**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO**

# ESTIMACIÓN DE LOS COMPONENTES DE LA VARIANCIÓN GENÉTICA DEL TIEMPO A FLORACIÓN EN MAÍZ (*Zea mays*) Y CONSECUENCIAS DE LA SELECCIÓN SOBRE CARACTERES DE INTERÉS COMERCIAL

**Ing. Agr. Lucas Martín Appendino**

**TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE MAGISTER EN GENÉTICA VEGETAL**

**DIRECTOR: Ing. Agr. Dr. Julián Roig**

**CO- DIRECTOR: Ing. Agr. Dr. Fernando López Anido**

**2018**

**ESTIMACIÓN DE LOS COMPONENTES DE LA VARIANCIÓN GENÉTICA DEL TIEMPO A FLORACIÓN EN MAÍZ (*Zea mays*) Y CONSECUENCIAS DE LA SELECCIÓN SOBRE CARACTERES DE INTERÉS COMERCIAL**

Lucas Martín Appendino

Ingeniero Agrónomo – UNNOBA

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Magister en Genética Vegetal, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en ésta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en Pergamino, Buenos Aires, Argentina, durante el período comprendido entre los años 2014 y 2016, bajo la dirección de Julián Roig.

Lucas Martín Appendino

Julián Roig

Fernando López Anido

Defendida: .....de 20__.

## AGRADECIMIENTOS

Primeramente, agradezco por su apoyo y comprensión a mis formadores, compañeros de trabajo, familiares y amigos.

Agradezco también al grupo de mejoramiento de maíz de Monsanto Argentina SRL por el soporte en la coordinación, armado y ejecución de los ensayos.

Y para finalizar, agradezco a la empresa Monsanto Argentina SRL por darme la oportunidad de realizar la Maestría en Genética Vegetal y por brindarme los recursos necesarios para llevar adelante la investigación.

INDICE

1. Introducción …….. 10

1.1 Generalidades e importancia del cultivo de maíz …… 10

1.2 Fisiología del tiempo a floración ……. 11

1.3 Genética del tiempo a floración ……... 12

2 Hipótesis ……... 17

3 Objetivos ……... 18

4 Materiales y métodos …… 19

4.1 Desarrollo del material vegetal …… 19

4.2 Estimación de parámetros genéticos …… 20

4.2.1 Ensayo a campo y colecta de datos ……. 20

4.2.2 Diseño experimental y análisis de datos ……. 22

4.3 Efecto de la selección individual por tiempo a floración sobre el rendimiento y la madurez a cosecha de las cruzas …… 24

4.3.1 Ensayos a campo y colecta de datos …… 24

4.3.2 Diseño experimental y análisis de datos ……. 25

5 Resultados ……. 27

5.1 Estimación de parámetros genéticos – Componentes de la variancia, heredabilidad y respuesta a la selección individual del tiempo a floración masculina y femenina …… 27

5.2 Efecto de la selección individual por tiempo a floración sobre el rendimiento y la madurez a cosecha de las cruzas …… 33

6 Discusión …… 43

6.1 Estimación de parámetros genéticos – Componentes de la variancia, heredabilidad y respuesta a la selección individual del tiempo a floración masculina y femenina …… 43

6.2 Efecto de la selección individual por tiempo a floración sobre el rendimiento y la madurez a cosecha de las cruzas …… 47

7 Conclusiones ……. 49

8 Bibliografía ……... 51

9 Anexo …… 56

## ABREVIATURAS

FM: fecha calendario cuando la panoja libera el 50% de las anteras en el raquis principal

