoten, *et al.*, 2016; Thorup-Kristensen, *et al.*, 2020), y/o (iv) a una profundidad limitada del perfil (Trachsel *et al.*, 2013; Hirte, *et al.*, 2018). Menos aún conocemos el nivel de heterosis que presentan estos rasgos y los efectos que la depresión por endocria puede tener sobre ellos. El objetivo del presente capítulo es evaluar la productividad de biomasa aérea, el rendimiento en grano, la captura de recursos a lo largo del ciclo del cultivo (agua y radiación), las eficiencias de uso de estos recursos y los perfiles de extracción de agua y distribución del sistema radical en condiciones de campo. Para ello se utilizará un experimento dialélico, con el fin de establecer diferencias entre líneas endocriadas e híbridos derivados. Dadas las dificultades asociadas al estudio de raíces a campo, el trabajo se limitó a solo dos ciclos agrícolas y por ello no formó parte de los análisis

multiambientales previos. Las hipótesis que se pondrán a prueba son: (i) líneas e híbridos difieren en su capacidad de capturar recursos (*i.e.*, radiación y agua), en la eficiencia con que los utilizan y, por lo tanto, en la acumulación de biomasa a través del ciclo de cultivo y, (ii) la expresión de la heterosis es significativa para atributos relacionados con el sistema radical (profundidad de exploración de raíces, longitud radical), de la misma manera que lo observado para otros caracteres ecofisiológicos (biomasa aérea e índice de cosecha) y los determinantes numéricos del rendimiento (número y peso de los granos).

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

El diseño experimental general fue detallado en el Capítulo 2. En el presente se muestran resultados obtenidos en los experimentos realizados en las campañas 2013/14 (PE1314IRN200) y 2014/15 (PE1415IRN200) (Cuadro 2.2) para el conjunto de las 6 líneas endocriadas y 15 de los 30 híbridos derivados. La exclusión del análisis de los cruzamientos recíprocos se debió a la imposibilidad de realizar las determinaciones referidas a la captura de agua y muestreos de raíces en un número tan elevado de genotipos, decisión respaldada en evidencias previas que indicaban la ausencia de efectos recíprocos significativos para el germoplasma y los diversos rasgos evaluados (D'Andrea *et al.*, 2009), como también fuera documentado en el Capítulo 4 de esta tesis.

5.2.1 Mediciones a campo, cálculos y modelos asociados

En cada parcela se determinaron la fenología foliar, las fechas de floración masculina y femenina, la biomasa aérea por planta (a los *ca.* 15 días pre-*silking*-V₁₄⁻, *silking*, *silking*+15 días-R₂⁻ y madurez fisiológica) y el rendimiento en grano por planta (RGP) de acuerdo con lo descrito en el Capítulo 2. A continuación, se detallan mediciones realizadas para cumplir con los objetivos específicos del presente capítulo, y los cálculos asociados a las mismas.

Radiación interceptada por el canopeo

Los valores de radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente diaria se obtuvieron a partir de los datos meteorológicos de radiación solar global incidente diaria y utilizando un coeficiente de 0,45 (Monteith, 1965). La fracción de la RFA interceptada por el canopeo (*fRFA_i*) se obtuvo a partir de mediciones instantáneas, realizadas cada 15 días alrededor del mediodía en días diáfanos y utilizando un sensor lineal de 1 m (Cavadevices, CABA, Argentina). El sensor se ubicó en diagonal, centrado en el surco central de la parcela, y en cada parcela se realizaron (i) 1 medición sobre el canopeo (RFA_{SC}) y (ii) 3 mediciones por debajo de las hojas verdes y por encima de las hojas senescidas (RFA_{BC}), las cuales se promediaron. Los valores de *fRFA_i* en cada fecha de medición se obtuvieron a partir de la Ecuación 5.1:

$$fRFA_i = 1 - \frac{RFA_{BC}}{RFA_{SC}} \quad [5.1]$$

La *fRFA_i* diaria se obtuvo a partir del ajuste de un modelo no lineal (Ecuación 5.2) a la evolución de la *fRFA_i* en función de los días desde la siembra, empleando el programa GraphPad Prism versión 6.01 (GraphPad Software, San Diego, California USA, www.graphpad.com).

$$y = a \times e^{\{-0,5 [\log(x/b)/c]^2\}} \quad [5.2]$$

La RFA interceptada (RFA_i) por el canopeo en cada día se obtuvo como el producto entre los valores diarios de RFA y la fRFA_i diaria estimada. La suma de valores diarios de RFA_i permitió calcular la RFA_i acumulada (RFA_{ia}) durante los períodos indicados en el Cuadro 5.1.

Cuadro 5.1. Descripción de variables exclusivas del Capítulo 5.

Variable y unidades	Período			
	S-V14	V14-R2	R2-MF	S-MF
Radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (MJ m ⁻²)	RFA _{ia-PRE}	RFA _{ia-PC}	RFA _{ia-LL}	RFA _{ia-MF}
Evapotranspiración del cultivo (mm)	ET _{C-PRE}	ET _{C-PC}	ET _{C-LL}	ET _{C-MF}
Biomasa aérea por planta (g planta ⁻¹)	BIO _{PRE}	BIO _{PC}	BIO _{LL}	BIO _{MF}
Eficiencia en el uso de la radiación (g MJ ⁻¹)	EUR _{BIO-PRE}	EUR _{BIO-PC}	EUR _{BIO-LL}	EUR _{BIO-MF}
Eficiencia en el uso del agua (kg ha ⁻¹ mm ⁻¹)	EUA _{BIO-ETC-PRE}	EUA _{BIO-ETC-PC}	EUA _{BIO-ETC-LL}	EUA _{BIO-ETC-MF}
Eficiencia en el uso de la radiación para producir grano (g MJ ⁻¹)	--	--	--	EUR _{RG-MF}
Eficiencia en el uso del agua para producir grano (kg ha ⁻¹ mm ⁻¹)	--	--	--	EUA _{RG-ETC-MF}

LL: llenado efectivo del grano; MF: madurez fisiológica; PC: período crítico; S: siembra

Humedad del suelo

Se realizaron mediciones hasta una profundidad de suelo de 180 cm. Los momentos elegidos fueron (i) a la siembra, a partir de muestreo con barreno y a través del método de humedad gravimétrica (%HG; Ecuación 5.1), y (ii) en V₆, V₁₄ (prefloración), R₁, R₂ y R₆. En (ii) para el estrato de 0-30 cm se estimó a través de %HG, y para los estratos restantes por medio de una sonda de neutrones Troxler 4300 (Troxler Electronic Laboratories, Inc., USA) a intervalos de 30 cm hasta llegar a los 180 cm de profundidad.

$$\%HG = \frac{(\text{peso suelo húmedo} - \text{peso suelo seco})}{\text{peso suelo seco}} \times 100 \quad [5.3]$$

Para el cálculo de la %HG el peso de suelo húmedo indica el peso obtenido inmediatamente luego de realizado el muestreo, y peso de suelo seco indica el peso obtenido para esa misma muestra luego de 72 hs de secado a 105 °C.

Las lecturas de humedad obtenidas con la sonda fueron transformadas a %HG a partir de dos modelos ajustados ($R^2 > 0,72$, $p < 0,001$) para el tipo de suelo en que se realizaron los experimentos y diferentes según el estrato de suelo. Para las mediciones realizadas dentro del estrato de 30 a 90 cm se empleó la Ecuación 5.4 y para el estrato de 90 a 180 cm se empleó la Ecuación 5.5.

$$\%HG = \frac{\text{lectura} - 87,05}{23,98} \quad [5.4]$$

$$\%HG = \frac{\text{lectura} - 53,62}{19,55} \quad [5.5]$$

A partir de la multiplicación de los valores de %HG por los de densidad aparente de cada estrato en particular se obtuvieron los valores de humedad volumétrica, que multiplicada por la profundidad del estrato (300 mm) permitió expresar la humedad del suelo en valores de lámina de agua (en mm).

Evapotranspiración del cultivo (ET_C)

Para cada uno de los intervalos de tiempo entre las mediciones de humedad se estimó la ET_C mediante el método del balance (Ecuación 5.6), a partir de los datos de precipitaciones efectivas acumuladas en cada período (Ppt, en mm), riegos aplicados (R, mm) y diferencia entre la lámina al inicio (L_I) y al final (L_F) de cada período. Las pérdidas por drenaje profundo fuera de la zona de alcance de las raíces se asumieron como despreciables.

$$ET_C = L_I - L_F + Ppt + R \quad [5.6]$$

La ET_C diaria se estimó ajustando el modelo detallado en la Ecuación 5.2 a los valores de ET_C acumulados a lo largo del ciclo y obtenidos para los momentos en que se determinó la humedad del suelo en función de los días desde la siembra. A partir de este modelo se pudieron integrar los valores de ET_C acumulada para los períodos de interés (Cuadro 5.1.)

Longitud y densidad del sistema radical

En la campaña 2013/14 se realizaron muestreos a los *ca.* 15 días pre-*silking* (V₁₄) y en R₂, mediante la extracción de cilindros poco perturbados de 5 cm de diámetro hasta los 2 metros de profundidad, con un calador montado sobre un tractor. Los cilindros se extrajeron a aproximadamente 17,5 cm de distancia de la hilera de siembra, es decir en una distancia media entre el centro del entresurco y el surco. Las muestras se fraccionaron en estratos de 20 cm de profundidad hasta los 2 metros y se almacenaron en freezer a -20 °C hasta su lavado, que se realizó empleando un tamiz con una malla de 149 micrones de abertura, para minimizar la pérdida de material. Una vez lavadas, las muestras se almacenaron en alcohol 70°, para luego ser escaneadas en un equipo Epson Perfection V700. Al momento del escaneo las muestras de raíces se dispersaron en agua dentro de una bandeja de acrílico transparente de igual tamaño que la superficie de digitalización, evitando la superposición de fragmentos de raíz. Las imágenes adquiridas con el escáner se analizaron con el software WinRHIZO (Regent Instruments Inc., Ottawa, ON Canadá), que permitió obtener valores de longitud radical (LR) según el método de intersección de línea propuesto por Tennant (1975). A partir de los valores de longitud radical y considerando el volumen de suelo del que provino la muestra (*i.e.*, un cilindro de 5 cm de diámetro y 20 cm de alto) se obtuvo el valor de densidad de raíces (cm cm⁻³) a partir del cociente entre LR y dicho volumen.

Biomasa aérea por planta

A partir de los valores de biomasa total aérea estimados a través de los modelos alométricos descritos en el Capítulo 2, y ajustando el modelo detallado en la Ecuación 5.2 a los valores de biomasa en función de los días desde la siembra, se obtuvieron los valores de biomasa total aérea diaria a lo largo del ciclo. A partir de estos valores predichos para cada día, se pudieron integrar los valores de biomasa acumulada para los períodos indicados en el Cuadro 5.1.

Eficiencias en el uso de los recursos

Se estimó la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) para producir biomasa como el cociente entre la biomasa total aérea y la RFA_i acumuladas durante cada período (Cuadro 5.1.). A su vez, se estimó la EUR para producción de rendimiento en grano (EUR_{RG-MF}) como el cociente entre el RG y la RFA_{ia} durante el ciclo del cultivo. Para los mismos períodos se estimaron las eficiencias en el uso del agua (EUA) como el cociente entre la biomasa y la ET_C acumuladas en cada momento de interés (Cuadro 5.1.). La EUA para producir rendimiento en granos (EUA_{RG-ETC-MF}) se estimó como el cociente entre el RG y la ET_C acumulada desde la siembra hasta madurez fisiológica. A partir de los modelos de paso diario para la producción de biomasa aérea y el agua evapotranspirada se computaron los valores de eficiencia en el uso del agua diarios, y a partir de ellos se obtuvo el valor de EUA máxima para la producción de biomasa (EUA_{MAX}).

Heterosis:

La heterosis de cada variable se expresó en términos porcentuales (H%) como en la Ecuación 3.3.

5.2.2 Análisis estadístico

Los atributos fueron analizados mediante análisis de la varianza, ajustando modelos lineales mixtos con el método de máxima verosimilitud restringida (REML) utilizando el paquete *nlme* versión 3.1-131.1 (Pinheiro *et al.*, 2018) en R 3.6.0 (R Core Team, 2019).

Para evaluar los efectos del grupo genotípico, del ambiente y de la interacción entre ambos se realizó un ANOVA combinado a través de las dos campañas. El modelo ajustado fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + \gamma_j + (\beta/\gamma)_{jk} + \alpha_i + (\alpha\gamma)_{ij} + (\delta/\alpha)_{il} + \varepsilon_{ijkl} \quad [5.7]$$

donde Y_{ijkl} es el valor del l -ésimo genotipo anidado en el i -ésimo grupo genotípico (GG; línea o híbrido), en el k -ésimo bloque anidado en el j -ésimo ambiente; μ es la media general; γ_j es el efecto fijo del ambiente j , siendo $j= 1, 2$; $(\beta/\gamma)_{jk}$ es el efecto aleatorio del bloque k anidado en el ambiente j , siendo $k= 1, 2, 3$; α_i es el efecto fijo del grupo genotípico i , siendo $i= 1, 2$; $(\alpha\gamma)_{ij}$ es el efecto de la interacción entre el ambiente j y el grupo genotípico i ; $(\delta/\alpha)_{il}$ es el efecto aleatorio del genotipo l anidado en el grupo genotípico i , siendo $l= 1, \dots, 15$, y ε_{ijkl} es el error experimental asociado a Y_{ijkl} . Para cada variable se ajustaron modelos homocedásticos y heterocedásticos (para ambiente, grupo genotípico y ambos a la vez), optando por el modelo que mostró el menor valor de AIC

(Criterio de Información de Akaike). Las medias de la combinación de los diferentes niveles de GG×E se compararon mediante el test de LSD ($p<0,05$).

Además, para los rasgos relacionados con el sistema radical que solo fueron cuantificados durante el año 2013/14, se ajustaron dos modelos. El primero permitió comparar, para los diferentes estratos, diferencias entre grupos genotípicos y momentos de muestreo (prefloración y postfloración). El modelo de ANOVA empleado fue el especificado en la Ecuación 5.8. El segundo modelo permitió comparar los genotipos que se evaluaron dentro de cada grupo genotípico, de acuerdo a la Ecuación 5.9.

$$Y_{ijkl} = \mu + \beta_k + \gamma_j + \alpha_i + (\alpha\gamma)_{ij} + (\delta/\alpha)_{il} + \varepsilon_{ijkl} \quad [5.8]$$

donde Y_{ijkl} es el valor del l -ésimo genotipo anidado en el i -ésimo grupo genotípico (GG; línea o híbrido), en el k -ésimo bloque, en el j -ésimo muestreo; μ es la media general; β_k es el efecto aleatorio del bloque k , siendo $k= 1, 2, 3$; γ_j es el efecto fijo del muestreo j , siendo $j= 1, 2$; α_i es el efecto fijo del grupo genotípico i , siendo $i= 1, 2$; $(\alpha\gamma)_{ij}$ es el efecto de la interacción entre el muestreo j y el grupo genotípico i ; $(\delta/\alpha)_{il}$ es el efecto aleatorio del genotipo l anidado en el grupo genotípico i , siendo $l= 1, \dots, 15$, y ε_{ijkl} es el error experimental asociado a Y_{ijkl} .

$$Y_{jk} = \mu + \beta_k + \delta_j + \varepsilon_{jk} \quad [5.9]$$

donde Y_{jk} es el valor del j -ésimo genotipo, en el k -ésimo bloque; μ es la media general; β_k es el efecto aleatorio del bloque k , siendo $k= 1, 2, 3$; δ_j es el efecto fijo del genotipo j , siendo $j= 1, \dots, 15$, y ε_{jk} es el error experimental asociado a Y_{jk} .

Las asociaciones entre rasgos se estudiaron a partir del análisis de componentes principales para líneas, híbridos y heterosis. Para cada uno de estos, en cada año, se construyó un biplot con las dos primeras componentes principales (CP1 y CP2), donde los genotipos fueron representados por puntos (nombre del genotipo) y los rasgos por vectores desde el origen. El ACP se realizó con el paquete ggbiplot versión 0.6 de R, en R 3.6.0 (R Core Team, 2019).

5.3 RESULTADOS

5.3.1. Condiciones de crecimiento y ciclo de los grupos genotípicos

Las campañas en que se realizaron los experimentos expusieron al cultivo a condiciones ambientales diferentes (Figura 5.1). El primer año se caracterizó por temperatura media 1,8 °C y 2,4 °C mayor que el segundo, en promedio para ambos grupos genotípicos durante los períodos prefloración y crítico, respectivamente. Esto impactó en una menor duración en días del ciclo del cultivo y del período prefloración en 2013/14 para ambos grupos genotípicos (Figura 5.1). La RFA media diaria fue también mayor durante los períodos prefloración y crítico (0,5 y 1,5 MJ m⁻² d⁻¹, respectivamente) pero 0,8 MJ m⁻² d⁻¹ menor durante el llenado. Las precipitaciones acumuladas durante el ciclo fueron 112 mm menores en la campaña 2013/14, y se distribuyeron de manera diferente entre años. En la campaña 2013/14 fueron en promedio 394 mm menores para el período prefloración, pero 32 y 250 mm mayores para los períodos crítico y de llenado, respectivamente. El déficit de presión de vapor fue similar entre años para el período prefloración (1,48 y 1,43 kPa para 2013/14 y 2014/15, respectivamente), 0,34 kPa mayor en 2013/14 para el período crítico, y 0,34 kPa menor durante el período de llenado de dicha campaña.

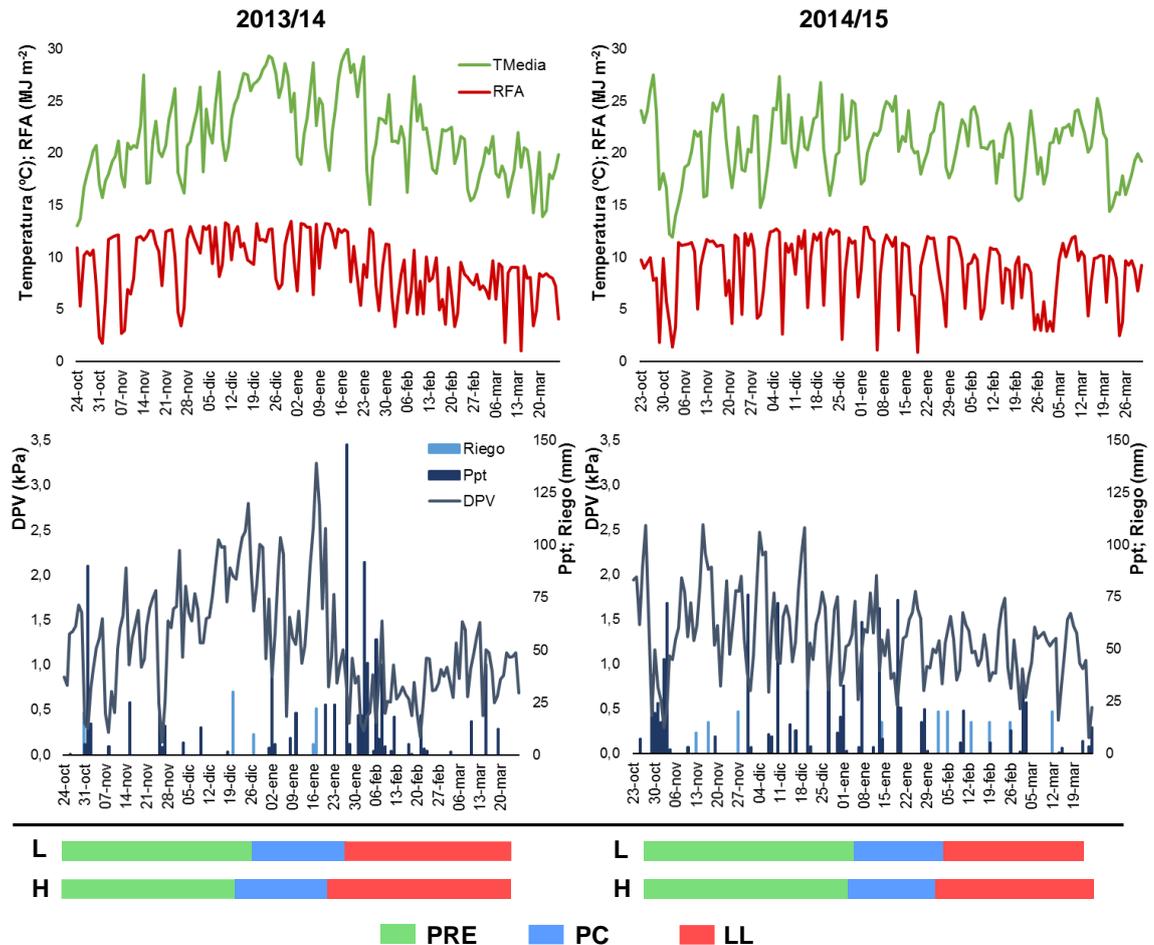


Figura 5.1. Condiciones de crecimiento experimentadas por el cultivo durante el ciclo de crecimiento en las dos campañas evaluadas. En la parte inferior se indica la duración promedio para cada grupo genotípico (L: líneas; H: híbridos) de los períodos de prefloración (PRE), crítico (PC) y de llenado de los granos (LL). DPV: déficit de presión de vapor, Ppt: precipitación acumulada, RFA: radiación fotosintéticamente activa incidente media diaria, T_{Media} : temperatura media promedio diaria.

5.3.2. Ciclo del cultivo, captura y eficiencias de uso de recursos: diferencias entre grupos genotípicos

Para la mayoría de los atributos relacionados con duración del ciclo, captura de radiación, producción de biomasa y eficiencias de uso de los recursos, la interacción grupo genotípico \times ambiente (*i.e.*, año) fue significativa; no así para la evapotranspiración del cultivo (Cuadro 5.2). En 2013/14, no hubo diferencias en la duración total del ciclo entre líneas e híbridos, pero sí en 2014/15 en que el ciclo de líneas fue 85 °C día menor que el de híbridos. La duración del período vegetativo fue menor en híbridos solo en la campaña 2013/14. El período crítico fue levemente diferente entre grupos genotípicos (menor para líneas en 2013/14, pero menor para híbridos en 2014/15), mientras la duración del período de llenado efectivo de los granos fue mayor en ambos años (67 y 109 °C día en 2013/14 y 2014/15, respectivamente) para los híbridos. Como resultado de estas tendencias, una mayor parte de la duración del ciclo total fue asignada al crecimiento postfloración entre los híbridos.

La radiación interceptada durante el ciclo del cultivo y en los períodos vegetativo, crítico y de llenado fue siempre superior para híbridos, independientemente del año y de la etapa del cultivo considerada (Cuadro 5.2). Esto se asoció a mayores niveles de $fRFA_i$ máxima y en madurez fisiológica (Cuadro 5.2). La ET_C fue mayor en el año 2013/14, tanto para el ciclo completo como para cada una de las etapas consideradas. Solo en esa campaña se detectaron diferencias entre líneas e híbridos, siendo la ET_C durante el período de llenado y en el ciclo del cultivo mayor entre los segundos. Contrariamente a la ET_C , la producción de biomasa aérea total y el rendimiento en grano fueron mayores en 2014/15 (Cuadro 5.2). Sin embargo, la biomasa acumulada durante el período de llenado efectivo fue similar entre años para líneas, y menor en 2014/15 para híbridos. La producción de biomasa en cada período fue mayor para híbridos, excepto en 2013/14 en que líneas e híbridos solo se diferenciaron en la biomasa aérea acumulada durante el período de llenado.