FF: fecha calendario cuando la espiga principal tiene estigmas visibles

GDM: grados dias de emergencia a FM

GDF: grados dias de emergencia a FF

$h^2$: heredabilidad en sentido estricto

HUM: humedad a cosecha

NILs: Líneas casi isogénicas

QTL: Loci de carácter cuantitativo

RILs: Líneas al azar recombinantes

RTO: rendimiento en grano

VA: varianza genética aditiva

VD: variancia genética no aditiva

VE: varianza ambiental

VF: variancia fenotípica

## RESUMEN

Una de las etapas más importantes del desarrollo de las plantas cultivadas es la transición del estado vegetativo al estado reproductivo, que fenotípicamente es determinada por la floración. El fin de un programa de mejoramiento genético es obtener genotipos superiores mediante el control de la herencia de los genes y cuanto mayor sea el progreso para un carácter determinado y menor sea el tiempo en el cual se obtuvo dicho avance, mayor será la ganancia genética. A diferencia de los caracteres simples, el genotipo de los cuantitativos es difícilmente estimado a través del fenotipo y, para superar este inconveniente, se propone estimar los efectos genéticos a través del análisis de medias y variancias en poblaciones determinadas. Si bien hace mucho tiempo se conoce que el tiempo a floración en maíz puede ser modificado por selección, los parámetros genéticos son propios de las poblaciones estudiadas y, conocer dichos indicadores genéticos en el programa de mejoramiento en el cual fueron desarrollados los materiales, es fundamental para establecer las mejores estrategias de selección. Esta tesis, tuvo como objetivo estimar los componentes de variancia del tiempo a floración, estimar la heredabilidad y la respuesta esperada a la selección por precocidad a floración y evaluar el efecto de la selección individual por precocidad a floración sobre el rendimiento y la humedad a cosecha. Se desarrollaron cuatro poblaciones biparentales $F_2$ (dos de cada grupo heterótico), derivadas de líneas endocriadas de maíz adaptadas al ambiente templado del programa de mejoramiento de Monsanto Argentina SRL. Plantas individuales $F_2$ fueron autofecundadas para generar familias $F_3$ y se registró la fecha calendario de días a floración masculina (FM) y femenina (FF). Las familias $F_3$ fueron sembradas en contra estación, se avanzaron a $F_4$ y se cruzaron por dos probadores del grupo heterótico contrario. En el segundo año se evaluaron FM y FF en nueve plantas elegidas al azar en cada familia $F_4$ en un diseño anidado en la localidad de Fontezuela, Buenos Aires. Se calcularon los grados-día a floración masculina (GDM) y femenina (GDF) de los datos recolectados a campo y fueron analizados mediante análisis de varianza (ANOVA). Luego, se estimaron los parámetros genéticos en base a las componentes de las distintas fuentes de variación, para calcular la heredabilidad ($h^2$) y estimar ganancia genética. Por otro lado, se evaluaron los cruzamientos $F_3$ por probador en un diseño de parcelas divididas con dos repeticiones y en cuatro localidades, donde se colectaron los datos de rendimiento en grano y humedad a cosecha. Adicionalmente, en la localidad de Hughes se recolectaron los datos de FF y

FM de los cruzamientos. Los resultados muestran una asociación positiva entre el tiempo a floración de las plantas individuales $F_2$ y sus correspondientes familias $F_4$, lo que permitiría seleccionar plantas individuales $F_2$ y esperar una respuesta en las familias $F_4$. Cuando analizamos los componentes de varianza genéticos se encontró que, para las variables GDM y GDF, la varianza de dominancia (VD) tiene un rol más importante que la varianza aditiva (VA) en la determinación del carácter excepto en una población donde la VA es la que controlaría la herencia. Luego, para la variable GDM, la heredabilidad estuvo en un rango de 0,04 a 0,34 y para la variable GDF entre 0,02 y 0,59. Estos bajos niveles de heredabilidad en sentido estricto pueden deberse a que el carácter estaría gobernado principalmente por efectos no aditivos (dominancia y epistasis). Las bajas heredabilidades reportadas derivaron en bajas respuesta esperada a la selección, aunque realizar una selección sería efectiva pero lenta y se necesitarían muchas generaciones de recombinación. Cuando fueron analizadas las correlaciones entre el tiempo a floración en plantas individuales $F_2$ y el tiempo a floración en las cruzas hibridas derivadas, los resultados muestran una asociación positiva, aunque en la variable GDF dependería del probador con la que se esté evaluando. Las asociaciones con caracteres comerciales no muestran una tendencia positiva para el rendimiento en grano ni para la humedad a cosecha. Por lo que la selección de plantas en la generación $F_2$ no afectaría el rendimiento en grano ni la humedad a cosecha de los híbridos. Por lo expuesto, se concluye que la selección por tiempo a floración de plantas individuales en las poblaciones segregantes utilizadas en esta tesis produciría un avance, aunque lento, de este carácter con el paso de las generaciones; sin embargo, dicha selección no se traduciría en combinaciones híbridas de menor ciclo a madurez, al menos con los probadores evaluados en esta investigación.

## ABSTRACT

### Estimation of components of genetic variance for flowering time in maize and effect of selection on commercial traits.

Flowering time in corn is an important trait which may be handled by breeders to develop broad-adapted and high potential materials. This study was carried out to estimate the main genetic components for flowering time and the effect of its selection on yield and moisture of derived hybrids. Four biparental segregating populations representing the germplasm of a private corn breeding program of Argentina were included in this investigation. Non-additive genetic variance was the main component across populations for flowering time; thus, slow response to selection and low heritability were observed. Moreover, the selection of early $F_2$ plants resulted in hybrids with early flowering time while the grain yield and moisture was not affected. In conclusion, the individual selection for flowering time in segregating populations could derived in slow genetic advancement. However, that selection will not affect hybrids' production and moisture.

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Generalidades e importancia del cultivo de maíz

El maíz (*Zea mays* L.) es una especie monocotiledónea anual diploide (2n = 20) perteneciente a la familia de la *Poaceas*. Se propaga por semillas producidas por fecundación cruzada (alogamia), posee su inflorescencia femenina en posición axilar (espiga) y las flores masculinas en posición apical (panoja). Sus inflorescencias tanto masculinas como femeninas se encuentran en la misma planta (monoecia). Es originario de la zona tropical de México y América Central y fue domesticado por las civilizaciones Mayas y Aztecas unos 6.000 años AC.

Entre los cereales, el maíz es excepcional por su distribución geográfica. Durante la era pre-Colombina empezó a distribuirse hasta áreas de clima templado, adaptándose a un rango de latitudes que van desde los 40°S en Chile hasta los 40°N en Canadá. El maíz se aclimató a un gran rango de ambientes y se ha expandido alrededor del mundo tanto en regiones templadas como tropicales (Buckler *et al.*, 2009). Esta amplia difusión fue posible gracias a la rápida adecuación del tiempo a floración a las condiciones ambientales de diferentes lugares geográficos (Ducrocq *et al.*, 2008).

Es el cereal de mayor y más amplia distribución a nivel mundial y el de mayor producción junto al arroz y trigo. La FAO (2017) estimó una producción mundial de 1.054 millones de toneladas para ese año. En Argentina también es el cereal de mayor importancia en cuanto a producción, con un estimativo de 46,5 millones de toneladas para el mismo año. En el mundo, es la segunda fuente de alimentación después del trigo. Si bien en Estados Unidos de América (EEUU) el 80% de la producción se destina a la alimentación animal, principalmente vacunos, porcinos y aves (Boy, 2004; Gear, 2006), en muchos países del continente América es una de las principales fuentes de alimentación humana.

El maíz se distingue por sus múltiples usos dentro de la industria, donde forma parte de las fuentes alternativas de energías renovables. Sólo EEUU destinó 40 millones de toneladas de maíz para producir 17.000 millones de litros de etanol. Por otro lado, cada día se descubren nuevos usos, como por ejemplo papeles y plásticos biodegradables. Según Gear (2006), existirían más de 4.000 usos diferentes para los productos que se extraen del maíz.