Las eficiencias en el uso de recursos para la producción de biomasa, tanto por radiación o agua, fueron mayores durante la campaña 2014/15 para todos los períodos considerados, excepto durante el llenado del grano (Cuadro 5.2). Además, la EUA_{MAX} y las eficiencias de uso para rendimiento en grano fueron también mayores durante 2014/15. Los grupos genotípicos se diferenciaron en sus eficiencias en la mayoría de los casos, y las diferencias tendieron a ser más evidentes en 2014/15 (Cuadro 5.2 y Figura 5.2). En general, los híbridos superaron a las líneas en los valores de EUA y de EUR , tanto para la producción de biomasa como de rendimiento en grano. En ambos años, las líneas tuvieron valores de EUR para la producción de biomasa relativamente similares en las distintas etapas evaluadas (entre 1,9 y 2,4 $g MJ^{-1}$ y entre 2,6 y 3,1 $g MJ^{-1}$ para 2013/14 y 2014/15, respectivamente). En cambio, los híbridos presentaron mayor variabilidad entre períodos (entre 1,8 y 3,1 $g MJ^{-1}$ y entre 2,3 y 4,5 $g MJ^{-1}$ para 2013/14 y 2014/15, respectivamente), existiendo diferencias respecto al período con mayor EUR según el año. En 2013/14, los híbridos fueron más eficientes en la producción de biomasa durante el período de llenado efectivo, mientras que en 2014/15 la eficiencia fue mayor en el período prefloración y disminuyó con el progreso del ciclo (Figura 5.2). Respecto a las EUA s de cada etapa, en 2013/14 los grupos genotípicos se diferenciaron solo en la EUA durante el llenado de los granos, lo cual estuvo acompañado por diferencias en las EUA s para el ciclo completo tanto para la producción de biomasa como de granos. En cambio, en 2014/15, los híbridos superaron a las líneas en las EUA s de todos los períodos considerados. En ambos años, y para ambos grupos genotípicos, la EUA fue en aumento con el avance del ciclo de cultivo.

Cuadro 5.2. Valores medios \pm desvío estándar para los rasgos relacionados con la duración del ciclo, la captura y eficiencia de uso de recursos y producción de biomasa, y significancia estadística correspondiente a los efectos fijos del ANOVA combinado a través de las 2 campañas.

Rasgo		Grupo Genotípico (GG)		Ambiente (E)		GG	E	GG×E
		L	H	2013-14	2014-15			
TT_{PRE}	(°C día)	827±62	782±41	780±52	810±48	***	***	***
TT_{PC}	(°C día)	407±8	404±9	410±5	400±9	*	***	***
TT_{LL}	(°C día)	641±136	729±89	7825±75	627±84	***	***	***
TT_{MF}	(°C día)	1876±147	1916±78	1972±78	1837±78	*	***	***
fRFA_{iMAX}		0,76±0,11	0,93±0,05	0,88±0,09	0,88±0,12	***	ns	*
fRFA_{iMF}		0,43±0,13	0,67±0,10	0,64±0,15	0,57±0,15	***	*	ns
RFA_{ia-PRE}	(MJ m ⁻²)	93±36	124±32	126±37	105±32	***	***	**
RFA_{ia-PC}	(MJ m ⁻²)	211±38	262±25	266±31	228±33	***	***	ns
RFA_{ia-LL}	(MJ m ⁻²)	201±60	316±44	269±58	297±80	***	***	***
RFA_{ia-MF}	(MJ m ⁻²)	504±84	703±51	661±102	630±116	***	**	**
ET_{C-PRE}	(mm)	227±36	229±40	256±17	201±34	ns	***	ns
ET_{C-PC}	(mm)	157±22	165±17	167±15	158±21	*	ns	ns
ET_{C-LL}	(mm)	129±33	143±25	139±31	138±25	*	ns	ns
ET_{C-MF}	(mm)	513±52	537±50	562±41	498±39	**	***	ns
BIO_{PRE}	(g pl ⁻¹)	34±10	50±19	33±7	58±17	***	***	***
BIO_{PC}	(g pl ⁻¹)	68±14	100±33	69±12	113±31	***	***	***
BIO_{LL}	(g pl ⁻¹)	67±21	118±23	109±33	97±31	***	**	**
BIO_{MF}	(g pl ⁻¹)	172±33	273±48	216±44	273±67	***	***	***
RGP	(g pl ⁻¹)	67±22	124±22	97±26	118±38	***	***	***
EUR_{BIO-PRE}	(g MJ ⁻¹)	2,8±1,0	3,1±1,5	2,0±0,6	4,1±1,2	**	***	***
EUR_{BIO-PC}	(g MJ ⁻¹)	2,4±0,6	2,8±1,1	1,9±0,3	3,5±0,8	***	***	***
EUR_{BIO-LL}	(g MJ ⁻¹)	2,5±1,0	2,7±0,6	2,9±0,8	2,4±0,6	ns	***	***
EUR_{BIO-MF}	(g MJ ⁻¹)	2,4±0,5	2,7±0,5	2,3±0,3	3,0±0,4	***	***	ns
EUR_{RG-MF}	(g MJ ⁻¹)	1,0±0,4	1,3±0,2	1,0±0,2	1,3±0,3	***	***	ns
EU_{ABIO-ETC-PRE}	(kg ha ⁻¹ mm ⁻¹)	11,1±4,6	17,1±9,1	9,2±2,2	21,5±8,0	***	***	***
EU_{ABIO-ETC-PC}	(kg ha ⁻¹ mm ⁻¹)	31,6±8,4	44,2±16,6	29,5±5,7	51,6±14,8	***	***	***
EU_{ABIO-ETC-LL}	(kg ha ⁻¹ mm ⁻¹)	38,6±13,7	60,7±13,3	57,2±17,4	51,3±15,7	***	*	ns
EU_{ABIO-ETC-MF}	(kg ha ⁻¹ mm ⁻¹)	23,7±5,0	36,4±8,5	26,7±5,0	38,7±9,4	***	***	***
EU_{MAX}	(kg ha ⁻¹ mm ⁻¹)	42,0±7,4	70,1±21,2	48,3±9,2	75,5±23,3	***	***	***
EU_{ARG-ETC-MF}	(kg ha ⁻¹ mm ⁻¹)	9,4±3,3	16,7±3,7	12,3±3,2	16,9±5,2	***	***	***

*, **, *** y ns indican significancia con $p \leq 0,05$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,001$ y no significativo, respectivamente. BIO: biomasa aérea acumulada durante el período indicado; ET_C: evapotranspiración del cultivo acumulada durante el período indicado; EUA: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado (PRE, PC, LL ó MF); EU_{MAX}: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa máxima; EUR: eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado (PRE, PC, LL ó MF); fRFA_{iMAX}: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada máxima; fRFA_{iMF}: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada en madurez fisiológica; H: híbrido; L: línea; LL: período de llenado efectivo de los granos (desde R₂ hasta madurez fisiológica); MF:

período del ciclo desde la siembra hasta madurez fisiológica; PC: período crítico; PRE: período del ciclo comprendido desde la siembra hasta V_{14} ; RFA_{ia} : radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada durante el período indicado; RGP: rendimiento en grano por planta; TT: tiempo térmico acumulado durante el período indicado.

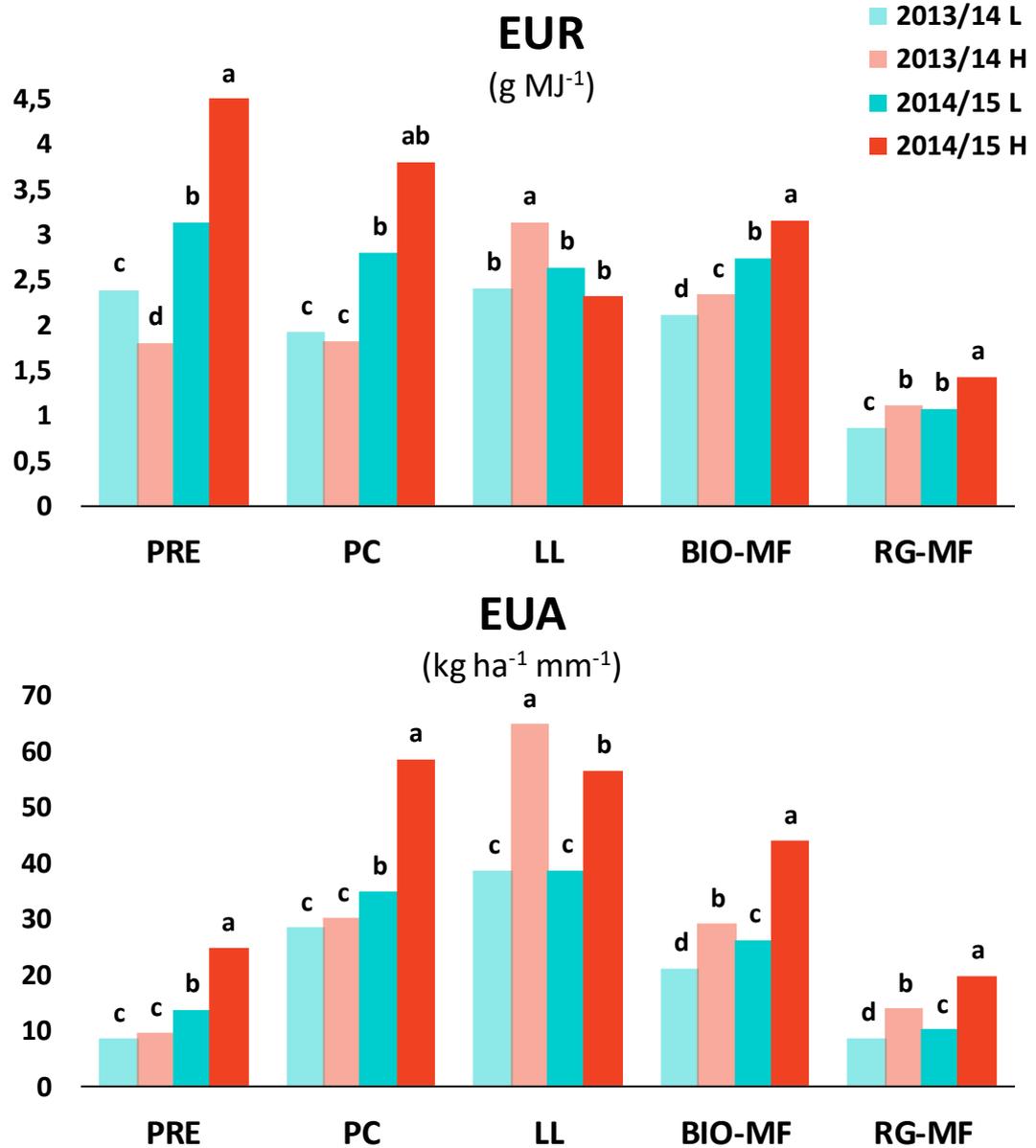


Figura 5.2. Eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada (EUR, $g MJ^{-1}$) y del agua evapotranspirada (EUA, $kg ha^{-1} mm^{-1}$) durante los períodos de prefloración (PRE), crítico (PC), de llenado efectivo de los granos (LL) y para el ciclo completo (BIO-MF) para producir biomasa, y eficiencias para producir rendimiento en granos (RG-MF) para líneas (L) e híbridos (H) durante dos campañas agrícolas (2013/14 y 2014/15). Letras en común sobre las barras indican que los valores no difieren significativamente en el test LSD de comparación de medias realizado para cada período en particular ($p < 0,05$).

5.3.2 Perfiles de distribución de raíces y lámina de agua

En la campaña 2013/14 se realizaron cuantificaciones del sistema radical en el inicio y final del período crítico (de aquí en adelante denominados prefloración y postfloración, respectivamente). Estas estuvieron acompañadas de mediciones del perfil de distribución de agua en el suelo, que se repitieron en la campaña 2014/15. Los grupos genotípicos no difirieron en la longitud total de raíces en prefloración, pero sí en el muestreo de postfloración, siendo la longitud mayor en híbridos (Figura 5.3). Esa mayor longitud alcanzada por los híbridos en postfloración se debió a un aumento en la longitud en todos los estratos, excepto en el de 20 a 60 cm, en el cual disminuyó la longitud radical con respecto a prefloración. En las líneas no hubo diferencias en la longitud total de raíces entre momentos de muestreo, pero sí cambios en la distribución de las mismas. Hacia postfloración disminuyó la longitud en los estratos superficiales y aumentó la longitud en el estrato de 60 a 120 cm.

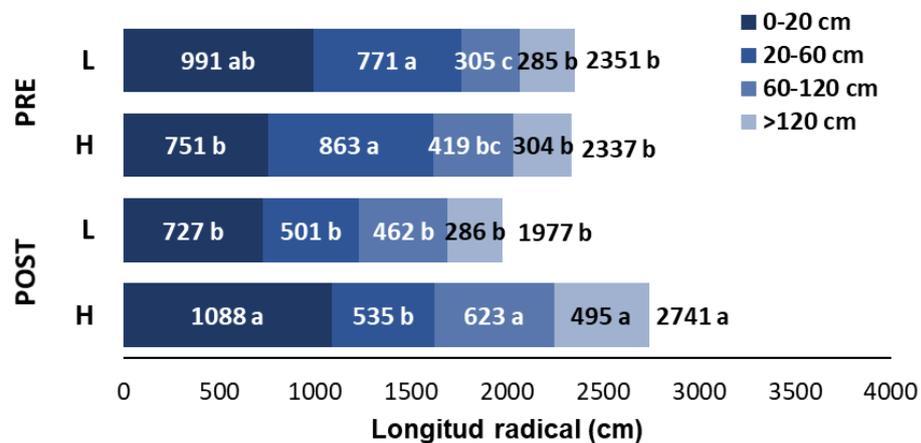


Figura 5.3. Longitud radical en los estratos de 0 a 20, 20 a 60, 60 a 120, mayor a 120 cm de profundidad y total (valores a la derecha de cada barra) para el promedio de 6 líneas endocriadas (L) y de 15 híbridos (H) en el inicio (prefloración; PRE) y final (postfloración; POST) del período crítico en la campaña 2013/14. Valores medios seguidos por una letra en común no difieren significativamente en el test LSD de comparación de medias realizado para cada estrato en particular ($p < 0,05$).

Al analizar el comportamiento de los genotipos dentro de cada grupo, se encontraron diferencias en la longitud total del sistema radical, y en la longitud alcanzada en cada estrato (Figuras 5.4 y 5.5). Los rangos de valores de longitud total alcanzados fueron (i) en prefloración de 958 a 3542 cm para líneas (370% de variación entre el menor y el mayor valor) y de 1942 a 2949 cm para híbridos (152%), y (ii) en postfloración de 1536 a 2781 cm para líneas (181%) y de 2131 a 3607 cm para híbridos (169%). Es decir que en general fueron más variables los valores hallados en líneas, principalmente en prefloración. En prefloración, las líneas LP662 y LP2 se destacaron por registrar una longitud aproximadamente 3 veces mayor que LP561. En postfloración, fueron las líneas ZN6, LP561 y LP2 las que alcanzaron los mayores valores de longitud total; siendo las dos primeras, las que registraron los menores valores en prefloración, junto con B100. En el muestreo de prefloración solo hubo diferencias entre líneas en la longitud de raíces encontradas en el estrato de 0 a 20 cm, pero en postfloración se hallaron diferencias en los estratos de 60 a 120 cm y >120 cm, en los que la línea ZN6 registró la mayor longitud en ambos estratos (Figuras 5.4 y 5.7).

Los híbridos B100×LP662, ZN6×LP662 y ZN6×LP2 registraron los mayores valores de longitud total del sistema radical tanto en prefloración como en postfloración (Figura 5.5); superando en un 44 % y 62 % a los híbridos con menor longitud en prefloración (LP611×LP561) y postfloración (LP561×B100 y LP611×ZN6), respectivamente. Al analizar la distribución del sistema radical en los distintos estratos del suelo, el híbrido ZN6×LP662 tuvo en prefloración la mayor longitud radical en el estrato de 0 a 20 cm y a >120 cm (Figuras 5.5 y 5.8). En postfloración, ZN6×LP2 estuvo entre los híbridos que mayor longitud de raíces alcanzaron en los estratos de 0 a 20 y de 60 a 120 cm de profundidad. Los híbridos B100×LP662, LP611×LP561 y ZN6×LP662 fueron los de mayor densidad de raíces en profundidades mayores a 120 cm (Figuras 5.5 y 5.8).

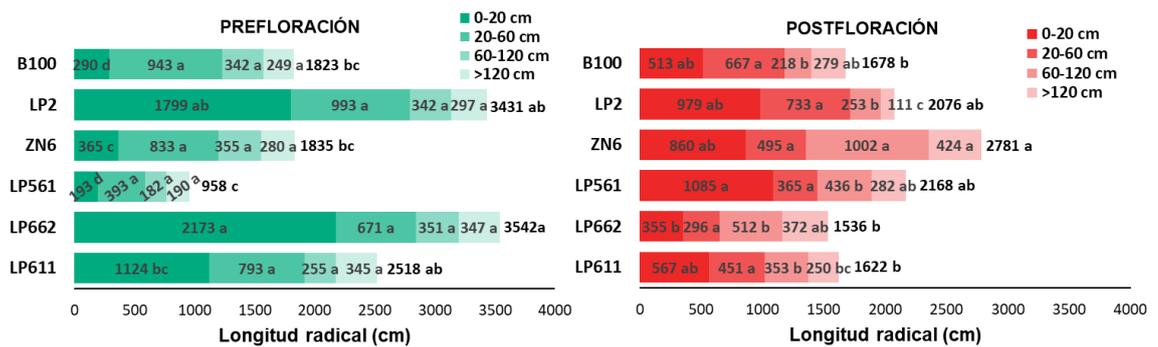


Figura 5.4. Longitud radical en los estratos de 0 a 20, 20 a 60, 60 a 120, mayor a 120 cm de profundidad y total (valores a la derecha de cada barra) para 6 líneas endocriadas en el inicio (prefloración) y final (postfloración) del período crítico en la campaña 2013/14. Valores medios seguidos por una letra en común no difieren significativamente en el test LSD de comparación de medias realizado para cada estrato en particular ($p < 0,05$).

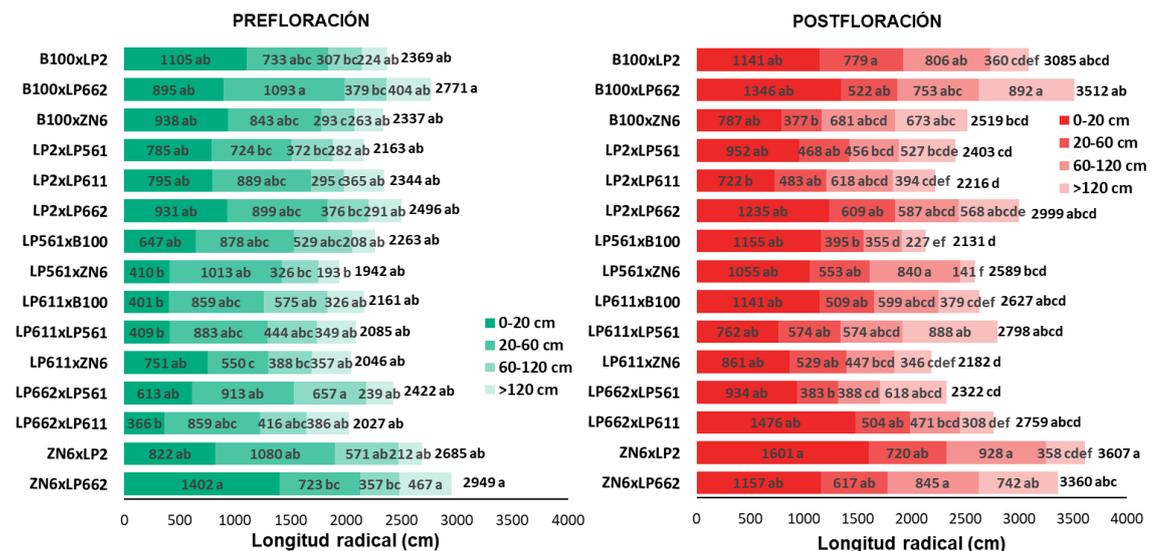


Figura 5.5. Longitud radical en los estratos de 0 a 20, 20 a 60, 60 a 120, mayor a 120 cm de profundidad y total (valores a la derecha de cada barra) para 15 híbridos en el inicio (prefloración) y final (postfloración) del período crítico en la campaña 2013/14. Valores medios seguidos por una letra en común no difieren significativamente en el test LSD de comparación de medias realizado para cada estrato en particular ($p < 0,05$).

La lámina de agua en el perfil de suelo, relacionada con la funcionalidad del sistema radical y su capacidad de extracción de agua, fue mayor en postfloración que en prefloración en 2013/14, tanto en líneas como híbridos (Figuras 5.6, 5.7 y 5.8). En postfloración se pudieron establecer algunas diferencias entre grupos genotípicos, con menor lámina total en híbridos, indicativa de la mayor capacidad extractiva de este grupo. Esta tendencia estuvo asociada a menor contenido de humedad en el estrato superior y en profundidad (*i.e.*, <120cm). En 2014/15, no hubo diferencias en el contenido de agua del perfil entre mediciones para un mismo grupo genotípico (Figura 5.6), ni entre grupos genotípicos en los diferentes estratos para una misma medición, pero hubo una disminución en el contenido de agua de los estratos superficiales (*i.e.*, >60 cm) hacia postfloración.

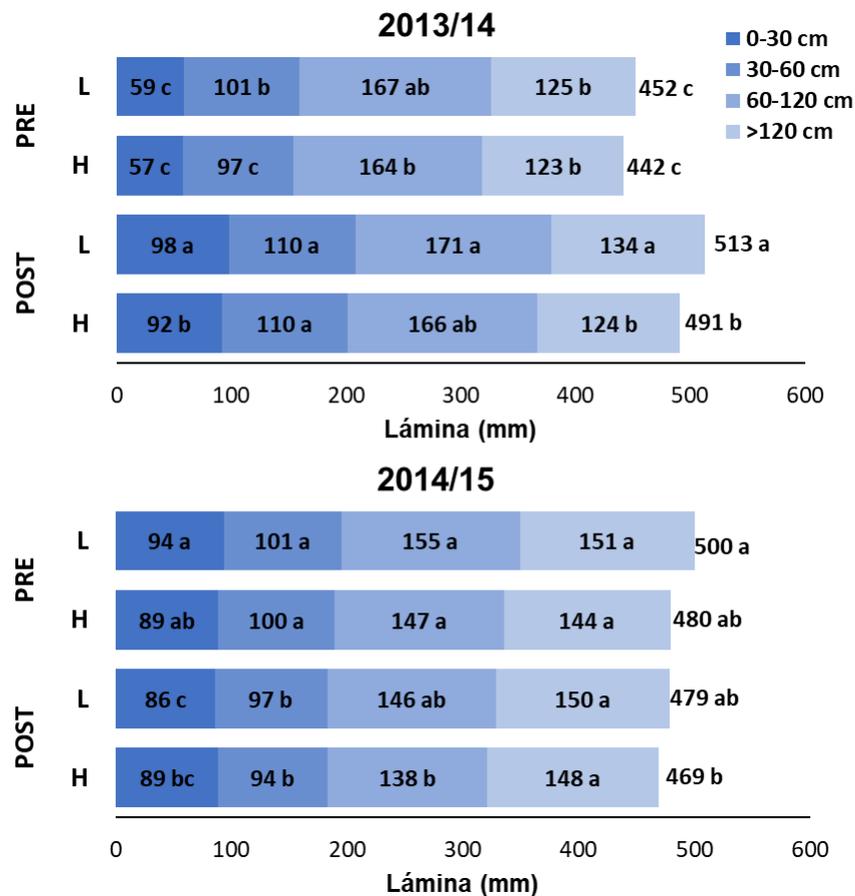


Figura 5.6. Lámina de agua en los estratos de 0 a 30, 30 a 60, 60 a 120, mayor a 120 cm de profundidad y total (valores a la derecha de cada barra) para el promedio de 6 líneas endocriadas (L) y 15 híbridos (H) en el inicio (prefloración; PRE) y final (postfloración; POST) del período crítico en dos años (2013/14 y 2014/15). Valores medios seguidos por una letra en común no difieren significativamente en el test LSD de comparación de medias realizado para cada estrato en particular en cada año ($p < 0,05$).