## 1.2 Fisiología del tiempo a floración

Una de las etapas más importantes del desarrollo de las plantas cultivadas es la transición del estado vegetativo al estado reproductivo. Si bien dicha transición normalmente puede ser inducida en estadios tempranos del desarrollo, fenotípicamente es determinada por la floración, y como se mencionó anteriormente, el tiempo a floración juega un rol fundamental en la adaptación a diferentes ambientes. El control genético y ambiental de la inducción a la floración puede ser más o menos complejo según la especie (Wellmer y Riechmann, 2010). Sin embargo, cualquiera sea el órgano de aprovechamiento comercial, conocer los factores externos e internos que influyen en la transición hacia el estado reproductivo y actuar sobre ellos puede tener efectos significativos en la producción final.

Durante el estado vegetativo, las yemas del meristema apical están compuestas por una población de células totipotentes que dan lugar a la formación de hojas. Durante el cambio a la etapa reproductiva, las yemas del meristema apical se comprometen en la formación de estructuras reproductivas. En el maíz, la transición floral está caracterizada por el cese de la formación de hojas, la elongación de la yema del meristema apical y la adopción de una inflorescencia que crea los primordios de la panoja. Una transición similar ocurre más tarde con las yemas del meristema axilar dando lugar a los primordios de la espiga (Colasanti y Muszynski, 2009).

La transición del estado vegetativo al reproductivo está bajo una compleja red de interacciones regulatorias. Diferentes proteínas traducen e integran señales ambientales y endógenas para promover o inhibir la floración (Jung y Muller, 2009). Los factores intrínsecos más importantes que determinan el tiempo a floración son los efectos hormonales (principalmente Giberelinas), los de asimilados (azúcares) y los genéticos. Los factores ambientales más influyentes en la duración de estas etapas en maíz, son la temperatura y el fotoperíodo, aunque es necesario aclarar que el efecto de este último se encuentra minimizado en materiales que han sido seleccionados en ambientes templados de elevadas latitudes (Castillo-González y Goodman, 1989; Gouesnard *et al.*, 2002).

Muchos estudios de transición floral se han enfocado en los cambios fisiológicos asociados con la floración y las señales que inician la conversión de la yema del meristema apical

de la etapa vegetativa a la reproductiva, estableciendo varios puntos importantes relacionados a la transición floral:

- Las hojas son la fuente de las señales inductivas de la floración; ya sea conducido por señales del ambiente como el fotoperiodo o por señales endógenas como el tamaño o edad de la planta.
- La señal inductiva de la floración, a veces referida como "florigen", es trasmitida vía floema a la yema apical induciendo la floración.
- La yema apical debe estar receptiva para captar las señales "florigenéticas" para que la transición ocurra (Colasanti y Muszynski, 2009).

Al igual que la gran mayoría de las especies, el maíz debe pasar por una etapa juvenil durante la cual es incapaz de florecer, para luego alcanzar la etapa adulta, en la que es competente para percibir la señal inductiva de la floración. Según Poething (1990), en líneas templadas de maíz la etapa juvenil consiste en las primeras cinco a siete hojas.

### 1.3 Genética del tiempo a floración.

Como se mencionó en el apartado anterior, el control genético es uno de los factores intrínsecos más importantes para determinar el tiempo a floración en maíz, tanto masculina (anteras visibles) como femenina (aparición de estigmas). Se trata de un carácter complejo, de herencia cuantitativa, que controla la adaptación de las plantas al ambiente local mediante la adecuación de las fases de crecimiento vegetativo y reproductivo. El tiempo a floración es un carácter importante en el mejoramiento genético, no solo por la adaptación del germoplasma a diferentes ambientes sino también como un componente que afecta al rendimiento en grano. Distintas publicaciones han demostrado que la sincronía entre la floración y las condiciones ambientales favorables para el cultivo son fundamentales para alcanzar el potencial de rendimiento en grano (Andrade *et al.*, 1996; Otegui y Bonhomme, 1998).