Respecto a la distribución de raíces en el perfil (*i.e.*, proporción de la longitud total en cada estrato), la mayor cantidad de raíces se halló en los estratos superficiales, en ambos grupos genotípicos para ambos muestreos. Esto se vio reflejado también en la mayor densidad de raíces (Figuras 5.7 y 5.8), lo cual estuvo acompañado por una marcada disminución hacia prefloración en el contenido de agua de los estratos superficiales respecto a la humedad existente en la siembra.

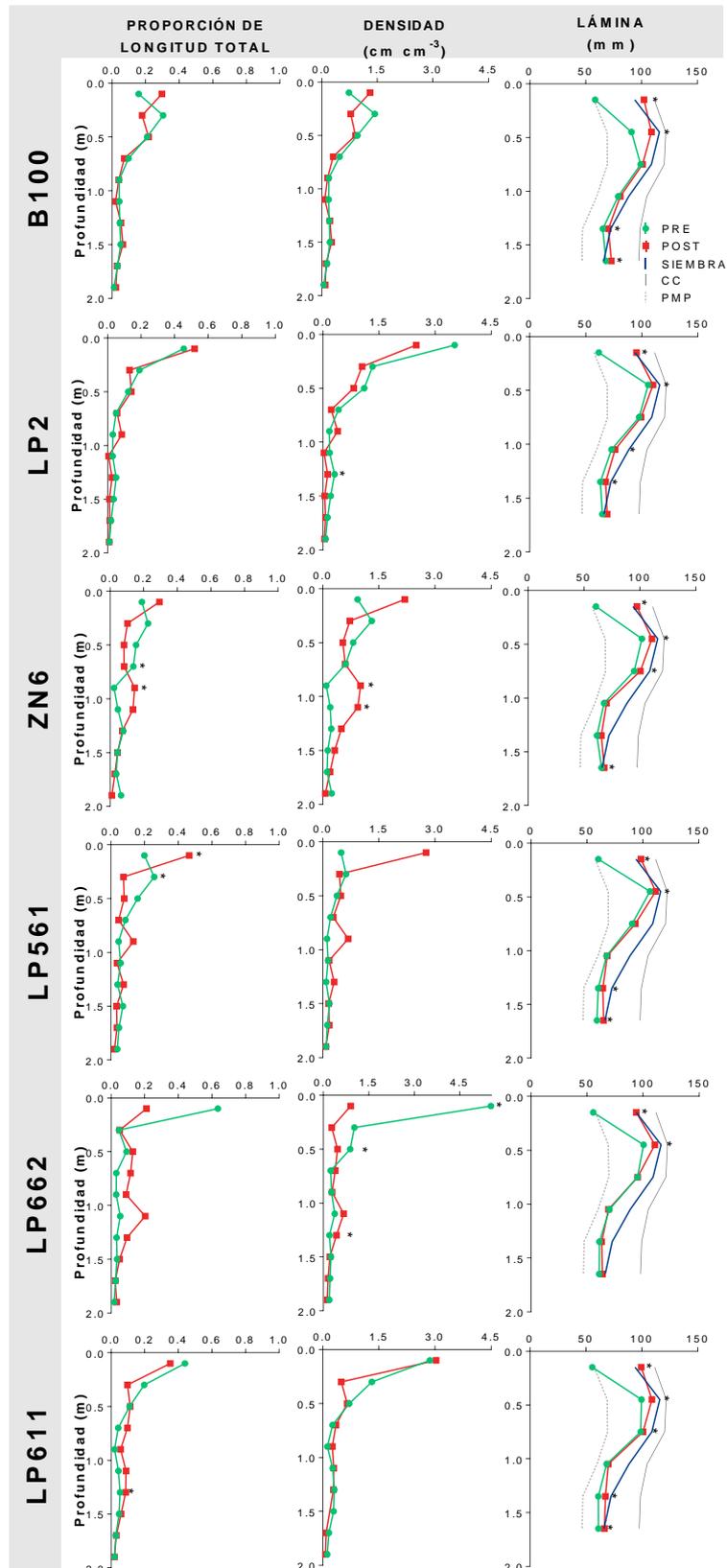


Figura 5.7. Perfiles de proporción de longitud total de raíces en cada estrato de 20 cm, densidad radical y lámina de agua para las 6 líneas endocriadas en el inicio (PRE) y final (POST) del período crítico en la campaña 2013/14. Además, se indican la lámina de agua a la siembra, capacidad de campo (CC) y punto de marchitez permanente (PMP). Los puntos que a la derecha presentan un asterisco difieren significativamente ($p < 0,1$) en el test LSD de comparación de medias realizado entre momentos de muestreo para cada estrato en particular.

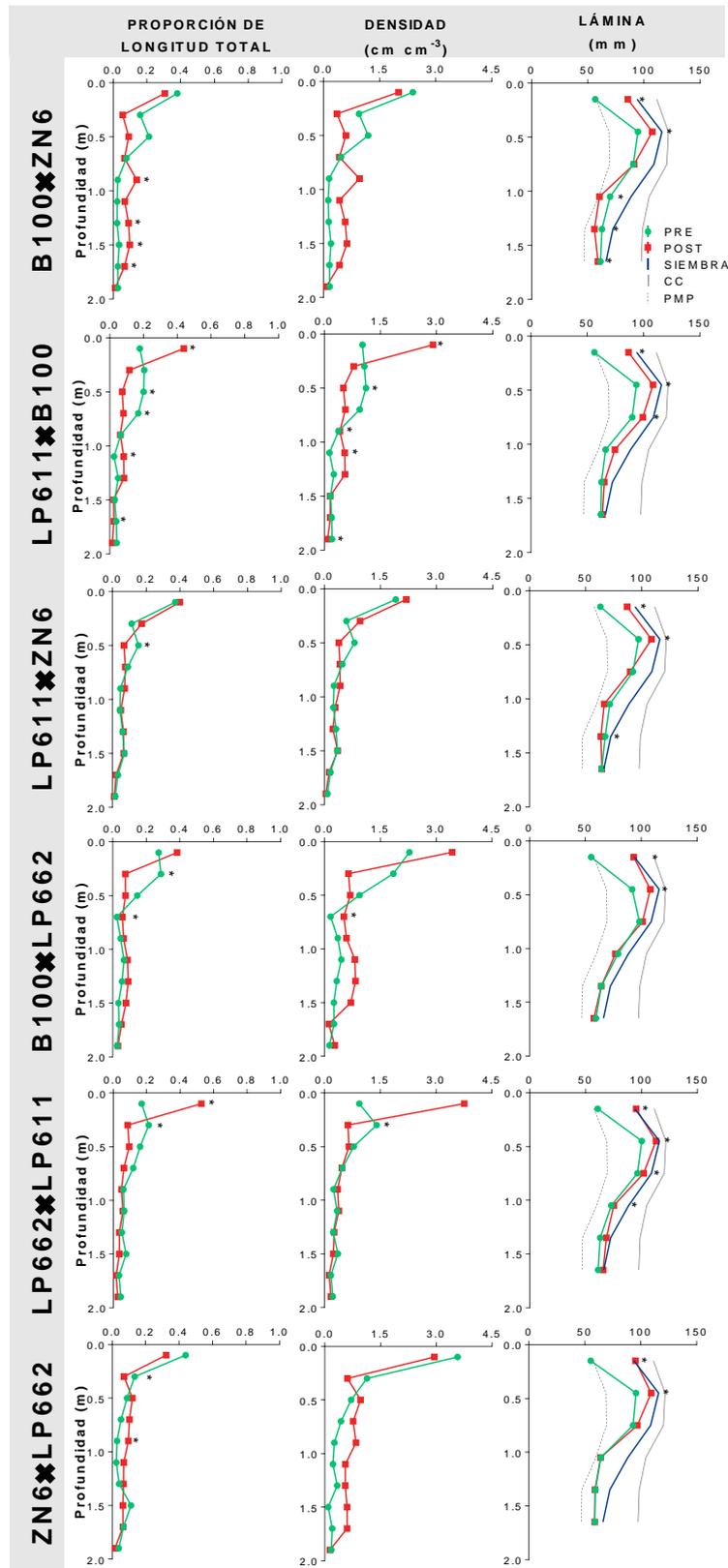


Figura 5.8. Perfiles de proporción de longitud total de raíces en cada estrato de 20 cm, densidad radical y lámina de agua para 6 híbridos en el inicio (PRE) y final (POST) del período crítico en la campaña 2013/14. Además, se indican la lámina de agua a la siembra, capacidad de campo (CC) y punto de marchitez permanente (PMP). Los puntos que a la derecha presentan un asterisco difieren significativamente ($p < 0,1$) en el test LSD de comparación de medias realizado entre momentos de muestreo para cada estrato en particular.

La preponderancia de los estratos superficiales en la distribución de raíces tendió a mantenerse o aumentar levemente hacia postfloración al considerar el estrato más superficial (*i.e.*, 0-20 cm), pero en algunos genotipos se observó una tendencia a la disminución en la proporción de raíces presentes en los estratos de 20 a 40 y 40 a 60 cm de profundidad, acompañada de un aumento en la preponderancia de estratos más profundos (Figura 5.7). Como ejemplo de esto, en las líneas se vieron aumentos en la proporción de raíces presentes en los estratos de 80 a 120 cm en ZN6 y de 100 a 120 cm en LP662. Estas mismas líneas tendieron a tener una mayor disminución en el contenido de agua en estratos más profundos respecto al agua disponible a la siembra.

En cuanto a los híbridos, el análisis se centró en un grupo reducido de los 15 genotipos elegidos a partir de lo observado en sus líneas parentales (B100, ZN6, LP611 y LP662) por ser (i) B100, la línea con mayor ACG para rendimiento en grano a través de ambientes (de acuerdo con lo evaluado en el Capítulo 4, Figura 4.6), (ii) ZN6 por los elevados valores de ACG para varios atributos en el ambiente con limitación preponderante de agua (PE0809SN200), (iii) LP611 por sus reducidos niveles de ACG en general a través de ambientes y en particular en el ambiente con limitación hídrica y (iv) LP662 ya que fue la línea que mayor reducción tuvo en la longitud total de raíces entre el muestreo de prefloración y el de postfloración (Figura 5.4). El híbrido B100×ZN6 se destacó por la relevancia que tomó hacia postfloración la proporción de raíces presentes en estratos de más de 80 cm de profundidad, siendo incluso relevantes estratos de más de 150 cm. Esto se vio reflejado en la reducción en el contenido de agua en estratos profundos respecto al agua en la siembra, más notoria que en otros genotipos. Similar distribución de raíces se observó en el híbrido B100×LP662, aunque con una de las mayores densidades de raíces no dio lugar a una reducción equivalente de la humedad del suelo. Los híbridos LP611×ZN6 y ZN6×LP662 se destacaron por la presencia de raíces con niveles de densidad relativamente estables desde los 20 hasta los 160 cm ó 180 cm (LP611×ZN6 y ZN6×LP662, respectivamente), que estuvieron acompañados por reducciones notorias en la lámina en todo el perfil, incluso en el estrato más profundo (*i.e.*, 150 a 180 cm) para el segundo híbrido. En cambio, LP662×LP611 se destacó por concentrar buena parte de su sistema radical en el estrato superficial, particularmente en postfloración, lo que se reflejó en el consumo de agua concentrado en estratos más superficiales.

5.3.3 Heterosis y asociaciones entre rasgos

Los diferentes rasgos evaluados difirieron tanto en el nivel de heterosis como en la variabilidad observada (Figura 5.9). Los rasgos que registraron mayor nivel de heterosis (*i.e.*, >50%) en promedio para ambos años estuvieron asociados al crecimiento, como el rendimiento en grano (90%), la biomasa aérea acumulada durante los diferentes períodos bajo estudio (49%, 46%, 83% y 60%, para los períodos de prefloración, crítico, llenado y ciclo completo respectivamente) y la longitud de raíces en postfloración en el estrato de 120 a 200 cm (79%, para 2013/14). Además, se encontraron valores elevados para rasgos asociados con la captura de radiación como la $fRFA_i$ en madurez fisiológica (60%) y la RFA_i durante el llenado (61%) y las EUAs (i) máxima (65%), (ii) para rendimiento en grano (72%), (iii) para producir biomasa aérea durante prefloración (50%), (iv) durante el período de llenado (61%) y (v) en todo el ciclo (53%). A su vez, los rasgos con mayor nivel de heterosis tendieron a registrar mayor variabilidad (*i.e.*, diferencia entre percentiles 10 y 90), la longitud de raíces en postfloración en el estrato de 120 a 200 cm fue el rasgo que registró mayor dispersión.

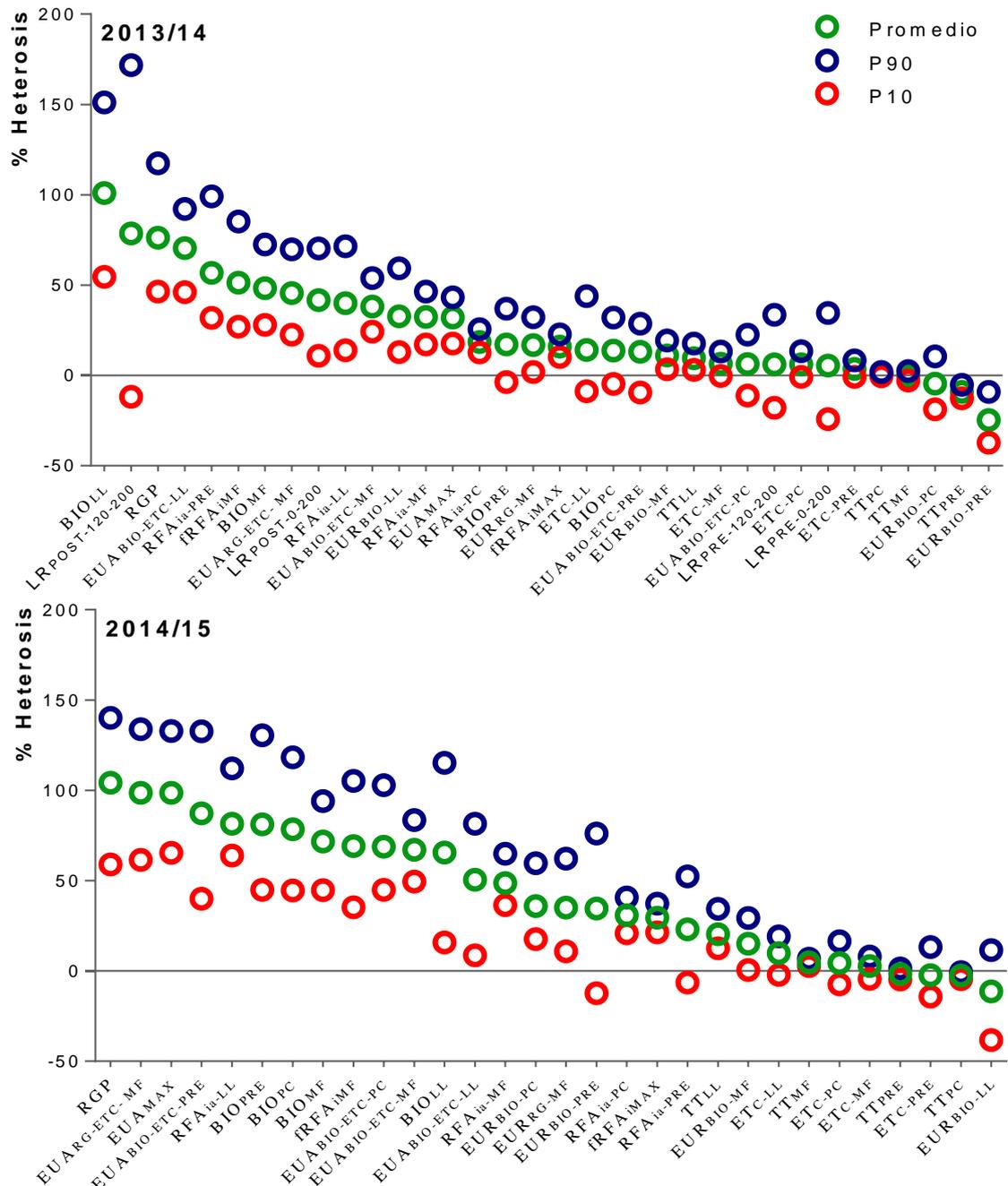


Figura 5.9. Heterosis promedio y percentiles 90 (P90) y 10 (P10) para los datos obtenidos en las campañas 2013/14 y 2014/15. Los datos de longitud de raíces (LR) solo se muestran para 2013/14. BIO: biomasa aérea acumulada desde siembra hasta el estadio indicado; ETC: evapotranspiración del cultivo acumulada desde siembra hasta el estadio indicado; EUA: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado; EU_{MAX}: EUA para producir biomasa máxima; EUR: eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado; fRFA_{iaMAX}: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada máxima; fRFA_{iaMF}: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada en madurez fisiológica; LL: período de llenado efectivo de los granos (desde R₂ hasta madurez fisiológica); LR_{POST-0-200}: LR total en R₂; LR_{POST-120-200}: LR en R₂ en el estrato de 120 a 200 cm; LR_{PRE-0-200}: LR total en V₁₄; LR_{PRE-120-200}: LR en V₁₄ en el estrato de 120 a 200 cm; MF: desde siembra hasta madurez fisiológica; PC: período crítico; PRE: desde la siembra hasta V₁₄; RFA_{ia}: radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada desde la siembra hasta el estadio indicado;

RGP: rendimiento en granos por planta; TT: tiempo térmico acumulado desde la siembra hasta el estadio indicado

Por otro lado, los rasgos relacionados con la duración del ciclo y la evapotranspiración de agua registraron valores de heterosis menores al 20%. La ET_C registró valores de heterosis promedio de ambos años entre 0% y 12%. La duración total del ciclo del cultivo tuvo un 2% de heterosis en promedio. Sin embargo, hubo diferencias según las subetapas consideradas, con valores de heterosis negativos (-5%) para la duración del período de prefloración y positivos (15%) para el período de llenado. Estos rasgos se caracterizaron también por la escasa dispersión de los datos observados en los diferentes genotipos. Las EURs registraron valores promedio en el rango del 5% al 26%. La expresión de la heterosis en la longitud de raíces del perfil completo (*i.e.*, 0 a 200 cm) fue notoria en postfloración (42%), mientras que en prefloración fue solo del 6%, tanto para el perfil completo como para el estrato de 120 a 200 cm.

Para analizar la asociación que los rasgos estudiados en el presente capítulo tuvieron con el RGP y sus determinantes numéricos, se realizaron análisis de componentes principales considerando ambos grupos genotípicos y la heterosis en ambas campañas (Figura 5.10). En líneas, en 2013/14, las CP1 y CP2 permitieron resumir el 49% y 25% de la variación observada, respectivamente, mientras que en 2014/15 dichas componentes resumieron un 39% y 25% de la variación, respectivamente. En ambas campañas el RGP se asoció positivamente con la BIO_{MF} y el IC, el NGP y con la mayoría de las eficiencias de uso tanto de agua como de radiación. A su vez, se asoció negativamente con la prolificidad y el ASI. En 2013/14, además se asoció negativamente con la $LR_{PRE-120-200}$ y en menor medida con la $LR_{PRE-0-200}$, y no mostró asociación con las $LR_{POST-120-200}$ y $LR_{POST-0-200}$. En ambas campañas, la RFA_{ia-MF} se asoció con la ET_{C-MF} . Las proporciones de ciclo (*i.e.*, $TT_{LL/MF}$), recursos capturados (*i.e.*, $RFA_{ia-LL/MF}$ y $ET_{C-LL/MF}$) y biomasa acumulada (*i.e.*, $BIO_{LL/MF}$) durante el llenado de los granos respecto al total del ciclo, se asociaron positivamente entre sí, pero no mostraron asociación con el RGP.

En híbridos en 2013/14, las CP1 y CP2 explicaron el 40% y 19% de la variación total, respectivamente, y en 2014/15 estas explicaron el 35% y 20% de la variación total, respectivamente (Figura 5.10). En los dos años evaluados el RGP se asoció positivamente con las EUAs y EURs, sus componentes numéricos NGP y prolificidad (con PG solo se asoció en 2014/15), con BIO_{MF} y con $fRFA_{iMAX}$ y $fRFA_{iMF}$. En 2013/14 el RGP se asoció positivamente con las $LR_{PRE-0-200}$ y $LR_{POST-120-200}$, no se asoció con $LR_{POST-0-200}$ y se asoció negativamente con $LR_{PRE-120-200}$. A su vez, en ambos años el RGP se asoció, débil y negativamente con el ASI y la duración total del ciclo. Al igual que en líneas, no hubo asociación, o estas fueron muy débiles, entre el RGP y la proporción de recursos, ciclo y producción de biomasa asignada al llenado de los granos respecto al total del ciclo. En ambos años, la ET_{C-MF} estuvo asociada positivamente con $fRFA_{iMAX}$ y RFA_{ia-MF} .

En cuanto a la heterosis, en 2013/14 la CP1 resumió un 38% de la variabilidad total, mientras que la CP2 resumió un 23% (Figura 5.10). En 2014/15, la CP1 resumió un 36% y la CP2 un 28%. En ambos años, la heterosis para RGP se asoció positivamente con la heterosis de las EUAs y EURs, sus determinantes ecofisiológicos BIO_{MF} e IC, sus componentes numéricos NGP, y en menor medida PG. En 2013/14 se asoció positivamente con las heterosis para $LR_{POST-120-200}$, $LR_{PRE-120-200}$ y $fRFA_{iMAX}$, y negativamente con las heterosis de $LR_{PRE-0-200}$, $LR_{POST-0-200}$ y prolificidad.

Respecto al desempeño que tuvieron los genotipos, en el caso de las líneas, solo B100 tuvo un buen comportamiento relativo para RGP en ambos años, en tanto que LP662 y LP2 sólo participaron de ese comportamiento en el segundo. Todas lo hicieron

a través de un mejor comportamiento relativo para NGP e IC, pero solo B100 y LP662 tuvieron también un buen comportamiento relativo para PG y BIO_{MF} . Además, las dos primeras se caracterizaron por una mejora relativa en las EUR_{BIO-MF} y $EUA_{BIO-ETC-MF}$, pero no en la $fRFA_{iMAX}$, mientras que lo inverso ocurrió para LP2. En cuanto a los híbridos, LP2×LP662 y LP2×LP611, en ambos años; B100×ZN6 y LP611×B100, en el primero; y LP561×B100 en el segundo; se destacaron por su buen comportamiento relativo para RGP, que en algunos casos no implicó una asociación positiva en el % de heterosis. Ejemplo de ello fueron los híbridos LP2×LP662 y B100×ZN6. Además de los genotipos mencionados, LP611×ZN6 en ambos años, y LP561×ZN6 y LP611×LP561 en el segundo año tuvieron un buen comportamiento relativo para el % de heterosis del RGP. En todos los casos, los híbridos mencionados tuvieron también un comportamiento superior para el NGP y las eficiencias de uso de los recursos, mientras que para el PG solo en el segundo año. En el primer año, los híbridos LP2×LP662, B100×ZN6 y LP611×B100 se asociaron a un IC superior, mientras que LP2×LP611 tuvo un comportamiento opuesto. Este último, en ambos años tuvo un comportamiento superior para $fRFA_{iMAX}$ y RFA_{ia-MF} , al igual que LP2×LP662 solo en el segundo año. En cuanto al % de heterosis para RGP, en ambos años los genotipos que se destacaron por su comportamiento superior lo hicieron a través de mayores % de heterosis para BIO_{MF} , IC, NGP y eficiencias de uso de recursos, pero un PG intermedio.