Algunos estudios de mapeo genético desarrollados durante las dos últimas décadas concluyeron que este carácter estaría controlado por la acción combinada de un número limitado de loci de caracteres cuantitativos (QTL, de su sigla en inglés quantitative trait loci) de efecto mayor distribuidos en distintos cromosomas (Veldboom *et al.*, 1994; Austin *et al.*, 2001; Salvi *et al.*, 2002; Chardon *et al.*, 2005). Usando líneas isogénicas (NILs, de su sigle en inglés near

isogenic lines) desarrolladas a partir del retrocuzamiento de Gaspé Flint (variedad extremadamente precoz a floración) con N28 (línea de madurez estándar) y seleccionando para floración temprana, se identificaron dos QTLs (Vg1 y Vg2) en el cromosoma ocho que determinan la transición de la etapa vegetativa a la reproductiva (Vladutu *et al.*, 1999; Salvi *et al.*, 2002). Sin embargo, investigaciones más recientes agregaron que muchos QTLs de pequeño impacto serían los responsables de la variación observada para este carácter (Malosetti *et al.*, 2008; Buckler *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2011). Por ejemplo, Buckler *et al*. (2009) llevaron a cabo un estudio con 5.000 líneas recombinantes (RILs) y realizaron un mapeo por asociación para tiempo a floración, donde demostraron que las diferencias entre las líneas de maíz que utilizaron en ese estudio son causadas por la acumulación de entre 36 y 39 QTLs de efecto menor, los que explicaron el 89% de la variación total.

A diferencia de los atributos de herencia simples (uno o pocos genes), el genotipo de los caracteres cuantitativos es difícilmente estimado a través del fenotipo; y para superar este inconveniente, en el estudio de caracteres cuantitativos se propone estimar los efectos genéticos a través del análisis de medias y variancias en poblaciones determinadas y la relación entre individuos emparentados. Los conceptos de varianzas genéticas fueron definidos por Dudley y Moll (1969). La varianza fenotípica es la varianza observable entre varios fenotipos. La varianza genética total es la parte de la varianza fenotípica que puede ser atribuida a las diferencias genotípicas entre fenotipos, y puede subdividirse aún en varianza genética aditiva, varianza genética de dominancia y varianza genética epistática. Según Robinson y Cockerham (1965), estimar los parámetros genéticos permite:

- Suministrar información sobre la naturaleza de la acción de los genes.

- Suministrar información básica para la utilización de programas de mejoramiento de una población.

A lo largo de varias décadas de mejoramiento genético en la especie, se han ido seleccionando los genotipos mejor adaptados a cada condición ambiental, resultando en una gran variación en cuanto a la longitud de las etapas vegetativa y reproductiva entre materiales habituado a diferentes zonas geográficas, e incluso a distintos ambientes en una misma ubicación espacial (Gouesnard *et al.*, 2002). Existen variedades de floración temprana, que florecen a los 30-35 días desde la siembra, donde la transición de la etapa vegetativa a la reproductiva se produce entre 7-10 días después de la germinación. Son variedades que a la madurez tienen entre

7-9 hojas (Ej: Gaspé Flint), en contraste con variedades tropicales que requieren cuatro meses o más para florecer, las que tienen la ventaja de una larga estación de crecimiento.

Al igual que muchos otros caracteres cuantitativos, el tiempo a floración en maíz también puede ser modificado por selección (Troyer y Brown, 1972). Sin embargo, es importante aclarar que los parámetros genéticos son propios de las poblaciones estudiadas y que existen resultados diversos respecto a la acción génica del tiempo a floración. Algunos autores concluyeron que para el tiempo a floración el tipo de acción aditiva de los genes tiene un rol más importante que los tipos de acción no aditivos (dominancia y epistasis) (Amer, 2004; Kahriman *et al.*, 2015) aunque hay investigaciones que muestran que los efectos no aditivos (dominancia y epistasis) son más significativos que los efectos de acción aditiva en la herencia del carácter (Singh y Roy 2007; Sher *et al.*, 2012; Steinhoff *et al.*, 2012; Haq *et al.*, 2014). Estos contrastes sugieren que diferentes materiales podrían diferir en efectos genéticos para tiempo a floración. Entonces, conocer los parámetros genéticos detrás de la herencia de caracteres cuantitativos es de interés en los programas de mejoramientos en el cual fueron desarrollados los materiales estudiados y es fundamental para establecer las mejores estrategias de selección, orientadas a mantener los atributos seleccionados a través del avance de generaciones.