Figura 5.10. Asociaciones entre valores medios de los rasgos observados durante las campañas 2013/14 y 2014/15 en 6 líneas (a), 15 híbridos (b) y el porcentaje de heterosis (c) de acuerdo con los biplots construidos a partir de las componentes principales 1 y 2 (CP1 y CP2). Los genotipos fueron representados por sus nombres y los rasgos por vectores desde el origen. ASI: intervalo antesis-*silking*; BIO: biomasa aérea acumulada desde la siembra hasta el estadio indicado; ET_C : evapotranspiración del cultivo acumulada desde la siembra hasta el estadio indicado; EUA: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado; EUA_{MAX} : EUA para producir biomasa máxima; EUR: eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado; $fRFA_{iMAX}$: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada máxima; $fRFA_{iMF}$: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; LL: período de llenado efectivo de los granos (desde R_2 hasta madurez fisiológica); $LR_{POST-0-200}$: LR total en R_2 ; $LR_{POST-120-200}$: LR en R_2 en el estrato de 120 a 200 cm; $LR_{PRE-0-200}$: LR total en V_{14} ; $LR_{PRE-120-200}$: LR en V_{14} en el estrato de 120 a 200 cm; MF: período desde siembra hasta madurez fisiológica; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RFA_{ia} : radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada desde la siembra hasta el estadio indicado; RGP: rendimiento en granos por planta; TT: tiempo térmico acumulado desde la siembra hasta el estadio indicado.

5.4 DISCUSIÓN

En el presente capítulo se amplió el alcance de la investigación hacia aspectos relativos al sistema radical del cultivo, permitiendo establecer diferencias entre grupos genotípicos en cuando a la captura de recursos, la eficiencia con que son usados y la acumulación de biomasa; analizando las variaciones en la partición del total acumulado (en tiempo térmico, recursos, biomasa aérea) en las diferentes etapas del ciclo (Figura 5.11). A su vez se pudieron explorar asociaciones entre la arquitectura del sistema radical y su funcionalidad.

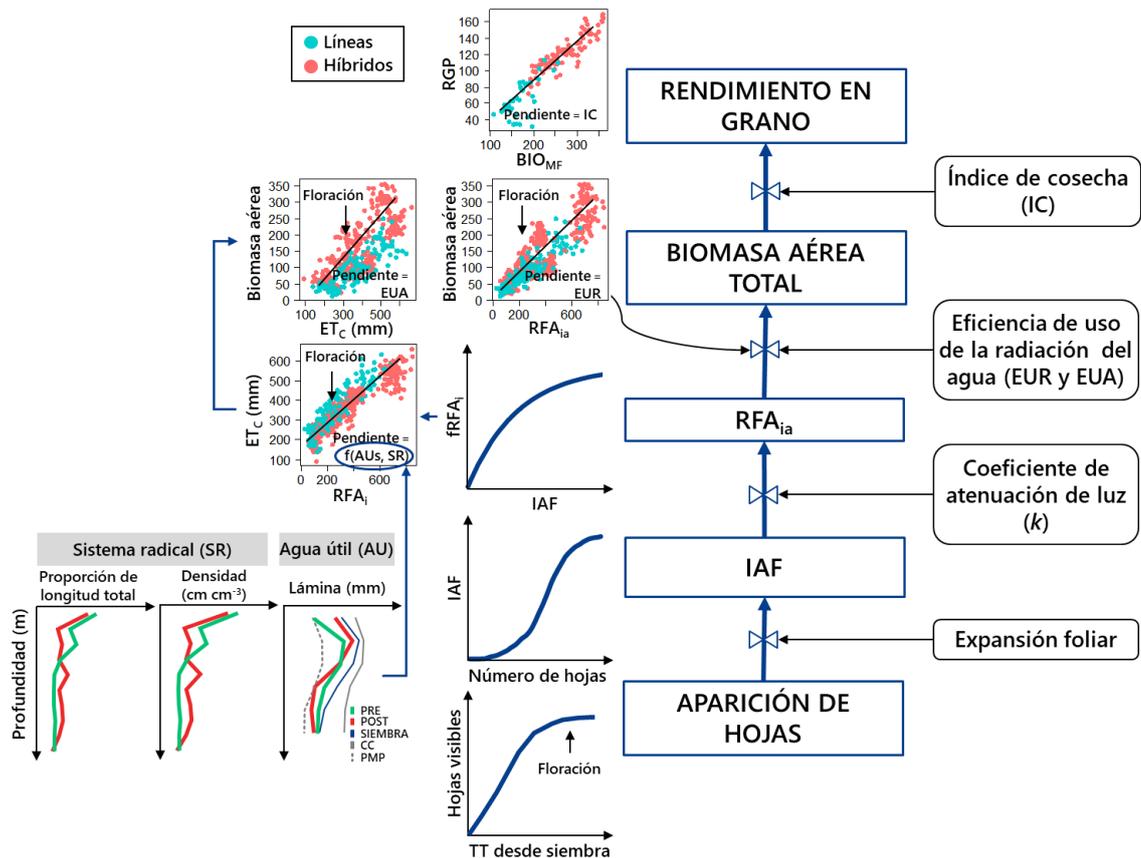


Figura 5.11. Diagrama de flujo de la determinación del rendimiento en función de la captura de recursos y su conversión en biomasa y rendimiento. Para los atributos que fueron cuantificados en el presente capítulo se muestra un resumen de los datos observados. ET_c: evapotranspiración del cultivo; EUA: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa; EUR: eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada para producir biomasa; fRFA_i: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada; IAF: índice de área foliar; RFA_{ia}: radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada; RGP: rendimiento en granos por planta; TT: tiempo térmico.

5.4.1 Diferencias entre grupos genotípicos

En cuanto a la duración del ciclo desde la siembra a madurez fisiológica, líneas e híbridos en 2013/14 no difirieron, mientras que en la campaña 2014/15 el ciclo de híbridos fue solo un 5% más largo (*i.e.*, 85 °C día) (Figura 5.1). Sin embargo, los grupos genotípicos difirieron en la partición de la duración del ciclo en sus distintos períodos. Los híbridos tuvieron menor duración del período vegetativo y una mayor duración del período reproductivo. La menor duración del período vegetativo se debería a una mayor tasa de aparición de hojas producto de la heterosis que expresan, como fuera ya

demostrado para materiales canadienses en que la duración total del ciclo de líneas e híbridos no difirió, pero los híbridos tuvieron una floración más temprana y una mayor duración del período de llenado de los granos (Tollenaar *et al.*, 2004). Asimismo, en un trabajo que evaluó un subconjunto de los genotipos aquí estudiados, se demostró que los requerimientos de tiempo térmico para llegar a antesis fueron menores en híbridos que en líneas, y que esta diferencia no implicó una reducción en el número final de hojas, sino una mayor tasa de aparición de las mismas (D'Andrea *et al.*, 2009). El vigor híbrido permitió que los híbridos desplieguen un canopeo que, a diferencia de lo encontrado en líneas que difícilmente alcancen el IAF crítico (D'Andrea *et al.*, 2009), logran no solo alcanzarlo (Tollenaar y Wu, 1999; Munaro *et al.*, 2011a) sino también mantener niveles de interceptación elevados aún en madurez fisiológica (Cuadro 5.2). Esto, junto con la mayor duración del período de llenado activo de los granos y, sumado a un sistema radical más denso en postfloración, especialmente en los estratos más profundos (Figura 5.3), permitió que los híbridos logren sostener una mayor captura de radiación, en particular durante el período de llenado activo. En maíz, el llenado de los granos es altamente dependiente de la fotosíntesis actual (Borrás *et al.*, 2004), por lo tanto, capturar una mayor cantidad de recursos durante el llenado es crítico para alcanzar un mayor rendimiento.

Las diferencias en la acumulación de biomasa entre líneas e híbridos se expresaron principalmente en el período de llenado efectivo de los granos y en el período crítico, así como las diferencias en la extensión del sistema radical se hallaron en el muestreo realizado al final del período crítico. Líneas e híbridos difieren en los factores que limitan su rendimiento en grano. En híbridos, el rendimiento está correlacionado tanto con la biomasa aérea en madurez fisiológica como con el índice de cosecha, mientras que, en líneas, la mayor limitante para el rendimiento estaría asociada a una capacidad limitada para asignar biomasa a los granos más que a su capacidad de acumular materia seca (Tollenaar *et al.*, 2004). Esa menor capacidad de alojar biomasa en los granos hace que las diferencias en la acumulación de biomasa entre líneas e híbridos se vean magnificadas en el período de llenado de los granos (Cuadro 5.2).

Por otro lado, los grupos genotípicos no se diferenciaron en la captura del recurso agua, sino en la eficiencia en que lo utilizaron. A pesar de que los híbridos lograron alcanzar niveles notablemente mayores de radiación interceptada, producción de biomasa y rendimiento, líneas e híbridos solo difirieron en 34 mm en la ET_C acumulada a lo largo del ciclo en la campaña 2013/14, mientras que en 2014/15 no hubo diferencias entre grupos genotípicos ni en la ET_C total, ni en la ET_C de los distintos períodos. Aun así, probablemente las líneas hayan tenido una menor participación de la transpiración respecto a la evaporación directa del suelo debido a su menor área foliar y, en consecuencia, cobertura (Villalobos y Fereres, 1990) como lo indican los menores valores $fRFA_{iMAX}$ y $fRFA_{iMF}$ encontrados en este grupo (Cuadro 5.2). Sumado a esto, la tendencia a una mayor lámina de agua en el perfil del suelo en las líneas respecto a los híbridos es indicativa de una mayor cantidad de agua transpirada por los segundos (Figura 5.6). A su vez, el mayor vigor de los híbridos en rasgos como la producción de biomasa y rendimiento en grano dio lugar a mayores eficiencias de conversión del agua consumida en biomasa y rendimiento (Cuadro 5.2). La mayor EUA encontrada en los híbridos para todos los períodos analizados generalmente estuvo acompañada por una mayor EUR, tanto para producir biomasa como rendimiento en grano. Esta tendencia es esperable considerando la relación implícita de ambas eficiencias según la aproximación utilizada para interpretar la determinación del rendimiento a través de la producción de biomasa y esta última a partir de la captura y uso de un recurso dado (Caviglia *et al.*, 2004). En general, las eficiencias de uso, incluso la EUA_{MAX} , fueron mayores en 2014/15, excepto para la EUR durante el llenado, que solo se diferenció y fue superior en híbridos en

2013/14. Esta mayor eficiencia posiblemente haya estado motorizada por la elevada nubosidad que caracterizó al período de llenado en 2013/14, con niveles de RFA notoriamente menores (Figura 5.1), condición que aumenta la EUR de maíz al incrementar la componente difusa de la radiación incidente (Gao *et al.*, 2018).

5.4.2 Sistema radical y su impacto en la expresión de la heterosis

En maíz, se estima que la biomasa radical es máxima inmediatamente después de anéxsis, hallándose la mayor parte del sistema radical en los primeros 30 cm del suelo (Dwyer *et al.*, 1996; Amos y Walters, 2006, Fan *et al.*, 2016). En el presente trabajo, la mayor proporción del sistema radical tanto en líneas como en híbridos se alojó en los estratos más superficiales (*i.e.*, primeros 40 cm; Figuras 5.7 y 5.8). Sin embargo, al inicio del período crítico, líneas e híbridos no difirieron en la longitud total del sistema radical, ni en la longitud de raíces hallada en cada estrato en particular, así como tampoco hubo diferencias en la lámina de agua en los distintos estratos (Figuras 5.3 y 5.6). Los híbridos tuvieron mayor densidad radical en postfloración en estratos de profundidad mayor a 60 cm y una mayor extracción de agua en profundidades mayores a 120 cm que las líneas. Una mayor longitud de raíces en estratos profundos (mayores a 120 cm) en postfloración estuvo correlacionada positivamente con el rendimiento en grano en líneas e híbridos ($r=0,43$, $p<0,001$, datos no mostrados). Trabajos previos que, basados en el uso de modelos de simulación, simularon un sistema radical más profundo, demostraron que este podría impactar positivamente en el rendimiento en grano (Hammer *et al.*, 2009, Carretero *et al.*, 2014). Los datos de esta tesis permiten corroborar en condiciones de campo que dicha relación existiría, y que entonces, el acceso a una mayor cantidad de agua disponible, por una mayor exploración del perfil en profundidad, permite no solo un mejor aprovechamiento del agua sino también una mejora en la explotación de la heterosis (Araus *et al.*, 2010).

La longitud de raíces en estratos de más de 120 cm de profundidad fue el rasgo que, junto con el rendimiento en grano y la biomasa acumulada durante el llenado, mostró mayores niveles de heterosis. En maíces tropicales, se ha demostrado que variaciones en el rendimiento entre híbridos y líneas bajo diferentes niveles de estrés hídrico, estuvieron explicadas por un mejor estado hídrico en los híbridos, y que, independientemente de la condición hídrica (*i.e.*, bien regado o bajo dos intensidades de estrés hídrico), la expresión de la heterosis estuvo mediada por un mejor uso del agua (Araus *et al.*, 2010). Los autores de dicho trabajo postulan que las líneas, aún en condiciones de buena disponibilidad hídrica, estuvieron sometidas a algún grado de déficit hídrico que originó una disminución en la disponibilidad de fotoasimilados durante el llenado. En cambio, los híbridos tendrían raíces más profundas que les ofrecen una ventaja en el estado hídrico de la planta, particularmente bajo condiciones ambientales de alto déficit de presión de vapor. Los resultados de esta tesis indicarían que en maíces templados existiría una tendencia similar, y que la expresión de la heterosis para rendimiento está relacionada con el acceso al agua disponible en el perfil, específicamente en los estratos más profundos durante el período de llenado de los granos, lo cual permite un sostenimiento del área foliar verde. A su vez, la longitud de raíces a más de 120 cm en postfloración estuvo asociada positivamente con el sostenimiento del área foliar verde durante el llenado (*i.e.*, $fRFA_{IMF}$) y con la RFA_{ia} durante el llenado de los granos ($r=0,37$ y $r=0,39$, respectivamente, $p<0,05$, datos no mostrados), indicando que los genotipos que accedieron al agua almacenada en los estratos más profundos sostuvieron un mayor nivel de actividad fotosintética durante el llenado, y esto desencadenaría un mayor rendimiento (Ahmadzadeh, *et al.*, 2004; Tollenaar *et al.*, 2004). Estos resultados coinciden también con hallazgos recientes en

girasol (Mangieri *et al.*, 2017), que establecieron que la mayor supervivencia y actividad del sistema radical era responsable de la mayor persistencia del área foliar en híbridos *stay-green* respecto a los *fast dry-down*, en un proceso mediado por las citoquininas.

En resumen, contar con mayor densidad de raíces en estratos profundos en postfloración hace posible que el cultivo acceda a agua en profundidad manteniendo el área foliar verde y por ende la actividad fotosintética durante el llenado, y esto permite sostener la provisión de asimilados a los granos. La existencia de variabilidad genotípica entre los genotipos evaluados (Figuras 5.4, 5.5, 5.7 y 5.8) indica que la identificación de genotipos con raíces más profundas permitiría sostener y/o aumentar los beneficios que la explotación de la heterosis ha generado en el cultivo de maíz. El desarrollo de genotipos con sistemas radicales con una arquitectura más eficiente, y no simplemente con un mayor tamaño, generará aumentos en el rendimiento. En este sentido, combinar un sistema radical más profundo junto con características que disminuyan el costo metabólico de la exploración del suelo, permitiría mejorar la captura de agua y generaría aumentos en el rendimiento en grano bajo estrés hídrico, como se ha demostrado para genotipos con mayor aerénquima cortical (Chimungu *et al.*, 2015) o con un menor número de raíces laterales (Zhan *et al.*, 2015).

5.4.3 Asociación entre rasgos

Al explorar cual fue la relación de los diferentes rasgos estudiados con el RGP pudo establecerse que tanto en líneas como en híbridos la capacidad de acumular biomasa, su partición a destinos reproductivos (*i.e.*, IC) y las eficiencias con que se utilizaron los recursos capturados fueron los atributos que más fuertemente se asociaron con el rendimiento en grano, así como con su nivel de heterosis (Figura 5.10). En general, las asociaciones del RGP con la cantidad de recursos (agua y radiación) capturados fueron inexistentes o débiles (*i.e.*, ángulos entre vectores $> 45^\circ$ o vectores de menor longitud). Estas tendencias respecto a qué rasgos mostraron la mayor asociación con el RGP (*e.g.*, eficiencias de uso, IC, producción de biomasa) y cuáles no (*e.g.*, RFA_{ia-MF} y ET_{C-MF}) coinciden con los rasgos para los cuales se encontró ganancia genética en maíces templados comerciales empleados en Argentina desde 1980, como efectos indirectos de la selección por rendimiento en grano (Curin *et al.*, 2020). La mejora genética produjo un aumento en la eficiencia de uso de los recursos que no implicó una mayor cantidad de recursos necesarios para sostener la ganancia de rendimiento alcanzada.

A su vez, la longitud total del sistema radical tanto en prefloración como en postfloración no se asoció con el RGP ni en líneas ni híbridos (en estos solo positivamente la $LR_{PRE0-200}$) y se asoció negativamente con su heterosis. Sin embargo, la heterosis del RGP se asoció positivamente con una mayor longitud de raíces en los estratos más profundos (*i.e.*, >120 cm), y el RGP en híbridos se asoció positivamente con la $LR_{POST120-200}$. Estas tendencias respecto al sistema radical apoyan el beneficio que representaría para el cultivo un sistema radical más profundo pero no necesariamente más denso en los estratos superficiales, como el idiotipo propuesto por Lynch (2013) que permite co-optimizar la captura de agua y N, minimizando el costo metabólico asociado al crecimiento y mantenimiento de un sistema radical profuso. En este mismo sentido, para maíces templados americanos se ha demostrado que el mejoramiento del cultivo ha generado aumentos en el rendimiento que fueron acompañados por cambios en la arquitectura del sistema radical, pero no en la cantidad de agua capturada, aun incluyendo en el estudio tanto híbridos simples como dobles (Messina *et al.*, 2021). Estos cambios habrían generado un sistema radical de menor tamaño, más eficiente en la captura de agua, que permitió destinar una mayor proporción de asimilados a la espiga, mejorando

indirectamente la estabilidad reproductiva, lo cual permite la mejor adaptación del cultivo a las altas densidades de siembra utilizadas en la actualidad. Es necesario profundizar en el estudio de rasgos relacionados con la arquitectura del sistema radical, de modo de poder establecer qué características generarán un impacto positivo en el RGP de los cultivos. A su vez, dadas las dificultades que plantea el fenotipado a campo del sistema radical en un gran número de genotipos, como los que requiere evaluar un programa de mejoramiento, será crítico el desarrollo de estrategias de fenotipado de alto caudal que permitan la inclusión de estos rasgos en el proceso de selección.

CONCLUSIÓN

El presente capítulo permitió abordar e integrar aspectos del cultivo sobre los cuales existe escasa información disponible, inexistente en muchos casos para líneas endocriadas y mucho menos aun para un diseño dialélico completo. Esto permitió profundizar en el estudio de las bases de la heterosis, destacando la importancia del sistema radical y del estado hídrico del cultivo en la expresión de la misma. A su vez, se detectó la existencia de variabilidad genotípica para los rasgos cuantificados del sistema radical, y se pudo corroborar a campo la importancia que la profundización de las raíces posee en la determinación del rendimiento en grano. Por último, se pudo establecer que son las eficiencias de uso y no la cantidad de recursos capturados las que permiten alcanzar un mayor rendimiento en grano.

Respecto a las hipótesis de trabajo, la primera hipótesis se rechaza parcialmente. Si bien los grupos genotípicos mostraron diferencias notables en su capacidad de acumulación de biomasa, y en la mayoría de las eficiencias de uso de los recursos, las diferencias en la captura de estos solo se hallaron para la radiación interceptada. En cuando al agua evapotranspirada, solo se detectaron diferencias entre grupos genotípicos en el período de llenado en la campaña 2013/14. En cuanto a la segunda hipótesis, esta no fue rechazada. Los rasgos relacionados con el sistema radical tuvieron heterosis y esta fue particularmente relevante en postfloración. La presencia de raíces en profundidad (> 120 cm) en postfloración mostró una relación positiva con el rendimiento.

CAPÍTULO 6

Conclusiones generales

6.1 INTRODUCCIÓN

La producción de biomasa de un cultivo suele interpretarse como el producto entre la oferta de recursos, la eficiencia para su captura y la eficiencia para su conversión en biomasa. Una proporción de esta biomasa es lo que se cosecha en forma de grano. La acumulación de biomasa, tanto aérea como radical sigue un patrón sigmoideo, siendo la biomasa aérea máxima en madurez fisiológica, mientras que la biomasa radical se hace máxima hacia el final del período crítico (Amos y Walters, 2006), momento a partir del cual los fotoasimilados se destinan principalmente al llenado de los granos. A su vez, la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico junto con la asignación de biomasa a la espiga (*i.e.*, TCE_{PC}/TCP_{PC}) determinan la tasa de crecimiento de la espiga en el PC, que en función de la eficiencia reproductiva (*i.e.*, NGE_1/TCE_{PC}) determinará el número de granos fijados, el principal determinante del rendimiento en grano en el cultivo de maíz. Esta aproximación ecofisiológica para definir la generación del rendimiento ha sido ampliamente descrita tanto en híbridos (Andrade *et al.*, 1999; Pagano y Maddonni, 2007; Borrás *et al.*, 2007) como en líneas de maíz (Echarte y Tollenaar, 2006; D'Andrea *et al.*, 2009; Munaro *et al.*, 2011a; D'Andrea *et al.*, 2013). Sin embargo, el énfasis ha estado mayormente puesto en la producción de biomasa aérea, siendo escaso el conocimiento referido al sistema radical, especialmente en condiciones de cultivo a campo.

Previo al inicio de este proyecto, en los trabajos realizados por Munaro *et al.* (2011 a y b) se estudió (i) la respuesta a la disponibilidad de nitrógeno de líneas, híbridos y la heterosis del rendimiento en grano y de sus determinantes ecofisiológicos y (ii) la interacción de la heterosis con el ambiente para algunos de los rasgos estudiados en la presente tesis. Esos estudios se centraron en el análisis de 6 líneas endocriadas y 12 de los híbridos simples que derivan del cruzamiento entre ellas. El presente trabajo amplió el análisis a un mayor número de ambientes y a la totalidad de los híbridos (30), condición necesaria para una interpretación correcta del control genético de dichos rasgos. Además, en el presente estudio se incorporó el análisis de la plasticidad fenotípica de líneas e híbridos, y rasgos que no habían sido previamente caracterizados. Al presente, los estudios que evalúan plasticidad fenotípica y la interacción de la heterosis con el ambiente en maíz se reducen a su análisis en híbridos o a un grupo reducido de rasgos, usualmente morfológicos y de fácil medición (Li *et al.*, 2018), pero no aquellos de naturaleza funcional (*e.g.*, representativos de la capacidad de fijar carbono como la EUR) en cuanto a la determinación del rendimiento en grano.

El desarrollo de esta tesis permitió profundizar en el conocimiento que a la actualidad poseemos respecto a las bases ecofisiológicas y genéticas que subyacen a diferentes procesos y características del cultivo de maíz. A partir del fenotipado de numerosos atributos en 14 ambientes y tomando como base un diseño dialélico completo se logró (i) establecer diferencias en la plasticidad fenotípica de líneas, híbridos y heterosis; (ii) estudiar las bases genéticas determinantes de los rasgos, y su diferente expresión en función del ambiente; (iii) caracterizar la capacidad de capturar recursos y la eficiencia con que son utilizados a través del ciclo del cultivo tanto en líneas como en híbridos; y (iv) describir la arquitectura del sistema radical de líneas e híbridos, y su relación con la captura de agua y la heterosis (Figura 6.1).

Es importante destacar que la presente tesis no solo ha profundizado en el estudio de características poco exploradas (*i.e.*, plasticidad de la heterosis, arquitectura del sistema radical, bases genéticas de atributos secundarios, etc.), sino que además el trabajo fue realizado utilizando germoplasma de *background* genético diverso (*e.g.*, origen, tipo de grano), en general poco estudiado más allá de centros internacionales de investigación como el CIMMYT (cimmyt.org). Gran parte de la información disponible sobre el cultivo

de maíz ha sido generada empleando materiales de origen norteamericano o europeo. Las líneas endocriadas empleadas en esta tesis fueron seleccionadas por sus características contrastantes respecto a algunos determinantes ecofisiológicos del rendimiento (*e.g.*, foliosidad, altura de planta, tamaño de espiga, persistencia del área foliar, peso del grano, eficiencia reproductiva; Cuadro 2.1) a partir de un número mayor de líneas evaluadas (D'Andrea *et al.*, 2006). Pero, además de la variabilidad fenotípica, estas líneas representan buena parte de la variabilidad genotípica disponible en el Programa de Mejoramiento de Maíz del INTA Pergamino ya que pertenecen a sus diferentes grupos heteróticos (*i.e.*, Argentino Caribe, P465, dentado americano). La información fue generada a partir del uso de germoplasma de origen, en su mayoría, local.