Otro parámetro genético importante es la heredabilidad ya que nos permite conocer cuánto de la acción genética que estamos estudiando es trasmitida a la descendencia. Fue definida por Lush (1945) como la porción de la variancia genética aditiva en relación a la varianza fenotípica (heredabilidad en sentido estricto) o la porción de la varianza genética total en relación a la varianza fenotípica (heredabilidad en sentido amplio). Para días a floración, Hallauer y Miranda (1981) indicaron una heredabilidad en sentido estricto de 0,579 promediando 48 estimaciones. Debido a que las estimaciones son específicas de la población y el ambiente en que se estudie, el rango de valores reportados en trabajos recientes de la heredabilidad para el tiempo a floración en maíz es amplio (Bello *et al*., 2012; Steinhoff *et al.*, 2012; Kahriman *et al.*, 2015). Según Oyervides *et al.* (1993), el principal uso de la heredabilidad en mejoramiento genético es la predicción de la ganancia genética por selección.

El fin de un programa de mejoramiento genético, cualquiera sea la especie, es obtener genotipos superiores mediante el control de la herencia de los genes. Cuanto mayor sea el progreso para un carácter determinado y menor sea el tiempo en el cual se obtuvo dicho avance, mayor será la ganancia genética. El avance genético muestra el grado de ganancia obtenido en un

carácter bajo una particular intensidad de selección. Para esto, es importante que las características deseadas sean detectadas y seleccionadas en las generaciones tempranas y mantenidas hasta las más avanzadas, cuando los mejores genotipos son recombinados para comenzar nuevamente los ciclos de selección e ir incrementando de ese modo la frecuencia de genes favorables con el tiempo (reciclaje). Si bien numerosos genes simples han permitido mejorar significativamente los cultivares comerciales, los avances más importantes en el mejoramiento genético actual se deben a mejoras en caracteres cuantitativos. Para el caso específico del tiempo a floración existe bibliografía que demuestra alta ganancia genética (Bello *et al.*, 2012) y estimaciones teóricas que indican que se podrían esperar ganancia genética en algunas familias, aunque en otras la selección no sería efectiva (Kahriman *et al.*, 2015).

Normalmente en los planes de mejoramiento, no se busca superar una o pocas características, si no que se apunta a mejorar varios caracteres a la vez. Muchas veces estos atributos están correlacionados entre sí, es decir, la selección de uno influirá, positiva o negativamente, sobre el otro. De este modo, la selección de caracteres fácilmente observables en etapas tempranas permite detectar de manera precoz otros deseables que sólo podrían evaluarse en generaciones posteriores. En el desarrollo convencional de líneas endocriadas de maíz, el rendimiento en grano y la humedad a cosecha son características normalmente evaluadas desde $F_3$ en adelante a través de las cruzas obtenidas por probadores del grupo heterótico opuesto, comúnmente llamadas pruebas tempranas. La floración, en cambio, puede ser fácilmente observable y seleccionable en etapas aún más tempranas, como poblaciones segregantes $F_2$ o retrocruzas ($BC_1$). Una práctica habitual en los programas de mejoramiento es la selección, dentro de las poblaciones segregantes, de las plantas más precoces a floración. Si bien no se encontraró información de la repercusión que tiene la selección de plantas precoces en las poblaciones segregantes sobre la floración, rendimiento en grano y humedad a cosecha en pruebas tempranas, existen algunos reportes sobre la transición entre etapas y su asociación con otros caracteres de interés agronómico o comercial, como el rendimiento (Malosetti *et al*., 2008), la altura de planta y espiga (Chandler y Tracy, 2007) o la resistencia a enfermedades (Chandler y Tracy, 2007; Basso *et al*., 2008) y a insectos (Revilla *et al*., 2005). Dickert y Tracy (2002) analizaron un dialelo compuesto por seis variedades de polinización abierta de maíz dulce y reportaron una heterosis negativa para días a floración femenina. Otros investigadores, analizando correlaciones genotípicas y fenotípicas en híbridos, indicaron una asociación negativa