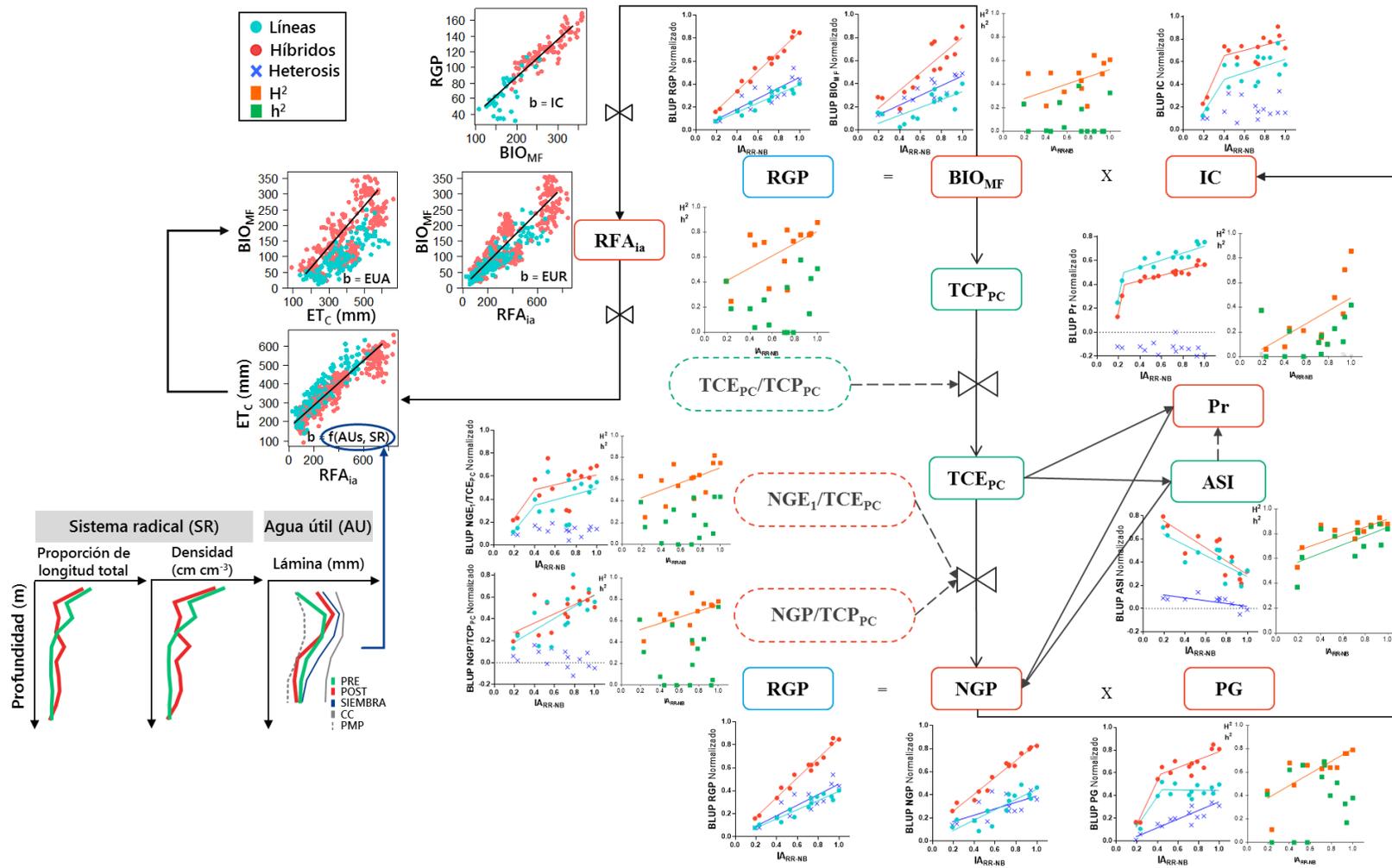


Figura 6.1. Diagrama de flujo de los principales determinantes ecofisiológicos y numéricos del rendimiento en grano. Las flechas sólidas indican efectos directos y las punteadas eficiencias o particiones. Los rasgos (excepto RGP) fueron coloreados de acuerdo con el momento en que se evaluaron (verde para el período crítico, naranja para madurez fisiológica). Para los rasgos en que se cuantificó la plasticidad fenotípica de líneas, híbridos y de la heterosis, y la respuesta de las

heredabilidades en sentido estricto (h^2) y amplio (H^2) al índice ambiental, se muestra la respuesta encontrada, en los casos en que fue significativa. Para los rasgos relacionados con captura de recursos y arquitectura del sistema radical se muestra un resumen de los datos observados. ASI: intervalo anthesis-*silking*; BIO_{MF} : biomasa aérea en madurez fisiológica; ET_C : evapotranspiración del cultivo; EUA: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa; EUR: eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada para producir biomasa; IA_{RR-NB} : índice ambiental de rendimiento relativo normalizado balanceado; IC: índice de cosecha; NGE_1 : número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RFA_{ia} : radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC} : tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC} : tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

6.2 AVANCES LOGRADOS Y APORTES AL CONOCIMIENTO. CONFRONTACIÓN DE HIPÓTESIS

6.2.1 Plasticidad fenotípica

En la primera parte de resultados de la presente tesis se abordó el estudio de la plasticidad fenotípica del rendimiento y de rasgos relacionados con sus componentes numéricos, el ASI, la producción de biomasa aérea y su partición entre órganos vegetativos y reproductivos, tanto en el período crítico como en madurez fisiológica. Líneas e híbridos mostraron diferentes tipos de respuesta a los cambios en la calidad ambiental (*i.e.*, al IA_{RR-NB}) para los diferentes rasgos, pudiendo detectar 3 tipos de respuesta: (i) lineal, para el RGP, NGP, BIO_{MF} , ASI y NGP/TCP_{PC} ; (ii) bilineal, en rasgos como PG, IC, prolificidad y NGE_1/TCE_{PC} ; y (iii) ausencia de respuesta al IA, para TCP_{PC} , TCE_{PC} y TCE_{PC}/TCP_{PC} . La respuesta bilineal permitió identificar valores umbrales de IA en los que se produjo un cambio en la respuesta al ambiente, siendo esta siempre mayor para el rango de peores ambientes (*i.e.*, valores de IA por debajo del punto de quiebre). Es decir que, estos rasgos mantuvieron estable su valor fenotípico en el rango de ambientes de calidad superior al punto de quiebre, pero por debajo de éste su valor fenotípico se vio disminuido y de similar manera para líneas e híbridos. En cuanto a los rasgos para los que no se halló un modelo de respuesta al ambiente, no es posible afirmar que se trate de caracteres con una fuerte robustez fenotípica (*i.e.*, que mantienen su valor fenotípico constante), ya que los mismos mostraron una considerable dispersión de valores medios, pero sin una tendencia clara a través de los cambios en la calidad ambiental. En este sentido, modificar el modo en que se cuantificó la calidad del ambiente (*e.g.*, incluyendo variables agroclimáticas) podría permitir mejorar la predicción del comportamiento de estos caracteres frente a cambios ambientales. A su vez, es posible que haya variabilidad genotípica dentro de los híbridos y líneas estudiados que no se visualizan en el análisis por haber trabajado a nivel de grupo genotípico, pero que podrían explicar esta falta de respuesta.

Se encontró además una relación positiva entre la plasticidad de la heterosis y la plasticidad fenotípica de los diferentes rasgos evaluados, tanto al evaluarlos en líneas como en híbridos (Figura 6.2a). Los rasgos que exhibieron la mayor plasticidad de la heterosis fueron más plásticos en ambos grupos genotípicos (*i.e.*, RGP, NGP, PG, BIO_{MF}). También fueron los rasgos en los que la plasticidad fue proporcionalmente mayor en híbridos que en líneas (*i.e.*, mayor relación b_H/b_L) y, en general, presentaron mayor nivel de heterosis porcentual (promedio de todos los ambientes) (Figura 6.2b y 6.2c). Estos resultados están en línea con la hipótesis 1: “*la plasticidad de la heterosis (i.e., la respuesta de la heterosis al rango ambiental explorado) varía marcadamente entre rasgos, y su variación depende del grado de variación en la plasticidad fenotípica registrada entre híbridos y líneas*”, por lo cual la misma no fue rechazada. Los diferentes rasgos evaluados mostraron valores de plasticidad tanto del rasgo *per se* como de la heterosis muy diferentes, y aquellos de mayor plasticidad fenotípica fueron también aquellos en que se halló mayor plasticidad de la heterosis, y esa plasticidad fue mayor cuando en proporción la plasticidad fenotípica observada en híbridos fue superior a la observada en líneas.

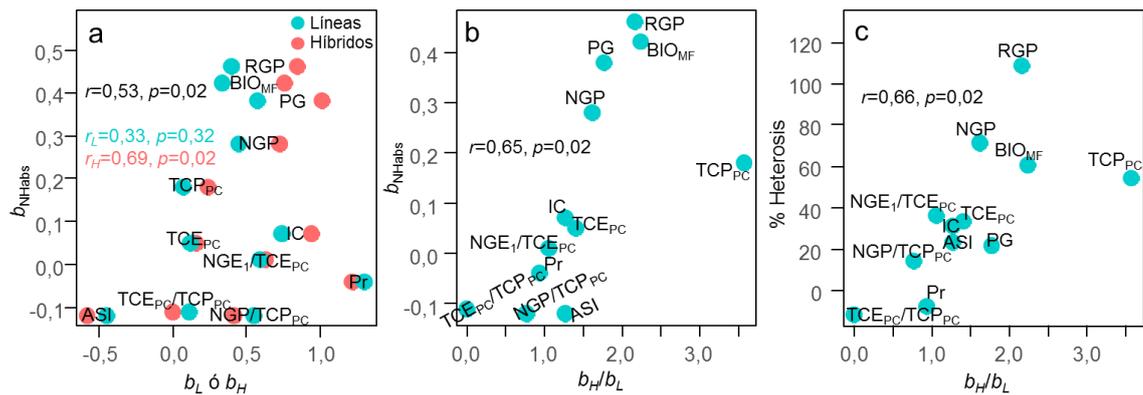


Figura 6.2. Correlaciones de Pearson entre (a) la plasticidad fenotípica de los rasgos para cada grupo genotípico (b_L y b_H) y la plasticidad de la heterosis absoluta (b_{NHabs}); (b) el cociente entre la plasticidad del rasgo en híbridos y la plasticidad del rasgo en líneas (b_H/b_L) y la plasticidad de la heterosis absoluta (b_{NHabs}); y (c) el cociente entre la plasticidad del rasgo en híbridos y la plasticidad del rasgo en líneas (b_H/b_L) y la heterosis porcentual. En (a) los valores de prolificidad fueron excluidos del análisis de regresión. En el caso de los atributos que exhibieron una respuesta bilineal, se computo un valor de b ponderado por el valor del punto de quiebre. Para cada correlación se indican los valores del coeficiente de Pearson (r). ASI: intervalo antesis-silking; BIO_{MF} : biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE_1 : número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC} : tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC} : tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

6.2.2 Bases genéticas

En la segunda parte de los resultados se profundizó en el estudio de las bases genéticas determinantes del rendimiento en grano, sus componentes numéricos, el ASI, la producción de biomasa aérea y su partición entre órganos vegetativos y reproductivos, tanto en el período crítico como en madurez. Para la mayoría de los atributos evaluados las interacciones de las ACG y ACE con el ambiente fueron significativas, de acuerdo con lo planteado en la hipótesis 2 “*Las diferentes condiciones ambientales exploradas determinan cambios en la ACG y la ACE de los genotipos en atributos relacionados con la producción de biomasa aérea (e.g., TCE_{PC} , TCP_{PC}) y su partición (e.g., NGP/TCP_{PC} , NGE_1/TCE_{PC} , IC)*”, la cual no ha sido rechazada. Pudieron identificarse líneas que mostraron cambios de ranking para sus valores de ACG para varios atributos, bajo situaciones ambientales particulares. Por ejemplo, la línea ZN6 tuvo un comportamiento intermedio en el análisis multiambiental, pero en el ambiente con limitación preponderante de agua tuvo un comportamiento superior al resto de los genotipos evaluados (Figura 4.5). Contrariamente, la línea LP611 tuvo un mal desempeño en general en el análisis multiambiental y en el ambiente con limitación de agua, pero su desempeño estuvo entre los superiores en el ambiente con limitación preponderante de N.

A su vez, dependiendo de la situación ambiental particular (*i.e.*, potencial, con limitación preponderante de agua o N) hubo cambios en la relevancia que tuvieron los efectos aditivos y no aditivos en la determinación de los caracteres. Excepto para el ASI y el PG, que en todas las situaciones mostraron una fuerte preponderancia de los efectos aditivos en su determinación (Figura 4.4), en el resto de los caracteres evaluados en la situación ambiental con limitación preponderante de N fue notoria la mayor relevancia que tomaron los efectos no aditivos en la determinación de los rasgos, respecto a lo encontrado para los ambientes potencial y con limitación hídrica. Esta información es

sumamente importante para guiar la estrategia de selección a seguir dependiendo del ambiente objetivo. Dada la relevancia que los efectos aditivos han tenido tanto en el ambiente potencial como bajo limitación por agua, es esperable que una estrategia a largo plazo como la selección recurrente pueda ser exitosa, ya que esta permite aumentar la frecuencia de alelos con efectos aditivos en la población mejorada. A su vez, si el objetivo del programa de mejoramiento es generar materiales con un comportamiento superior bajo limitación por N, es necesario tener en consideración la relevancia que aquí toman los efectos no aditivos, y cómo entonces debieran comparativamente asignarse más recursos a la evaluación de los híbridos *per se*.

Al intentar establecer tendencias en la respuesta de las heredabilidades al cambio en la calidad ambiental, cuantificado a través del IA_{RR-NB} , se encontró una respuesta lineal para la H^2 en varios atributos (BIO_{MF} , PG, Pr, ASI, TCE_{PC}/TCP_{PC} , NGE_1/TCE_{PC} y NGP/TCP_{PC}) pero para la h^2 solo se halló una respuesta para el ASI, un rasgo que a su vez superó los valores h^2 del RGP en todos los ambientes. Teniendo en cuenta lo mencionado previamente respecto a la relevancia diferencial de los efectos aditivos y no aditivos de acuerdo a si la limitación principal estuvo más ligada al N o al agua, es esperable esta falta de una tendencia clara a través del IA. Dicho IA fue construido a partir de ambientes que combinaron diferentes niveles tanto de estrés hídrico como por N, que permitieron generar un gradiente amplio de calidad ambiental en cuanto al rendimiento que el cultivo logró alcanzar en ellos, pero que no permite discernir el nivel de estrés del tipo de limitación que lo produjo (*i.e.*, por N o de agua). Con respecto a esto último, es posible que, si el IA fuera una cuantificación del nivel de estrés hídrico o por N explorado en cada ambiente, mejore la asociación de los cambios en las heredabilidades con la calidad ambiental.

6.2.3 Captura y eficiencia de uso de recursos

En la tercera y última parte de resultados se integraron a los caracteres de producción y partición de biomasa aérea, caracteres relacionados con la duración del ciclo, la captura y eficiencia de uso de recursos, y la arquitectura y funcionalidad del sistema radical. Estos últimos, han sido prácticamente inexplorados en líneas endocriadas, y escasamente estudiados en el cultivo de maíz en general, en especial bajo condiciones de cultivo a campo.

Los grupos genotípicos no difirieron en la duración total del ciclo (solo en 2014/15 difirieron en 85 °C día), pero sí en la duración relativa de los diferentes períodos (Cuadro 5.2). Los híbridos tuvieron menor duración de los períodos vegetativo y crítico, y mayor duración del período de llenado de los granos. En cuanto a la captura de recursos, los híbridos superaron a las líneas en la captura de radiación en todos los períodos considerados, pero no hubo diferencias en la cantidad de agua evapotranspirada, excepto en el período de llenado de la campaña 2013/14, en que fue 16 mm mayor para híbridos. La producción de biomasa fue también mayor en híbridos para los distintos períodos del ciclo. Respecto a las eficiencias de uso, en general los híbridos superaron a las líneas, especialmente en la campaña 2014/15 (Figura 5.2). Por lo tanto, la hipótesis 3 “*Líneas e híbridos difieren en su capacidad de capturar recursos (i.e., radiación y agua), en la eficiencia con que los utilizan y, por lo tanto, en la acumulación de biomasa a través del ciclo de cultivo*” ha sido parcialmente rechazada. Los grupos genotípicos no difirieron en el uso de agua, aunque es esperable que sí hayan diferido en la proporción de la misma que se perdió por evaporación del suelo y la que fue destinada a transpiración por las plantas. Dada la mayor cantidad de radiación interceptada por los híbridos, su mayor área foliar y por ende cobertura y captura de radiación, es probable que la cantidad de agua

transpirada haya sido superior, y que la mayor cobertura del suelo en este grupo haya disminuido las pérdidas por evaporación directa desde el suelo respecto a lo que ocurre con las líneas, que en ningún caso alcanzaron el IAF crítico. La cuantificación correcta de estos aspectos requerirá de estudios futuros más detallados.

En cuanto a la arquitectura y funcionalidad del sistema radical, no hubo diferencias entre líneas e híbridos en la longitud del mismo en prefloración, pero sí en postfloración, siendo los niveles de heterosis para el perfil completo de un 42%, y de un 79% si se considera la longitud de raíces en el estrato de 120 a 200 cm de profundidad. Estos niveles de heterosis ubicaron a estos caracteres entre los rasgos con mayor expresión de la heterosis, junto con el RGP y la biomasa aérea acumulada para los diferentes períodos estudiados (Figura 5.9). De este modo, la hipótesis 4 “*La expresión de la heterosis es significativa para atributos relacionados con el sistema radical (profundidad de exploración de raíces, longitud radical), de la misma manera que lo observado para otros caracteres ecofisiológicos (biomasa aérea e índice de cosecha) y los determinantes numéricos del rendimiento (número y peso de los granos)*” fue parcialmente rechazada, dado que la expresión de la heterosis fue notable para los atributos relacionados con la longitud del sistema radical en postfloración, pero esto no ocurrió en el muestreo de prefloración.

6.3 IMPLICANCIAS Y PERSPECTIVAS A FUTURO

Los resultados obtenidos en esta tesis han generado información de utilidad tanto para la ecofisiología como para el mejoramiento del cultivo de maíz. A través de los diferentes capítulos se han mostrado resultados novedosos respecto al conocimiento existente al presente. En la actualidad, no existen en la bibliografía datos publicados en los que se evalúen los caracteres aquí estudiados en un grupo de ambientes tan grande y variable en cuanto a localidades, años, disponibilidad hídrica y de N involucrados, y mucho menos con un diseño genético que permita una correcta estimación de los controles genéticos, como lo es el experimento dialélico completo. A su vez, se han cuantificado, en un número menor de ambientes, pero no por esto con menor relevancia, atributos que al momento han sido poco descritos, en general en maíz y mucho menos aún en distintos tipos de germoplasma (*i.e.*, líneas endocriadas y sus híbridos derivados), como aquellos rasgos relacionados con la captura de agua y la arquitectura del sistema radical. Para todos los atributos evaluados se ha cuantificado el nivel de heterosis, siendo la primera vez que se cuantifican niveles de heterosis para la longitud del sistema radical considerando prácticamente el perfil de suelo completo en un experimento llevado a cabo en condiciones de cultivo a campo (Figura 6.3). A continuación, se discuten algunas de las implicancias que pueden tener los resultados obtenidos, y se plantean posibles líneas de investigación futura.

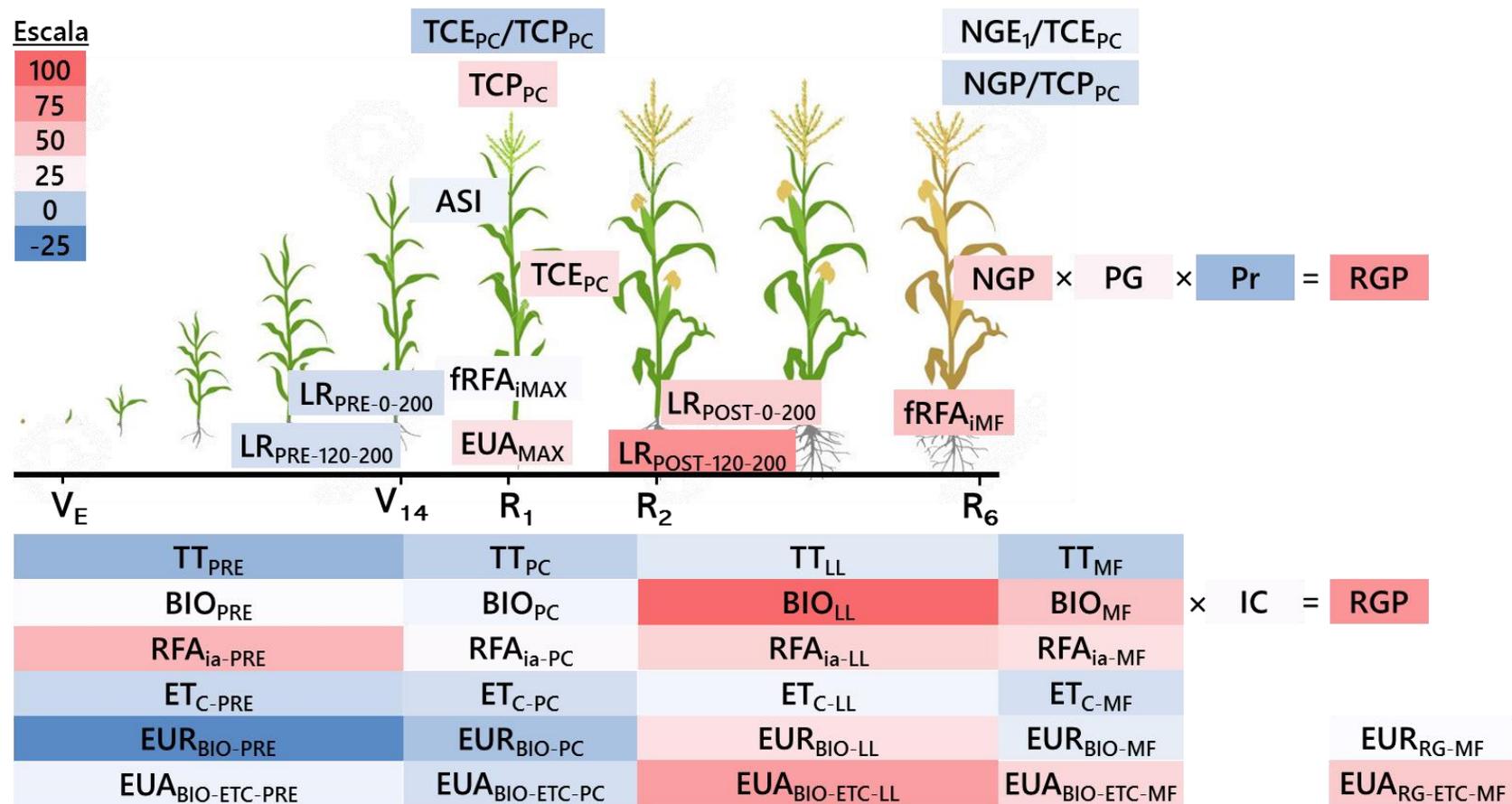


Figura 6.3. Representación esquemática del ciclo del cultivo de maíz indicando todos los rasgos para los que fue computada la heterosis porcentual. Las cajas fueron coloreadas con una escala de rojo a azul, que indica valores más positivos a más negativos, respectivamente, de acuerdo al nivel de heterosis porcentual observado en la campaña 2013/14. ASI: intervalo anthesis-silking; BIO: biomasa aérea acumulada durante el período indicado; ET_C : evapotranspiración del cultivo acumulada durante el período indicado; EUA: eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado; EUA_{MAX} : eficiencia de uso del agua evapotranspirada para producir biomasa máxima; EUR: eficiencia de uso de la radiación interceptada acumulada para producir biomasa (BIO) o rendimiento en grano (RG) durante el período indicado; $fRFA_{iMAX}$: fracción de radiación

fotosintéticamente activa interceptada máxima; $fRFA_{iMF}$: fracción de radiación fotosintéticamente activa interceptada en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; LL: período de llenado efectivo de los granos (desde R2 hasta madurez fisiológica); $LR_{POST-0-200}$: longitud total de raíces en R₂; $LR_{POST-120-200}$: longitud de raíces en R₂ en el estrato de 120 a 200 cm; $LR_{PRE-0-200}$: longitud total de raíces en V₁₄; $LR_{PRE-120-200}$: longitud de raíces en V₁₄ en el estrato de 120 a 200 cm; MF: período del ciclo desde la siembra hasta madurez fisiológica; NGE₁: número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; PC: período crítico; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; PRE: período del ciclo comprendido desde la siembra hasta V₁₄; RFA_{ia}: radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada durante el período indicado; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC}: tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC}: tasa de crecimiento por planta durante el período crítico; TT: tiempo térmico acumulado durante el período indicado.

6.3.1 Implicancias para el mejoramiento genético

El mejoramiento genético de maíz se basa en el mejoramiento de poblaciones que dan origen a líneas, con el objetivo de maximizar el rendimiento del híbrido a través de la explotación de la heterosis. Los ambientes en los que no se aplicó N estuvieron entre los de menor heterosis porcentual para el rendimiento en grano. A su vez, al analizar lo ocurrido con las ACG y ACE en ambientes particulares, el ambiente con estrés preponderante por N se diferenció por la mayor relevancia que allí tuvieron los efectos de la ACE respecto a la ACG. Por lo tanto, frente al creciente interés en una agricultura que reduzca el uso de insumos y la aplicación de fertilizantes, los programas de mejoramiento que se enfoquen en estos sistemas de producción deberán no solo realizar las evaluaciones bajo dichas condiciones, sino también aumentar los recursos destinados a explorar combinaciones híbridas de modo de mejorar la capacidad de identificar híbridos superiores. Además, sería deseable profundizar en el estudio de caracteres secundarios con una base genética más aditiva, que permitan aumentar la eficiencia de selección, ya sea fenotípica o genómica, dada la alta demanda de recursos que las evaluaciones de híbridos generan en los programas de mejoramiento.

Respecto a los ambientes con limitación hídrica, en los que fueron más relevantes los efectos de la ACG respecto a la ACE, pudieron identificarse líneas con un comportamiento de la ACG para la mayoría de los rasgos favorable (*e.g.*, ZN6), intermedio (*e.g.*, LP2, LP561) o desfavorable (*e.g.*, LP611) (Figura 4.5). En general, ZN6 tuvo buena ACG en el ambiente con estrés preponderante por agua, y en la campaña en que se caracterizó el sistema radical mostró una capacidad de extracción de agua en estratos profundos mayor que las otras líneas evaluadas (Figura 5.7). A su vez, algunos de sus híbridos derivados (*e.g.*, B100×ZN6) tuvieron un comportamiento similar. Este podría ser un indicador de que la mayor exploración del perfil en profundidad es un rasgo beneficioso, y lo será más aún frente a escenarios de escases hídrica. En la campaña 2013/14 hubo una correlación positiva ($r=0,43$, $p<0,001$) entre el RGP y la longitud de raíces en postfloración en el estrato de 120-200 cm.

En ambientes que se caracterizan por una elevada probabilidad de falta de recarga hídrica suficiente de los estratos superficiales por precipitaciones durante el ciclo, pero con un perfil de suelo que permita al cultivo proveerse de agua disponible en profundidad, un sistema radical profundo será beneficioso. Esto indican las simulaciones realizadas en el trabajo de Carretero *et al.* (2014), que muestran el beneficio de un sistema radical profundo para las condiciones de cultivo de la región Pampeana. Este trabajo, junto con los datos mostrados en la presente tesis referidos a una correlación positiva entre un sistema radical profundo y el RGP, indican que la inclusión de este rasgo en el mejoramiento del cultivo podría tener un impacto positivo en el aumento del rendimiento. Si bien los datos aquí mostrados deben considerarse preliminares, ya que las evaluaciones de la arquitectura del sistema radical solo fueron realizadas en una campaña, es importante destacar, como se mencionó previamente, que la mayor longitud de raíces en postfloración en el estrato de 120-200 cm estuvo correlacionada con un mayor RGP ($r=0,43$, $p<0,001$). Esta asociación positiva posiblemente se deba a que una persistencia funcional del sistema radical permite sostener el área foliar verde por un período más prolongado, lo cual permite acumular una mayor cantidad de RFA_i durante el llenado de los granos (correlación entre LR_{POST-120-200} y RFA_{ia-LL}: $r=0,39$, $p=0,002$). Es necesario profundizar en el estudio de estas asociaciones y en las implicancias que pueden tener sobre el rendimiento en grano bajo diferentes situaciones de cultivo.

En un programa de mejoramiento sería impracticable poder fenotipar la profundización del sistema radical completo en un gran número de genotipos. Incluso es improbable que esto pueda realizarse a través del uso de herramientas como la selección

genómica. Sin embargo, teniendo en cuenta la relevancia que un sistema radical profundo tiene en el desempeño productivo del cultivo, es importante destacar que existen algunos rasgos de relativamente simple y rápida determinación que están correlacionados con una mayor profundización radical. Por ejemplo, un menor ángulo radical estuvo correlacionado con la mayor profundización del sistema radicular en maíz, en un trabajo en que se evaluó la distribución de la biomasa radical en estratos de 10 cm para los primeros 60 cm del perfil (Trachsel *et al.*, 2013). En dicho trabajo, se evaluó también el número de raíces de la corona, y hallaron que ambos atributos no se modificaron en los diferentes momentos de muestreo realizados a lo largo del ciclo (*c.a.*, prefloración, floración y madurez fisiológica). Un menor número de raíces de la corona tiene un impacto positivo en la tolerancia a estrés hídrico, generando aumentos en la profundización radical y la captura de agua en profundidad (Gao y Lynch, 2016). Además, el mejoramiento de maíz, en materiales estadounidenses, indirectamente ha disminuido el ángulo radical (York, *et al.*, 2015), a la vez que aumentó la eficiencia del sistema radical al reducir su tamaño manteniendo la capacidad de extracción de agua (Messina *et al.*, 2021). Es necesario profundizar en el estudio de este tipo de rasgos que son de fácil y rápida medición, cuya determinación podría incluso realizarse de manera automatizada en plataformas de fenotipado de alto caudal, haciendo uso del gran avance que en las últimas décadas ha habido en el análisis de imágenes, inteligencia artificial y en el desarrollo de capacidades para analizar la gran cantidad de información que estas plataformas pueden generar. Este tipo de estrategias combinadas con, por ejemplo, selección genómica no solo para rendimiento en grano sino también para rasgos del tipo de los previamente descritos, junto a otros rasgos relevantes como la tolerancia a enfermedades, y el aprovechamiento de modelos de simulación que permiten realizar predicciones respecto al impacto que las modificaciones en unos pocos rasgos pueden tener en el fenotipo del cultivo en diferentes situaciones ambientales, podrían permitir sostener la creciente demanda de producción de alimentos (Cooper *et al.*, 2014; Bernardo, 2020).

6.3.2 Investigaciones futuras

Caracterización de los genotipos y del ambiente: tipo de estrés predominante y su impacto en la expresión fenotípica de los rasgos

El análisis de la plasticidad fenotípica para los diferentes rasgos se centró en comprender las diferencias existentes al nivel de grupo genotípico (*i.e.*, líneas e híbridos), y en cómo estas impactaron en la plasticidad de la heterosis. Sin embargo, hubo rasgos para los que se encontraron diferencias entre líneas e híbridos, pero no pudo encontrarse una tendencia en función del gradiente de índice ambiental (*i.e.*, TCP_{PC}, TCE_{PC}). Como se mencionó previamente, es posible que esta falta de respuesta se deba a diferencias genotípicas dentro de los GG, que hayan quedado enmascaradas al haber realizado el análisis a nivel de grupos. Profundizar en el análisis de la base de datos utilizada en la presente tesis a nivel de respuestas de genotipos particulares podría, por un lado, permitir establecer si al menos algunos genotipos presentan una tendencia en función del ambiente. Por otro lado, estudiar diferencias y asociaciones en la plasticidad fenotípica para los diferentes rasgos evaluados permitiría identificar: (i) si existen genotipos con diferentes niveles de plasticidad para cada rasgo, (ii) establecer asociaciones entre genotipos con mayor o menor plasticidad del RGP y los rasgos secundarios analizados, y (iii) estudiar la predictibilidad del comportamiento de los híbridos a partir del desempeño de las líneas parentales.

Por otro lado, la cuantificación de la calidad del ambiente se realizó a través del rendimiento en grano, una aproximación ampliamente difundida por su capacidad de resumir en un valor todos los factores que influyen al RGP y a su vez de fácil interpretación. El amplio rango de valores de rendimiento (Figura 3.1) fue generado a partir de la combinación de niveles de disponibilidad de N, agua, localidades (Cuadro 2.2). Estos factores pueden condicionar al RGP a través de diferentes procesos ecofisiológicos, y afectar de diferente modo a los diferentes rasgos secundarios. Un re-análisis de los datos presentados en los capítulos 3 y 4, cuantificando la calidad del ambiente a través de índices de estrés que incorporen variables agroclimáticas, permitiendo desglosar los factores limitantes (*e.g.*, disponibilidad hídrica, N, radiación, etc.) presentes en cada situación podría ser de utilidad. Este enfoque permitiría (i) evaluar qué atributos se ven más influenciados por cada factor limitante, (ii) identificar genotipos con mayor o menor sensibilidad frente a cada situación, y (iii) establecer tendencias en la respuesta de la heredabilidad a dicho índice. A su vez, una mejor descripción de cada condición ambiental podría permitir ahondar en la comprensión de qué efectos genotípicos (*e.g.*, aditivos, no aditivos) preponderan en cada situación.

Bases determinantes de la heterosis: efectos del ambiente y su impacto en los distintos niveles de organización

Además de lo descrito respecto al análisis de la plasticidad fenotípica, es importante profundizar en el estudio de las bases que determinan la heterosis. La presente tesis abordó su análisis en diferentes rasgos relacionados con la determinación del rendimiento a través de un gran número de genotipos. El estudio de las respuestas encontradas en cada genotipo particular, y los cambios en dichas respuestas en función de características ambientales específicas podría aportar información valiosa para comprender este fenómeno. Previamente se discutió la implicancia que un sistema radical profundo podría tener en el estado hídrico de la planta, y que este podría tener un impacto en el nivel de heterosis. Líneas de trabajo futuras debieran abordar el estudio del estado hídrico de la planta en sus diferentes niveles de organización (*e.g.*, celular, órganos, cultivo) de modo de lograr comprender si los genotipos que expresan un mayor nivel de heterosis presentan también un mejor estado hídrico. La posibilidad de comprender y predecir este fenómeno tendría un gran impacto en el mejoramiento genético y la producción de maíz.

Utilidad y bases genéticas de características determinantes de la arquitectura del sistema radical

La creciente demanda de alimentos enfrenta a los programas de mejoramiento al desafío de sostener o aumentar la tasa de ganancia del rendimiento, en un contexto de mayor sostenibilidad ambiental y de cambio climático global. En este marco, los atributos relacionados con el sistema radical de los cultivos podrían tomar gran relevancia en el diseño de estrategias de mejoramiento. El sistema radical interviene en (i) la captura de recursos, pudiendo mejorar la eficiencia de absorción y el aprovechamiento de los fertilizantes; (ii) la captura de agua, permitiendo el acceso al agua almacenada en profundidad; (iii) la interacción con microorganismos del suelo, pudiendo impactar en la captura y fijación de nutrientes; y (iv) la acumulación de carbono en el suelo, pudiendo influenciar las propiedades del suelo y el stock de carbono acumulado en él (Villarino, *et al.*, 2021). Profundizar en el entendimiento y el impacto que estas características pueden tener sobre el agroecosistema, y la contribución que pueda hacerse desde el mejoramiento genético de estos atributos resulta crucial para lograr el desarrollo de nuevos cultivares, con mayor rendimiento y mejor adaptación a un sistema productivo más sostenible.

Para poder incluir estos rasgos en un programa de mejoramiento genético será necesario, como primer paso, identificar caracteres que representen verdaderamente una oportunidad para alcanzar los objetivos mencionados. Luego, deberá profundizarse en el estudio de las bases genéticas que determinan dichos rasgos, su plasticidad fenotípica, e identificar la disponibilidad de variabilidad genética. Además, deberá cuantificarse el posible impacto en la economía del carbono de la planta, de modo de no generar competencia con la asignación de fotoasimilados a órganos de cosecha, logrando sistemas más sostenibles sin disminuir su productividad. Para lograrlo, será necesario el desarrollo de protocolos experimentales con mayor capacidad de procesamiento que permitan aumentar la precisión y velocidad de las determinaciones relativas al sistema radical, de modo de poder ampliar el número de genotipos y de condiciones ambientales evaluadas. La generación de esta información será determinante para definir la existencia de rasgos que podrían utilizarse en la selección de genotipos con un desempeño superior.

BIBLIOGRAFÍA

- Ahmadzadeh, A., Lee, E.A., Tollenaar, M. 2004. Heterosis for leaf CO₂ exchange rate during the grain-filling period in maize. *Crop Science* 44: 2095-2100.
- Alvarez Prado, S., Sadras, V.O., Borrás, L. 2014. Independent genetic control of maize (*Zea mays* L.) kernel weight determination and its phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Botany* Vol. 65, No. 15: 4479-4487.
- Amos, B., Walters, D. T. 2006. Maize root biomass and net rhizodeposited Carbon: An analysis of the literature. *Soil Science Society of America Journal* 70: 1489-1503.
- Andrade, F.H. 2011. La tecnología y la producción agrícola; El pasado y los actuales desafíos. Ediciones INTA. EEA Balcarce, Centro Regional Buenos Aires Sur.
- Andrade, F.H., Vega, C., Uhart, S., Cirilo, A.G., Cantarero, M., Valentinuz, O. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science* 39: 453-459.
- Annichiarico, P. 2002. Genotype × environment interactions: Challenges and opportunities for plant breeding and cultivar recommendations. No. 174. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Annor, B., Badu-Apraku, B., Nyadanu, D., Akromah, R., Fakorede, M.A.B. 2019. Testcross performance and combining ability of early maturing maize inbreds under multiple-stress environments. *Scientific Reports* 9: 13809.
- Araus, J.L., Sánchez, C., Cabrera-Bosquet, L. 2010. Is heterosis in maize mediated through better water use? *New Phytologist* 187: 392-406.
- Araus, J.L., Serret, M.D., Edmeades, G.O. 2012. Phenotyping maize for adaptation to drought. *Frontiers in Physiology* 3: 1-20.
- Asbjornsen, H., Shepherd, G., Helmers, M., Mora, G. 2008. Seasonal patterns in depth of water uptake under contrasting annual and perennial systems in the Corn Belt Region of the Midwestern U.S. *Plant and Soil* 308: 69-92.
- Austin, R.B. 1993. Augmenting yield-based selection. En Hayward, M.D., Bosemark, N.O., Romagosa, I. (eds.) *Plant Breeding: Principles and Prospects*. London: Chapman & Hall. Pp. 391-405.
- Badu-Apraku, B., Fakorede, M.A.B., Talabi, A.O., Oyekunle, M., Akaogu, I.C, Akinwale, R.O., Annor, B., Melaku, G., Fasanmade, Y., Aderounmu, M. 2016. Gene action and heterotic groups of early white quality protein maize inbreds under multiple stress environments. *Crop Science* 56: 183-199.
- Bänziger, M., Lafitte, H.R., 1997. Breeding tropical maize for low N environments. II. The values of secondary traits for improving selection gains under low N. *Crop Science* 37: 1110-1117.
- Bänziger, M., Betrán, F.J., Lafitte, H.R. 1997. Efficiency of high-nitrogen selection environments for improving maize for low-nitrogen target environments. *Crop Science* 37: 1103-1109.
- Bänziger, M., Edmeades, G.O., Lafitte, H.R. 2002. Physiological mechanisms contributing to the increased N stress tolerance of tropical maize selected for drought tolerance. *Field Crops Research* 75: 223-233.
- Bänziger, M., P.S. Setimela, D. Hodson, and B. Vivek. 2006. Breeding for improved abiotic stress tolerance in maize adapted to southern Africa. *Agricultural Water Management* 80: 212-224.
- Bänziger, M., Edmeades, G.O., Beck, D., Bellon, M. 2012. Mejoramiento para aumentar la tolerancia a sequía y a deficiencia de nitrógeno en el maíz: de la teoría a la práctica. México, D.F. CIMMYT. Pp. 61.
- Baker, R.J. 1978. Issues in diallel analysis. *Crop Science* 18(4): 533-536.
- Below, F.E., Christensen, L.E., Reed, A.J., Hagman R.H. 1981. Availability of reduced N and carbohydrates for ear development of maize. *Plant Physiology* 68: 1186-1190.
- Bernardo, R. 2020. Reinventing quantitative genetics for plant breeding: something old, something new, something borrowed, something BLUE. *Heredity* 125: 375-385.
- Betrán, F.J., Beck, D., Bänziger, M., Edmeades, G.O. 2003a. Genetic analysis of inbred and hybrid grain yield under stress and nonstress environments in tropical maize. *Crop Science* 43: 807-817.
- Betrán, F.J., Beck, D., Bänziger, M., Edmeades, G.O. 2003b. Secondary traits in parental inbreds and hybrids under stress and non-stress environments in tropical maize. *Field Crops Research* 83: 51-65.

- Blum, A. 1988. Plant Breeding for Stress Environments. CRC Press Inc., Boca Raton, Pp. 231.
- Blum, A. 1997. Constitutive traits affecting plant performance under stress. In: Edmeades, G.O., Bänziger, M., Mickelson, H.R., Peña-Valdivia, C.B. (Eds). Developing drought and low-N tolerant maize. El Batán, Mexico. CIMMYT. Pp 131-135.
- Blum, A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research* 112: 119-123.
- Bolaños, J., Edmeades, G.O. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior. *Field Crops Research*. 31: 253-268.
- Bolaños, J., Edmeades, G.O. 1996. The importance of the anthesis silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Research* 48: 65-80.
- Borrás, L., Otegui, M.E., 2001. Maize kernel weight response to postflowering source-sink ratio. *Crop Science* 41: 1816-1822.
- Borrás, L., Astini, J., Westgate, M., Severini, A. 2009. Modeling anthesis to silking in maize using a plant biomass framework. *Crop Science* 49: 937-948.
- Borrás, L., Westgate, M.E., Astini, J.P., Echarte, L. 2007. Coupling time to silking with plant growth rate in maize. *Field Crops Research* 102: 73-85.
- Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86: 131-146.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.
- Cairns, J.E., Crossa, J., Zaidi, P.H., Grudloyma, P., Sanchez, C., Araus, J.L., Thaitad, S., Makumbi, D., Magorokosho, C., Bänziger, M., Menkir, A., Hearne, S., Atlin, G.N., 2013. Identification of drought, heat and combined drought and heat tolerant donors in maize. *Crop Science* 53: 1335-1346.
- Cárcova, J., M. Uribe Larrea, L. Borrás, M. E. Otegui, Westgate, M.E.. 2000. Synchronous Pollination within and between Ears Improves Kernel Set in Maize. *Crop Science* 40: 1056-1061.
- Carena, M.J., Bergman, G., Riveland, N., Eriksmoen, E., Halvorson, M. 2009. Breeding maize for higher yield and quality under drought stress. *Maydica* 54: 287-296.
- Carretero, R., Bert, F., Podestá, G. 2014. Maize Root Architecture and Water Stress Tolerance: An Approximation from Crop Models. *Agronomy Journal* 106: 2287-2295.
- Cassman, K., Dobermann, A., Walters, D., Yang, H. 2003. Meeting Cereal Demand While Protecting Natural Resources and Improving Environmental Quality. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 315-358.
- Caviglia, O.P., Sadras, V.O., Andrade, F.H. 2004. Intensification of agriculture in the south-eastern Pampas: I. Capture and efficiency in the use of water and radiation in double-cropped wheat-soybean. *Field Crops Research* 87: 117-129.
- Ceccarelli, S. 1996. Positive interpretation of genotype by environment interaction in relation to sustainability and biodiversity. En Cooper, M. & Hammer, G.L. eds. *Plant adaptation and crop improvement*. CABI. Wallingford, UK, Pp. 467-486.
- Chapman, S.C., Crossa, J., Edmeades, G.O. 1997. Genotype by environment effects and selection for drought tolerance in tropical maize. I. Two-mode pattern analysis of yield. *Euphytica* 95: 1-9.
- Chimungu, J., Maliro, M., Nalivata, P., Kanyama-Phiri, G., Brown, K., Lynch, J. 2015. Utility of root cortical aerenchyma under water limited conditions in tropical maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Research* 171: 86-98.
- Chun, L., Mi, G., Li, J., Chen, F. Zhang, F. 2005. Genetic analysis of maize root characteristics in response to low nitrogen stress. *Plant and Soil* 276: 369-382.
- Cirilo, A.G., Andrade, F.H. 1994. Sowing date and maize productivity: II. Kernel number determination. *Crop Science* 34: 1044-1046.
- Cliquet, J.B., Deléens, E., Mariotti, A. 1990. C and N mobilization from stalk and leaves during kernel filling by ¹³C and ¹⁵N tracing in *Zea mays* L. *Plant Physiology* 94: 1547-1553.

- Cooper, M., Messina, C.D., Podlich, D., Totir, L.R., Baumgarten, A., Hausmann, N.J., Wright, D., Graham, G. 2014. Predicting the future of plant breeding: complementing empirical evaluation with genetic prediction. *Crop & Pasture Science* 65: 311-336.
- Cooper, M., Smith, O.S., Graham, G., Arthur, L., Feng, L., Podlich, D.W. 2004. Genomics, genetics, and plant breeding: A private sector perspective. *Crop Science* 44: 1907-1913.
- Cooper, M., Woodruff, D.R., Eisemann, R.L., Brennan, P.S., DeLacy, I.H. 1995. A selection strategy to accommodate genotype-by-environment interaction for grain yield of wheat: managed-environments for selection among genotypes. *Theoretical Applied Genetics* 90: 492-502.
- Curin, F., Severini, A.D., González, F.G., Otegui, M.E. 2020. Water and radiation use efficiencies in maize: breeding effects on single-cross Argentine hybrids released between 1980 and 2012. *Field Crops Research* 246: 107683.
- D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., Eyhéabide, G.H. 2006. Genotypic variability in morphological and physiological traits among maize inbred lines. I. Response to nitrogen availability. *Crop Science* 46: 1266-1276.
- D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., de la Vega, A.J. 2008. Multi-attribute responses of maize inbred lines across managed environments. *Euphytica* 162: 381-394.
- D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., Eyhéabide, G.H. 2009. Ecophysiological traits in maize hybrids and their parental inbred lines: Phenotyping of responses to contrasting nitrogen supply levels. *Field Crops Research* 114: 147-158.
- D'Andrea, K. E., Otegui, M. E., Cirilo, A. G., Eyhéabide, G. H. 2013. Parent-Progeny Relationships between Maize Inbreds and Hybrids: Analysis of Grain Yield and Its Determinants for Contrasting Soil Nitrogen Conditions. *Crop Science* 53: 2147-2161.
- Des Marais, D.L., Hernandez, K.M., Juenger, T.E. 2013. Genotype-by-environment interaction and plasticity: exploring genomic responses of plants to the abiotic environment. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44: 5-29.
- de Wit, C.T. 1958. Transpiration and crop yields. *Verslag. Landbouwk. Onderz. Vol. 64.6.* Institute of Biological and Chemical Research on Field Crops and Herbage, Wageningen, The Netherlands.
- Di, H., Cameron, K. 2002. Nitrate leaching in temperate agroecosystems: sources, factors and mitigating strategies. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 46: 237-256.
- Dingemans, N. J., Kazem, A. J. N., Réale, D., Wright, J. 2010. Behavioural reaction norms animal personality meets individual plasticity *Trends in Ecology & Evolution* 25(2): 81-89.
- Doebley, J., Stec, A., Hubbard, L. 1997. The evolution of apical dominance in maize. *Nature* 386: 485-488.
- Dunbabin, V., Diggle, A., Rengel, Z. 2003. Is there an optimal root architecture for nitrate capture in leaching environments? *Plant, Cell and Environment* 26: 835-844.
- Duvick, D.N. 1999. Heterosis: Feeding people and protecting natural resources. In Coors, J.G., Pandey, S. (Eds.) *The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops*. ASA, CSSA and SSSA, Madison, WI. Pp. 19-29
- Duvick, D.N. 2005. The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.). *Advances in Agronomy* 86: 83-145.
- Duvick, D. N., Cassman, K. 1999. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the north-central United States. *Crop Science* 39: 1622-1630.
- Dwyer, L.M., Stewart, D.W.; Tollenaar, M. 1991. Changes in plant density dependence of leaf photosynthesis of maize (*Zea mays* L.) hybrids, 1959 to 1988. *Canadian Journal of Plant Science* 71: 1-11.
- Dwyer, L.M., Ma, B.L., Stewart, D.W., Hayhoe, H.N., Balchin, D., Culley, J.L.B., McGovern, M. 1996. Root mass distribution under conventional and conservation tillage. *Canadian Journal of Soil Science* 76: 23-28.
- Eberhart, S.A. y Russell, W.A. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science* 6: 36-40.
- Echarte, L., Tollenaar, M. 2006. Kernel set in maize hybrids and their inbred lines exposed to stress. *Crop Science* 46: 870-878.

- Echarte, L., Andrade, F.H., Vega, C.R.C., Tollenaar, M., 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Science* 44: 1654-1661.
- Edmeades, G.O., Bolaños, J., Chapman, S.C., Lafitte, H.R., Bänziger, M. 1999. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: I. Gains in biomass, grain yield, and harvest index. *Crop Science* 39(5): 1306-1315.
- Edmeades, G.O., Bolaños, J., Elings, A., Ribaut, J.-M., Bänziger, M., Westgate, M. E. 2000. The role and regulation of the anthesis-silking interval in maize. In Westgate, M.E., Boote, K.J. (Eds) *Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. Madison, WI. CSSA Special Publication No. 29 Pp. 43-73.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. 4th ed. Pearson Education Limited. Prentice Hall, Essex, England.
- Fan, J., McConkey, B., Wang, H., Janzen, H. 2016. Root distribution by depth for temperate agricultural crops. *Field Crops Research* 189: 68-74.
- FAO. 2009. *Global agriculture towards 2050*. Roma, FAO.
- FAO. 2011. *Ahorrrar para crecer. Guía para los responsables de las políticas de intensificación sostenible de la producción agrícola en pequeña escala*. Roma, FAO.
- FAO, FIDA y PMA. 2015. *El estado de la inseguridad alimentaria en el mundo 2015. Cumplimiento de los objetivos internacionales para 2015 en relación con el hambre: balance de los desiguales progresos*. Roma, FAO.
- FAOSTAT, 2020. Food and Agriculture Organization of the United Nations – Statistics Division. Disponible online en: <http://fao.org/faostat/es/> (fecha de acceso: 23 de noviembre de 2020).
- Finlay, K.E., Wilkinson G.N. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Australian Journal of Agricultural Research* 14: 742-754
- Fischer R.A., Byerlee D., Edmeades G.O. 2014. Crop yields and global food security: will yield increase continue to feed the world? *ACIAR Monograph No. 158*. Australian Centre for International Agricultural Research: Canberra. xxii + 634 pp.
- Fischer, R.A., Edmeades, G.O. 2010. Breeding and cereal yield progress. *Crop Science* 50, S85–S98.
- Flint-Garcia, S.A., Buckler, E.S., Tiffin, P., Ersoz, E., Springer, N.M. 2009. Heterosis is prevalent for multiple traits in diverse maize germplasm. *PLoS ONE* 4 (10): e7433.
- Foley, J., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D, O’Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., Zaks, D.P.M. 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478: 337-342.
- Francis, T.R., Kannenberg, L.W. 1978. Yield stability studies in short-season maize. I. A descriptive method for grouping genotypes. *Canadian Journal of Plant Science* 58: 1029-1034.
- Gage, J.L., Jarquin, D., Romy, C., Lorenz, A., Buckler, E.S., Kaeppler, S., Alkhalifah, N., Bohn, M., Campbell, D.A., Edwards, J. Ertl, D., Flint-Garcia, S., Gardiner, J., Good, B., Hirsch, C.N., Holland, J., Hooker, D.C., Knoll, J., Kolkman, J., Kruger, G., Lauter, N., Lawrence-Dill, C.J., Lee, E., Lynch, J., Murray, S.C., Nelson, R., Petzoldt, J., Rocheford, T., Schnable, J., Schnable, P.S., Scully, B., Smith, M., Springer, N.M., Srinivasan, S., Walton, R., Weldekidan, T., Wisser, R.J., Xu, W., Yu, J., de Leon, N. 2017. The effect of artificial selection on phenotypic plasticity in maize. *Nature Communications* 8: 1348.
- Gao, X., Gu, F., Mei, X., Hao, W., Li, H., Gong, D., Li, X. 2018. Light and water use efficiency as influenced by clouds and/or aerosols in a rainfed spring maize cropland on the Loess Plateau. *Crop Science* 58: 853-862.
- Gao, Y., Lynch, J.P. 2016. Reduced crown root number improves water acquisition under water deficit stress in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany* 67: 4545-4557.
- Gardner, C.O. 1963. Estimates of genetic parameters in cross-fertilizing plants and their implications in plant breeding. En: Hanson, W.D., Robinson, H.F. (Eds). *Statistical genetic and plant breeding*. Washington, DC. National Academy of Sciences, Pp. 225-252.
- Gewin, V. 2010. An underground revolution. *News Featured. Nature* 466: 3-4.

- Gilmour, A.R., Cullis, B.R., Verbyla, A.P. 1997. Accounting for natural and extraneous variation in the analysis of field experiments. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 2: 269-273.
- Gilmour, A., Thompson, R., 2014. ASReml 4 Australasian Statistics Conference 2014. Statistical Society of Australia.
- Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J.F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S.M., Toulmin, C. 2010. Food security: The challenge of feeding 9 billion people. *Science* 327: 812-818.
- Gregory, P.J. 2006. *Plant Roots: Growth, activity and interaction with soils*. Blackwell Publishing.
- Gregory, P., Atkinson, C., Bengough, A., Else, M., Fernández-Fernández, F., Harrison, R., Schmidt, S. 2013. Contributions of roots and rootstocks to sustainable, intensified crop production. *Journal of Experimental Botany* 64: 1209-1222.
- Gregory, P. J., Atwell, B. J. 1991. The fate of carbon in pulse-labelled crops of barley and wheat. *Plant and Soil* 136: 205-213.
- Gregory, P.J., Palta, J.A., Batts, G.R. 1997. Root systems and root:mass ratio-carbon allocation under current and projected atmospheric conditions in arable crops. *Plant and Soil* 187: 221-228.
- Gregory, P.J., Atkinson, C.J., Bengough, A.G., Else, M.A., Fernández-Fernández, F., Harrison, R.J., Schmidt, S. 2013. Contributions of roots and rootstocks to sustainable, intensified crop production. *Journal of Experimental Botany* 64: 1209-1222.
- Griffing, B., 1956. Concept of General and Specific Combining Ability in Relation to Diallel Crossing Systems. *Australian Journal of Biological Sciences* 9: 463-493.
- Gupta, A.P, Lewontin, R.C. 1982. A study of reaction norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* 36(5): 934-948.
- Hall, A.J., Rebella, C.M., Ghera, C.M., Culot, J.P., 1992. Field-crop systems of the Pampas. In: Pearson, C.J. (Ed.), *Field Crop Ecosystems*. Elsevier, Amsterdam. Pp. 413-450.
- Hall, A.J., Richards, R.A., 2013. Prognosis for genetic improvement of yield potential and water-limited yield of major grain crops. *Field Crops Research* 143: 18-33.
- Hallauer, A.R. 1974. Heritability of prolificacy in maize. *The Journal of Heredity* 65: 163-168.
- Hallauer, A. R., Carena, M.J. 2009. Maize breeding. In Carena, M.J. (Ed.) *Handbook of Plant Breeding: Cereals*. Springer, New York Pp. 3-98.
- Hallauer, A. y Miranda, J. 1988. *Quantitative genetics in maize breeding*. 2nd ed. Iowa State Univ. Press. Ames.
- Hallauer, A.P., Lamkey, K.R., Russell, W.A, White P.R. 1995. Registration of B99 and B100 inbred lines of maize. *Crop Science* 35: 1714-1715.
- Hammer, G., Dong, Z., McLean, G., Doherty, A., Messina, C., Schussler, J., Zinselmeier, C., Paszkiewicz, S., Cooper, M. 2009. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. corn belt? *Crop Science* 49: 299-312.
- Hay, R.K.M. 1995. Harvest index: a review of its use in plant breeding and crop physiology. *Annals of Applied Biology* 126: 197-216.
- Hayman, B. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39: 789-809.
- Hirte, J., Leifeld, J., Abiven, S., Mayer, J. 2018. Maize and wheat root biomass, vertical distribution, and size class as affected by fertilization intensity in two long-term field trials. *Field Crops Research* 216: 197-208.
- Holland, J. 2007. Genetic architecture of complex traits in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 10: 156-161.
- IPCC, 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 Pp.
- Jobbágy, E., Jackson, R. 2001. The distribution of soils nutrients with depth: Goba patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry* 53: 51-77.
- Jumbo, M.B., Carena, M.J. 2008. Combining ability, maternal, and reciprocal effects of elite early-maturing maize population hybrids. *Euphytica* 162: 325-333.

- Kroonenberg, P.M. 1997. Introduction to biplots for $G \times E$ tables. Research Report #51 Centre for Statistics. The University of Queensland, Brisbane, QLD, Australia.
- Kusmec, A., Srinivasan, S., Nettleton, D., Schnable, P.S. 2017. Distinct genetic architectures for phenotype means and plasticities in *Zea mays*. *Nature Plants* 3: 715-723.
- Lee, E., Tollenaar, M. 2007. Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield. *Crop Science* 47: S202-S215.
- Lee, E.A., Ahmadzadeh, A., Tollenaar, M. 2005. Quantitative genetic analysis of the physiological processes underlying maize grain yield. *Crop Science* 45: 981-987.
- Lee, E.A., Doerksen, T.K., Kannenberg, L.W. 2003. Genetic Components of Yield Stability in Maize Breeding Populations. *Crop Science* 43: 2018-2027.
- Li, Z., Coffey, L., Garfin, J., Miller, N.D., White, M.R., Spalding, E.P., de Leon, N., Kaeppler, S.M., Schnable, P.S., Springer, N.M., Hirsch, C.N. 2018. Genotype-by-environment interactions affecting heterosis in maize. *PLoS ONE* 13(1): e0191321.
- Lippman, Z.B., Zamir, D. 2007. Heterosis: revisiting the magic. *Trends in Genetics* 23(2): 60-66.
- Liu, W., Tollenaar, M. 2009. Response of yield heterosis to increasing plant density in maize. *Crop Science* 49: 1807-1816.
- Lobell, D.B., Cassman, K.G., Field, C.B., 2009. Crop yield gaps: their importance, magnitudes, and causes. *Annual Review Environmental. Resources* 34: 179-204.
- Loomis, R.S., Connor, D.J. 1992. *Crop Ecology. Productivity and management in agricultural systems*. Cambridge University Press, Cambridge. 538 Pp.
- Ludlow, M.M., Muchow, R.C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in Agronomy* 43: 107-153.
- Luque, S., Cirilo, A.G., Otegui, M.E., 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Research* 95: 383-397.
- Lynch, J. 1995. Root Architecture and Plant Productivity. *Plant physiology* 109: 7-13.
- Lynch, J. 2007. Turner review no. 14. Roots of the second green revolution. *Australian Journal of Botany* 55: 493-512.
- Lynch, J. 2013. Steep, cheap and deep: An ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany* 112: 347-357.
- Lynch, J., Brown, K. 2001. Topsoil foraging - An architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant and Soil* 237: 225-237.
- Lynch, J., Brown, K. 2012. New roots for agriculture: exploiting the root phenome. *Philosophical Transactions of the Royal Society of Biological Sciences* 367: 1598-1604.
- Klingenberg, C.P. 2019. Phenotypic plasticity, developmental instability, and robustness: the concepts and how they are connected. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7:56.
- Mace, E., Singh, V., Van Oosterom, E., Hammer, G., Hunt, C., Jordan, D. 2011. QTL for nodal root angle in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) co-locate with QTL for traits associated with drought adaptation. *Theoretical and Applied Genetics* 124: 97-109.
- Mackay, A.D. Barber, S.A. 1986. Effect of nitrogen on root growth of two genotypes in the field. *Agronomy Journal* 78: 699-703.
- Maddoni, G.A., Otegui, M.E., 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Research* 85: 1-13.
- MAGYP. 2020. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. Estimaciones Agrícolas. Disponible online en: <http://datosestimaciones.magyp.gob.ar/> (fecha de acceso: 23 de noviembre de 2020).
- Makumbi, D., Betrán, J.F., Bänziger, M., Ribaut, J.M. 2011. Combining ability, heterosis and genetic diversity in tropical maize (*Zea mays* L.) under stress and non-stress conditions. *Euphytica* 180: 143-162.
- Malvar, R.A., Revilla, P., Moreno-González, J., Butrón, A., Sotelo, J., Ordás, A. 2008. White Maize: genetics of quality and agronomic performance. *Crop Science*. 48: 1373-1381.
- Mangieri, M.A., Hall, A.J., Striker, G.G., Chimenti, C.A. 2017. Cytokinins: A key player in determining differences in patterns of canopy senescence in Stay-Green and Fast Dry-Down sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids. *European Journal of Agronomy* 86: 60-70.
- Mariotti, J.A., Collavino, N.G. 2014. Los caracteres cuantitativos en la mejora genética de los cultivos. 1ª ed. Orientación Gráfica Editora. Buenos Aires. 352 Pp.

- Matzinger, D.F.; Sprague, G.F. y Cockerham, C.C. 1959. Diallel cross of maize in experiments repeated over locations and years. *Agronomy Journal* 51: 346-350.
- Mengel, D.B., Barber, S.A. 1974 Development and distribution of the corn root system under field conditions. *Agronomy Journal* 66: 341-344.
- Messina, C., McDonald, D., Poffenbarger, H., Clark, R., Salinas, A., Fang, Y., Gho, C., Tang, T., Graham, G., Hammer, G., Cooper, M. 2021. Reproductive resilience but not root architecture underpins yield improvement under drought in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany* erab231.
- Miflin, B. 2000. Crop improvement in the 21st century. *Journal of Experimental Botany* 51 (Special Issue): 1-8.
- Monteith, J.L. 1965. Radiation and crops *Experimental Agriculture* 1: 241-251.
- Mooney, S.J., Pridmore, T.P., Helliwell, J., Bennett, M.J. 2012. Developing X-ray computed tomography to non-invasively image 3-D root systems architecture in soil. *Plant Soil* 352: 1-22.
- Muchow, R.C., Sinclair, T.R., Bennett, J.M. 1990. Temperature and solar radiation effects on potential maize yield across locations. *Agronomy Journal* 82: 338-343.
- Munaro, E., D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo A.G., Eyh rabide, G. 2011a. Heterotic response for grain yield and ecophysiological related traits to nitrogen availability in maize. *Crop Science* 51: 1172-1187.
- Munaro, E.M., Eyh rabide, G.H., D'Andrea, K.E., Cirilo A.G., Otegui, M.E. 2011b. Heterosis \times environment interaction in maize: What drives heterosis for grain yield? *Field Crops Research* 124: 441-449.
- Munaro, E.M., de la Vega, E.J., D'Andrea, K.E., Messina, C.D., Otegui, M.E. 2018. Physiological bases of across-environment and environment-specific responses for grain yield in maize hybrids obtained from a full diallel mating design. *Crop Science* 58: 1-12.
- Nijhout, H. F. 2002. The nature of robustness in development. *BioEssays* 24: 553-563.
- Olmos, S.E., Delucchi, C., Ravera, M., Negri, M.E., Mandolino, C., Eyh rabide, G.H. 2014. Genetic relatedness and population structure within the public Argentinean collection of maize inbred lines. *Maydica* 40: 16-31.
- Otegui, M.E. 1995. Prolificacy and grain yield components in modern Argentinean maize hybrids. *Maydica* 40: 371-376
- Otegui, M.E. 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of maize: II. Plant population effects. *Crop Science* 37: 448-455.
- Otegui, M.E. y Bonhomme, R. 1998. Grain yield components in maize I. Ear growth and kernel set. *Field Crops Research* 56: 247-256.
- Otegui, M.E., Borr s, L., Maddonni, G.A. 2015. Crop phenotyping for physiological breeding in grain crops: A case study for maize. En: Sadras, V.O. y Calderini, D. (Eds). *Crop Physiology*, Oxford: Academic Press. Pp. 375-396.
- Otegui, M.E., Cirilo, A.G., Uhart, S.A., Andrade, F.H. 2021. Chapter 1: Maize. En: *Crop Physiology Case Histories for Major Crops*. Eds.: Sadras, V.O., Calderini, D.F. Academic Press. Pp. 2-43.
- Oury, V., Caldeira, C.F., Prodhomme, D., Pichon, J.P., Gibon, Y., Tardieu, F., Turc, O. 2016. Is change in ovary Carbon status a cause or a consequence of maize ovary abortion in water deficit during flowering? *Plant Physiology* 171: 997-1008.
- Pagano, E., Maddonni, G.A. 2007. Intra-specific competition in maize: early established hierarchies differ in plant growth and biomass partitioning to the ear around silking. *Field Crops Research* 101: 306-320.
- Palta, J. A., Gregory, P. J. 1997. Drought affects the fluxes of carbon to roots and soil in ¹³C pulse-labelled plants of wheat. *Soil Biology and Biochemistry* 29: 1395-1403.
- Palta, J.A., Chen, X., Milroy, S. P., Rebetzke, G. J., Dreccer, M. F., Watt, M. 2011. Large root systems: are they useful in adapting wheat to dry environments? *Functional Plant Biology* 38: 347-354.
- Passioura, J.B. 1977. Grain yield, harvest index and water use of wheat. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 43: 117-120.

- Passioura, J.B. 2002. Environmental biology and crop improvement. *Functional Plant Biology* 29: 537-546.
- Passioura, J. 2006. Increasing crop productivity when water is scarce-from breeding to field management. *Agricultural Water Management* 80: 176-196.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D and R Core Team. 2018. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-131.1, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. URL. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://R-project.org/>.
- Revilla, P., Butrón, A., Malvar, R.A., Ordás, A. 1999. Relationships among kernel weight, early vigor, and growth in maize. *Crop Science* 39: 654-658.
- Reynolds, M.P., Pierre, C.S., Saad, A.S.I., Vargas, M., Condon, A.G., 2007. Evaluating Potential Genetic Gains In Wheat Associated With Stress-adaptive Trait Expression In Elite Genetic Resources Under Drought And Heat Stress. *Crop Science* 47: 172-189.
- Ribaut, J.-M., Hoisington, D.A., Deutsch, J.A., Jiang, C., Gonzalez-de-Leon, D. 1996. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. I. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theoretical and Applied Genetics* 92: 905-914.
- Richards, R. 2008. Genetic Opportunities to Improve Cereal Root Systems for Dryland Agriculture. *Plant Production Science* 11: 12-16.
- Ritchie, S.W. y Hanway, J.J., 1982. How a plant crop develops. Spec. Rep. 48. Iowa State University of Science and Technology, Coop. Ext. Serv., Ames, Iowa.
- Ritchie, J.T. y NeSmith, D.S., 1991. Temperature and crop development. . En: Hanks, J. y Ritchie, J.T. (Eds.). *Modelling plant and soil systems*. American Society of Agriculture, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America. Agronomy Series 31., Madison, WI, Pp. 5-29.
- Rogers, E., Benfey, P. 2015. Regulation of plant root system architecture: implications for crop advancement. *Current Opinion in Biotechnology* 32: 93-98.
- Rojas, B.A. y Sprague, G.F. 1952. A comparison of variance components in corn yield trials III. General and specific combining ability and their interactions with location and years. *Agronomy Journal* 44: 462-466.
- Rossini, M.A., Hise, I.R., Otegui, M.E., D'Andrea, K.E. 2020. Heterosis and parent-progeny relationships for silk extrusion dynamics and kernel number determination in maize: nitrogen effects. *Crop Science* 60: 961-976.
- Ruiz, M.B., D'Andrea, K.E., Otegui, M.E. 2019. Phenotypic plasticity of maize grain yield and related secondary traits: Differences between inbreds and hybrids in response to contrasting water and nitrogen regimes. *Field Crops Research* 239: 19-29.
- Russell, W.A., 1985. Evaluations for plant, ear, and grain traits of maize cultivars representing different eras of breeding. *Maydica* 30: 85-96.
- Sadras, V. O., Lawson, C. 2011. Genetic gain in yield and associated changes in phenotype, trait plasticity and competitive ability of South Australian wheat varieties released between 1958 and 2007. *Crop and Pasture Science* 62: 533-549.
- Sadras, V.O., Rebetzke, G.J. 2013. Plasticity of wheat grain yield is associated with plasticity of ear number. *Crop and Pasture Science* 64: 234-243.
- Sadras, V.O., Richards, R. 2014. Improvement of crop yield in dry environments: benchmarks, levels of organisation and the role of nitrogen. *Journal of Experimental Botany* 65: 1981-1995.
- Sadras, V.O., Slafer, G.A. 2012. Environmental modulation of yield components in cereals: Heritabilities reveal a hierarchy of phenotypic plasticities. *Field Crops Research* 127: 215-224.
- Salungyu, J., Thaitad, S., Bucksch, A., Kengkanna, J., Saengwilai, P.J. 2020. From lab to field: Open tools facilitating the translation of maize root traits. *Field Crops Research* 255: 107872.
- San Vicente, F.M., Bejarano, A., Marin, C., Crossa, J. 1998. Analysis of diallel crosses among improved tropical white endosperm populations. *Maydica* 43: 147-153.

- Setimela, P.S., Magorokosho, C., Lunduka, R., Gasura, E., Makumbi, D., Tarekegne, A., Cairns, J.E., Ndhlela, T., Erenstein, O. and Mwangi, W. 2017. On-Farm Yield Gains with Stress-Tolerant Maize in Eastern and Southern Africa. *Agronomy Journal* 109: 406-417.
- Shattuck, V.I., Christie, B., Corso, C. 1993. Principles for Griffing's combining ability analysis. *Genetica* 90: 73-77.
- Sinclair, T.R. 2012. Is transpiration efficiency a viable plant trait in breeding for crop improvement? *Functional Plant Biology* 39: 359-365.
- Sinclair, T.R. 2018. Effective water use required for improving crop growth rather than transpiration efficiency. *Frontiers in Plant Science* (9) 1442: 101-108.
- Singh, V., Van Oosterom, E., Jordan, D., Hunt, C., Hammer, G. 2011. Genetic Variability and Control of Nodal Root Angle in Sorghum. *Crop Science* 51: 2011-2020.
- Smith, A.B., Cullis, B.R., Thompson, R., 2005. The analysis of crop cultivar breeding and evaluation trials: an overview of current mixed model approaches. *Journal of Agricultural Science* 143: 449-462.
- Sprague, G.F. y Tatum, L.A. 1942. General and specific combining ability in a single cross of corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 34: 923-932.
- Srdić, J., Pajić, Z., Drinić-Mladenović, S. 2007. Inheritance of maize grain yield components. *Maydica* 52: 261-264.
- Tamagno, S., Greco, I.A., Almeida, H., Borrás L. 2015. Physiological differences in yield related traits between flint and dent Argentinean commercial maize genotypes. *European Journal of Agronomy* 68: 50-56.
- Tennant, D. 1975. A test of modified line intersect method of estimating root length. *Journal of Ecology* 63: 995-1001.
- Tester, M., Langridge, P. 2010. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science* 327: 818-822.
- Thorup-Kristensen, K. 2006. Effect of deep and shallow root systems on the dynamics of soil inorganic N during 3-year crop rotations. *Plant and Soil* 288: 233-248.
- Thorup-Kristensen, K., Halberg, N., Nicolaisen, M.H., Olesen, J.E., Dresbøll, D.B. 2020. Exposing deep roots: a rhizobox laboratory. *Trends in Plant Science* 25: 418-419.
- Tittonell, P. 2014. Ecological intensification of agriculture - sustainable by nature. *Current Opinion on Environmental Sustainability* 8: 53-61.
- Tollenaar, M., 1989. Genetic improvement in grain yield of commercial maize hybrids grown in Ontario from 1959 to 1980. *Crop Science* 29: 1365-1371.
- Tollenaar, M. 1991. Physiological basis of genetic improvement of maize hybrids in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Science* 31: 119-124.
- Tollenaar, M., Lee, E.A., 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Research* 75: 161-169.
- Tollenaar, M., Lee, E. 2006. Dissection of physiological processes underlying grain yield in maize by examining genetic improvement and heterosis. *Maydica* 51: 399-408.
- Tollenaar, M., Wu, J. 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Science* 39: 1597-1604.
- Tollenaar, M., Ahmadzadeh A., Lee E.A. 2004. Physiological Basis of Heterosis for Grain Yield in Maize. *Crop Science* 44: 2086-2094.
- Tollenaar, M., Dwyer, L.M., Stewart, D.W., 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Science* 32: 432-438.
- Trachsel, S., Kaeppler, S.M., Brown, K.M., Lynch, J.P. 2011. Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. *Plant and Soil* 341: 75-87.
- Trachsel, S., Kaeppler, S.M., Brown, K.M., Lynch, J.P. 2013. Maize root growth angles become steeper under low N conditions. *Field Crops Research* 140: 18-31.
- Troyer, A.F., Wellin, E.J. 2009. Heterosis decreasing in hybrids: yield test inbreds. *Crop Science* 49: 1969-1976.
- Uga, Y., Sugimoto, K., Ogawa, S., Rane, J., Ishitani, M., Hara, N., Kitomi, Y., Inukai, Y., Ono, K., Kanno, N., Inoue, H., Takehisa, H., Motoyama, R., Nagamura, Y., Wu, J., Matsumoto, T., Takai, T., Okuno, K., Yano, M. Control of root system architecture by *DEEPER*

- ROOTING 1* increases rice yield under drought conditions. *Nature Genetics* 45(9): 1097-1102.
- Van Dusschoten, D., Metzner, R., Kochs, J., Postma, J.A., Pflugfelder, D., Bühler, J., Schurr, U., Jahnke, S. 2016. Quantitative 3D analysis of plant roots growing in soil using magnetic resonance imaging. *Plant Physiology* 170: 1176-1188.
- Van Oosterom, E.J., Yang, Z., Zhang, F., Deifel, K.S., Cooper, M., Messina, C.D., Hammer, G.L. 2016. Hybrid variation for root system efficiency in maize: potential links to drought adaptation. *Functional Plant Biology* 43 (6): 502-511.
- Vega, C.R.C., Sadras, V.O., Andrade, F.H., Uhart, S.A. 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Annals of Botany* 85: 461-468.
- Villalobos, F.J., Fereres, E. 1990. Evaporation measurements beneath corn, cotton and sunflower canopies. *Agronomy Journal* 82: 1153-1159.
- Villarino, S.H., Pinto, P., Jackson, R.B., Piñeiro, G. 2021. Plant rhizodeposition: A key factor for soil organic matter formation in stable fractions. *Science Advances* 7: eabd3176.
- Walsh, B. 2017. Crops can be strong and sensitive. *Nature Plants* 3(9): 694-695.
- Wasson, A., Richards, R., Chatrath, R., Misra, S., Prasad, S., Rebetzke, G., Kirkegaard, J., Christopher, J., Watt, M. 2012. Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *Journal of Experimental Botany* 63: 3485-3498.
- Wasson, A., Rebetzke, G., Kirkegaard, J., Christopher, J., Richards, R., Watt, M. 2014. Soil coring at multiple field environments can directly quantify variation in deep root traits to select wheat genotypes for breeding. *Journal of Experimental Botany* 65: 6231-6249.
- Wasson, A.P., Nagel, K.A., Tracy, S., Watt, M. 2020. Beyond digging: noninvasive root and rhizosphere phenotyping. *Trends in Plant Science* 25: 119-120.
- Welcker, C., Thé, C., Andréau, B., De Leon, C., Parentoni, C.N., Bernal, J., Félicité, J., Zonkeng, C., Salazar, F., Narro, L., Charcosset, A., Horst, W.J. 2005. Heterosis and combining ability for maize adaptation to tropical soils: implications for future breeding strategies. *Crop Science* 45: 2405-2413.
- Welcker, C., Boussuge, B., Benciveni, C., Ribaut, J.M., Tardieu, F. 2007. Are source and sink strengths genetically linked in maize plants subjected to water deficit? A QTL study of the responses of leaf growth and of Anthesis-Silking Interval to water deficit. *Journal of Experimental Botany* 58(2): 339-349.
- Westgate, M. 1994. Water status and development of the maize endosperm and embryo during drought. *Crop Science* 34: 76-83.
- White, P., Brown P. 2010. Plant nutrition for sustainable development and global health. *Annals of Botany* 105: 1073-1080.
- White, P., George, T., Dupuy, L., Karley, A., Valentine, T., Wiesel, L., Wishart, J. 2013a. Root traits for infertile soils. *Frontiers in Plant Science* 4: 193.
- White, P., George, T., Gregory, P., Bengough, A., Hallett, P., McKenzie, B. 2013b. Matching roots to their environment. *Annals of Botany* 112: 207-222.
- Witcombe, J.R., Hash, C.T., 2000. Resistance gene deployment strategies in cereal hybrids using marker-assisted selection: Gene pyramiding, three-way hybrids, and synthetic parent populations. *Euphytica* 112: 175-186.
- Yao, W.H., Zhang, Y.D., Kang, M.S., Chen, H.M., Liu, L., Yu, L.J., Fan, X.M. 2013. Diallel analysis models: a comparison of certain genetic statistics. *Crop Science* 53: 1481-1490.
- York, L., Nord, E., Lynch, J. 2013. Integration of root phenes for soil resource acquisition. *Frontiers in Plant Science* 4: 355.
- York, L.M., Galindo Castañeda, T., Schussler, J.R., Lynch, J.P. 2015. Evolution of US maize (*Zea mays* L.) root architectural and anatomical phenes over the past 100 years corresponds to increased tolerance of nitrogen stress. *Journal of Experimental Botany*, 66: 2347-2358.
- Zhan, A., Schneider, H., Lynch, J.P. 2015. Reduced lateral root branching density improves drought tolerance in maize. *Plant Physiology* 168: 1603-1615.
- Zhang, Y., Kang, M.S. 1997. DIALLEL-SAS: A SAS program for Griffing's diallel analyses. *Agronomy Journal* 89: 176-182.
- Zhang, Y., Kang, M.S., Lamkey, K.R. 2005. DIALLEL-SAS05: A comprehensive program for Griffing's and Gardner-Eberhart analyses. *Agronomy Journal* 97: 1097-1106.

- Zhang, Z., Zhang, X., Lin, Z., Wang, J., Xu, M., Lai, J., Yu, J., Lin, Z. 2018. The genetic architecture of nodal root number in maize. *The Plant Journal* 93: 1032-1044.
- Zhao, X., Peng, Y., Zhang, J., Fang, P., Wu, B. 2018. Identification of QTLs and Meta-QTLs for seven agronomic traits in multiple maize populations under well-watered and water-stressed conditions. *Crop Science* 58: 507-520.
- Zhu, J., Brown, K.M., Lynch, J.P. 2010. Root cortical aerenchima improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). *Plant, Cell & Environment* 33: 740-749.

Apéndice 1

Valores medios de cada rasgo \pm desvío estándar para cada grupo genotípico (GG) en cada ambiente. Dentro de cada columna, los valores mayor y menor se muestran en rojo y azul, respectivamente, tanto para líneas (L) como híbridos (H).

Ambiente	GG	ASI (días)	RGP (g pl ⁻¹)	Pr (espigas pl ⁻¹)	NGP (granos pl ⁻¹)	PG (mg grano ⁻¹)	BIO _{MF} (g pl ⁻¹)	IC	TCP _{PC} (g pl ⁻¹ d ⁻¹)	TCE _{PC} (g pl ⁻¹ d ⁻¹)	TCE _{PC} /TCP _{PC}	NGE ₁ /TCE _{PC}	NGP/TCP _{PC}
MA0607RN0	L	-	25 \pm 10	1,1 \pm 0,2	119 \pm 58	222 \pm 56	98 \pm 17	0,25 \pm 0,1	2,5 \pm 0,6	0,6 \pm 0,1	0,3 \pm 0,0	180 \pm 80	49 \pm 22
	H	-	71 \pm 24	1,0 \pm 0,1	294 \pm 99	246 \pm 41	163 \pm 39	0,43 \pm 0,1	4,3 \pm 1,1	1,1 \pm 0,3	0,3 \pm 0,1	264 \pm 71	68 \pm 20
MA0607RN1	L	-	28 \pm 11	1,2 \pm 0,3	136 \pm 63	217 \pm 43	101 \pm 18	0,27 \pm 0,1	2,8 \pm 0,9	0,7 \pm 0,2	0,3 \pm 0,0	168 \pm 43	47 \pm 12
	H	-	90 \pm 23	1,0 \pm 0,1	352 \pm 83	256 \pm 37	198 \pm 42	0,45 \pm 0,1	5,0 \pm 1,2	1,3 \pm 0,4	0,3 \pm 0,1	297 \pm 100	73 \pm 20
PE0607IRN0	L	2,6 \pm 2,4	32 \pm 13	1,0 \pm 0,2	169 \pm 69	197 \pm 37	93 \pm 27	0,35 \pm 0,1	1,7 \pm 0,7	0,7 \pm 0,3	0,4 \pm 0,0	231 \pm 69	103 \pm 34
	H	3,6 \pm 2,6	58 \pm 18	1,0 \pm 0,1	257 \pm 67	225 \pm 35	133 \pm 30	0,43 \pm 0,1	2,0 \pm 0,7	0,8 \pm 0,2	0,4 \pm 0,1	337 \pm 82	138 \pm 39
PE0607IRN1	L	1,8 \pm 2,6	58 \pm 13	1,2 \pm 0,4	283 \pm 41	208 \pm 43	138 \pm 19	0,42 \pm 0,1	2,7 \pm 0,8	1,0 \pm 0,3	0,4 \pm 0,1	276 \pm 67	110 \pm 31
	H	0,9 \pm 1,8	133 \pm 20	1,1 \pm 0,2	478 \pm 67	280 \pm 34	250 \pm 36	0,53 \pm 0,0	3,9 \pm 0,9	1,5 \pm 0,4	0,4 \pm 0,1	343 \pm 96	128 \pm 33
PE0607RN0	L	0,6 \pm 1,5	61 \pm 18	1,1 \pm 0,2	282 \pm 75	214 \pm 28	152 \pm 34	0,39 \pm 0,1	1,7 \pm 0,8	1,0 \pm 0,4	0,6 \pm 0,2	287 \pm 67	183 \pm 59
	H	1,4 \pm 1,5	105 \pm 19	1,0 \pm 0,2	411 \pm 65	256 \pm 29	217 \pm 35	0,49 \pm 0,1	3,0 \pm 0,9	1,2 \pm 0,3	0,4 \pm 0,1	372 \pm 86	148 \pm 37
PE0607RN1	L	0,3 \pm 1,2	54 \pm 20	1,2 \pm 0,4	273 \pm 83	197 \pm 41	172 \pm 33	0,31 \pm 0,1	1,9 \pm 0,7	1,0 \pm 0,4	0,5 \pm 0,1	294 \pm 109	151 \pm 64
	H	0,6 \pm 1,3	141 \pm 17	1,1 \pm 0,2	491 \pm 58	288 \pm 32	286 \pm 40	0,50 \pm 0,1	3,7 \pm 1,0	1,4 \pm 0,4	0,4 \pm 0,1	388 \pm 113	140 \pm 40
PE0809IRN0	L	3,9 \pm 2,7	44 \pm 27	1,1 \pm 0,3	224 \pm 128	197 \pm 32	156 \pm 36	0,27 \pm 0,1	2,7 \pm 0,5	1,6 \pm 0,3	0,6 \pm 0,1	125 \pm 70	84 \pm 48
	H	4,8 \pm 2,7	104 \pm 23	1,0 \pm 0,1	416 \pm 74	248 \pm 24	274 \pm 38	0,38 \pm 0,1	4,0 \pm 0,6	2,2 \pm 0,4	0,6 \pm 0,1	193 \pm 42	105 \pm 19
PE0809IRN1	L	3,8 \pm 3,9	51 \pm 28	1,2 \pm 0,3	264 \pm 120	190 \pm 27	173 \pm 45	0,29 \pm 0,1	2,9 \pm 0,5	1,8 \pm 0,4	0,6 \pm 0,1	128 \pm 40	89 \pm 33
	H	5,0 \pm 2,8	103 \pm 28	1,0 \pm 0,1	404 \pm 92	254 \pm 25	278 \pm 45	0,37 \pm 0,1	4,1 \pm 0,6	2,2 \pm 0,6	0,5 \pm 0,1	189 \pm 46	99 \pm 17
PE0809RN0	L	5,1 \pm 4,6	22 \pm 16	1,0 \pm 0,3	155 \pm 101	136 \pm 30	119 \pm 29	0,17 \pm 0,1	2,3 \pm 0,5	1,1 \pm 0,4	0,5 \pm 0,2	113 \pm 51	66 \pm 38
	H	6,5 \pm 3,6	34 \pm 15	0,9 \pm 0,2	230 \pm 95	147 \pm 24	152 \pm 25	0,22 \pm 0,1	3,3 \pm 0,7	1,5 \pm 0,6	0,4 \pm 0,1	157 \pm 46	70 \pm 26
PE0809RN1	L	5,6 \pm 4,3	18 \pm 14	0,8 \pm 0,3	124 \pm 96	147 \pm 42	121 \pm 25	0,14 \pm 0,1	2,5 \pm 0,6	1,1 \pm 0,5	0,4 \pm 0,2	97 \pm 61	46 \pm 32
	H	7,5 \pm 4,4	30 \pm 19	0,8 \pm 0,3	197 \pm 117	148 \pm 24	154 \pm 39	0,19 \pm 0,1	3,3 \pm 0,7	1,3 \pm 0,7	0,4 \pm 0,1	147 \pm 52	57 \pm 27
PE1314IRN0	L	3,1 \pm 1,2	58 \pm 21	1,0 \pm 0,1	290 \pm 103	203 \pm 20	144 \pm 33	0,40 \pm 0,1	2,2 \pm 0,5	0,8 \pm 0,1	0,4 \pm 0,1	339 \pm 102	131 \pm 35
	H	3,9 \pm 1,5	96 \pm 15	1,0 \pm 0,1	416 \pm 66	232 \pm 22	215 \pm 25	0,45 \pm 0,0	3,5 \pm 0,5	1,2 \pm 0,2	0,4 \pm 0,1	354 \pm 55	121 \pm 16
PE1314IRN1	L	2,8 \pm 1,3	64 \pm 20	1,1 \pm 0,1	330 \pm 114	200 \pm 38	160 \pm 25	0,40 \pm 0,1	2,7 \pm 0,3	1,0 \pm 0,2	0,4 \pm 0,0	319 \pm 93	121 \pm 35
	H	3,2 \pm 1,2	114 \pm 14	1,0 \pm 0,1	463 \pm 61	246 \pm 19	243 \pm 28	0,47 \pm 0,0	3,7 \pm 0,6	1,3 \pm 0,2	0,4 \pm 0,1	349 \pm 56	126 \pm 19
PE1415IRN0	L	3,6 \pm 1,8	43 \pm 21	1,1 \pm 0,1	218 \pm 95	199 \pm 26	111 \pm 37	0,38 \pm 0,1	1,7 \pm 0,6	0,6 \pm 0,2	0,4 \pm 0,1	379 \pm 142	128 \pm 46
	H	5,3 \pm 2,1	71 \pm 14	1,0 \pm 0,1	301 \pm 54	237 \pm 18	177 \pm 30	0,40 \pm 0,0	2,5 \pm 0,5	0,7 \pm 0,1	0,3 \pm 0,0	431 \pm 72	123 \pm 16
PE1415IRN1	L	2,0 \pm 1,7	69 \pm 24	1,2 \pm 0,2	316 \pm 97	217 \pm 29	184 \pm 35	0,37 \pm 0,1	2,5 \pm 0,4	1,0 \pm 0,3	0,4 \pm 0,1	322 \pm 89	125 \pm 29
	H	1,8 \pm 1,3	139 \pm 22	1,1 \pm 0,2	495 \pm 68	280 \pm 23	313 \pm 37	0,44 \pm 0,0	4,3 \pm 0,6	1,2 \pm 0,2	0,3 \pm 0,1	396 \pm 67	116 \pm 17

ASI: intervalo antesis-silking; BIO_{MF}: biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE₁: número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC}: tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC}: tasa de crecimiento por planta durante el período crítico. Medias seguidas por una letra en común no difirieron significativamente en el test-*t* realizado en cada ambiente, con un 5% de significancia.

Apéndice 2

Valores de % de heterosis promedio para cada ambiente. Los valores mayor y menor se muestran en rojo y azul, respectivamente.

Ambiente	ASI	RGP	Pr	NGP	PG	BIO _{MF}	IC	TCP _{PC}	TCE _{PC}	TCE _{PC} /TCP _{PC}	NGE ₁ /TCE _{PC}	NGP/TCP _{PC}
MA0607RN0	-	186	-9	136	12	76	62	66	62	3	42	41
MA0607RN1	-	180	-11	148	19	86	53	64	52	-6	52	51
PE0607IRN0	29	88	-7	53	16	46	23	28	17	-5	38	29
PE0607IRN1	-57	120	-11	69	33	96	16	47	41	-1	24	16
PE0607RN0	-30	75	-7	47	20	44	23	76	20	-35	26	-13
PE0607RN1	44	153	-7	84	45	74	54	85	37	-29	28	-4
PE0809IRN0	22	131	-7	99	26	70	43	49	28	-10	66	30
PE0809IRN1	35	105	-9	62	34	62	29	42	22	-11	51	12
PE0809RN0	19	68	-8	43	9	30	32	44	26	-12	44	8
PE0809RN1	18	87	-9	53	1	29	39	39	29	-12	72	30
PE1314IRN0	24	68	0	48	14	50	12	58	42	-11	9	-5
PE1314IRN1	16	79	-8	45	23	52	18	38	36	0	13	7
PE1415IRN0	43	73	-5	45	19	61	11	49	27	-16	19	2
PE1415IRN1	-4	104	-10	59	30	69	21	72	31	-23	24	-6
PROMEDIO	13	109	-8	71	22	61	31	54	34	-12	36	14

ASI: intervalo antesis-*silking*; BIO_{MF}: biomasa aérea en madurez fisiológica; IC: índice de cosecha; NGE₁: número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC}: tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC}: tasa de crecimiento por planta durante el período crítico.

Apéndice 3

ANOVA combinado a través de los 14 ambientes para los 12 rasgos evaluados.

FV	gl [#]	Cuadrados Medios											
		ASI (días)	RGP (g pl ⁻¹)	Pr (espigas pl ⁻¹)	NGP (gr pl ⁻¹)	PG (mg gr ⁻¹)	BIO _{MF} (g pl ⁻¹)	IC	TCP _{PC} (g pl ⁻¹ d ⁻¹)	TCE _{PC} (g pl ⁻¹ d ⁻¹)	TCE _{PC} / TCP _{PC}	NGE ₁ / TCE _{PC}	NGP/ TCP _{PC}
E	13 (11)	443 ***	112296 ***	0,59 ***	889190 ***	156725 ***	293744 ***	0,871 ***	49,62 ***	15,64 ***	0,657 ***	797264 ***	73054 ***
G	29	79 ***	2388 ***	0,06 ***	26467 ***	4794 ***	4632 ***	0,037 ***	3,03 ***	0,53 ***	0,014 ***	27364 ***	2533 ***
ACG	5	413 ***	9702 ***	0,29 ***	115585 ***	15744 ***	4762 ***	0,192 ***	7,28 ***	1,82 ***	0,016 **	79375 ***	5415 ***
ACE	9	19 ***	2175 ***	0,02 ***	17402 ***	4703 ***	10598 ***	0,008 ***	4,49 ***	0,45 ***	0,036 ***	33461 ***	4248 ***
REC	15	4 ns	244 ns	0,02 ns	4061 ns	830 ns	1108 ns	0,004 ns	0,50 *	0,16 ns	0,003 ns	7362 ***	606 ns
M	5	6 ns	336 ns	0,03 ns	2423 ns	1041 ns	1596 ns	0,005 ns	0,40 ns	0,12 ns	0,001 ns	3428 ns	385 ns
NM	10	4 ns	198 ns	0,02 ns	4881 ns	725 ns	863 ns	0,003 ns	0,60 *	0,17 ns	0,004 ns	9337 ***	716 ns
G×E	377 (319)	6 ***	472 ***	0,03 ***	8232 ***	1164 ***	1475 ***	0,005 ***	0,91 ***	0,20 ***	0,009 ***	8757 ***	1120 ***
ACG×E	65 (55)	11 ***	923 ***	0,04 ns	19991 ***	2485 ***	2500 ***	0,013 ***	1,87 ***	0,39 ***	0,021 ***	17973 ***	2461 ***
ACE×E	117 (99)	4 ns	379 ***	0,03 ***	5545 **	1231 ***	1346 **	0,004 **	0,99 ***	0,20 ***	0,010 ***	10713 ***	1458 ***
REC×E	195 (165)	3 ns	377 ***	0,03 ***	5924 ***	719 ns	1211 *	0,004 ns	0,50 ***	0,13 *	0,005 ns	4457 ***	476 *
M×E	65 (55)	5 **	368 **	0,03 **	6904 ***	703 ns	1146 ns	0,004 ns	0,50 ***	0,10 ns	0,004 ns	5038 ***	534 *
NM×E	130 (110)	3 ns	382 ***	0,02 **	5434 **	726 ns	1244 *	0,003 ns	0,60 ***	0,14 **	0,006 *	4172 ***	448 ns
B(E)	26 (24)	8 ***	1047 ***	0,04 **	15258 ***	1441 ***	3473 ***	0,007 ***	1,60 ***	0,54 ***	0,021 ***	7368 ***	1425 ***
Error	754 (696)	3	238	0,02	3751	614	947	0,003	0,29	0,10	0,004	2648	394

*, **, *** y ns indican significancia con $p \leq 0,05$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,001$ y no significativo, respectivamente. # valores entre paréntesis indican gl. para ASI.

ASI: intervalo antesis-silking; B: bloque, BIO_{MF}: biomasa aérea en madurez fisiológica; E: ambiente; G: genotipo; gl: grados de libertad; IC: índice de cosecha; M: materno; NGE₁: número de granos en la espiga apical; NGP: número de granos por planta; NM: no materno; Pr: prolificidad; PG: peso individual de los granos; REC: recíproco; RGP: rendimiento en granos por planta; TCE_{PC}: tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP_{PC}: tasa de crecimiento por planta durante el período crítico