entre tiempo a floración y el rendimiento y asociaciones positivas entre tiempo a floración y días a madurez (Ahsan, 1999; Hussain *et al.*, 2015; Noor *et al.*, 2016; Trachsel *et al.*, 2017).

En esta tesis, además de la estimación de los componentes de la variación asociados al tiempo a floración mencionados anteriormente, se propone estudiar la relación entre esta característica y otras de interés comercial, como el rendimiento en grano y la humedad a cosecha, en materiales representativos del germoplasma perteneciente al programa de mejoramiento de Monsanto Argentina SRL.

## 2. HIPÓTESIS

- El componente de variancia aditiva y la heredabilidad del tiempo a floración en el germoplasma evaluado son elevados.
- La selección individual por precocidad a floración en $F_2$ está asociada a respuestas en el rendimiento en grano y la humedad a cosecha de grano de las cruzas híbridas.

Para una mejor organización de esta tesis, el manuscrito fue dividido en dos grandes secciones donde en cada una se abordan separadamente las hipótesis mencionadas más arriba. De este modo, el lector encontrará los apartados de Materiales y Métodos y Resultados y Discusión subdivididos en:

a. Estimación de parámetros genéticos del tiempo a floración.
b. Efecto de la selección individual por tiempo a floración sobre el rendimiento en grano y la madurez a cosecha de las cruzas.

# 3. OBJETIVOS

## 3.1.Objetivo general

Estudiar los componentes de la variación genética del tiempo a floración y su relación con el rendimiento y la humedad a cosecha en germoplasma representativo del programa de mejoramiento de maíz templado de Monsanto en Argentina.

## 3.2.Objetivos específicos

- Estimar los componentes de variancia del tiempo a floración.
- Estimar la heredabilidad en sentido estricto y la respuesta a la selección por precocidad a floración.
- Evaluar el efecto de la selección individual por precocidad a floración sobre el rendimiento en grano y la humedad a cosecha.

# 4. MATERIALES Y METODOS

## 4.1.Desarrollo del material vegetal

Para llevar a cabo la investigación, se desarrollaron cuatro poblaciones biparentales provenientes de dos grupos heteróticos diferentes: las poblaciones POBFA y POBFB pertenecientes a un grupo heterótico y las poblaciones POBMC y POBMD pertenecientes al grupo heterótico contrario. Las poblaciones fueron derivadas de líneas endocriadas de maíz adaptadas al ambiente templado de Argentina y representativas del germoplasma del programa de mejoramiento genético perteneciente a la empresa Monsanto Argentina SRL. El pedigree de las poblaciones incluyó en todos los casos líneas parentales que difieren en días a floración tanto masculina como femenina, permitiendo un amplio rango en la segregación de la progenie para estos caracteres.

La generación $F_2$ de las cuatro poblaciones fueron sembradas a campo donde se identificaron plantas individuales al azar, las cuales fueron autofecundadas para generar familias $F_3$. En contra estación, las familias $F_3$ fueron sembradas en surcos individuales y autofecundadas para obtener cuatro familias $F_4$ (familias $F_4$:$F_2$-derivadas) por cada familia $F_3$. El esquema de desarrollo de las diferentes generaciones descripto anteriormente está esquematizado en la Figura 1 para una mejor comprensión del mismo.

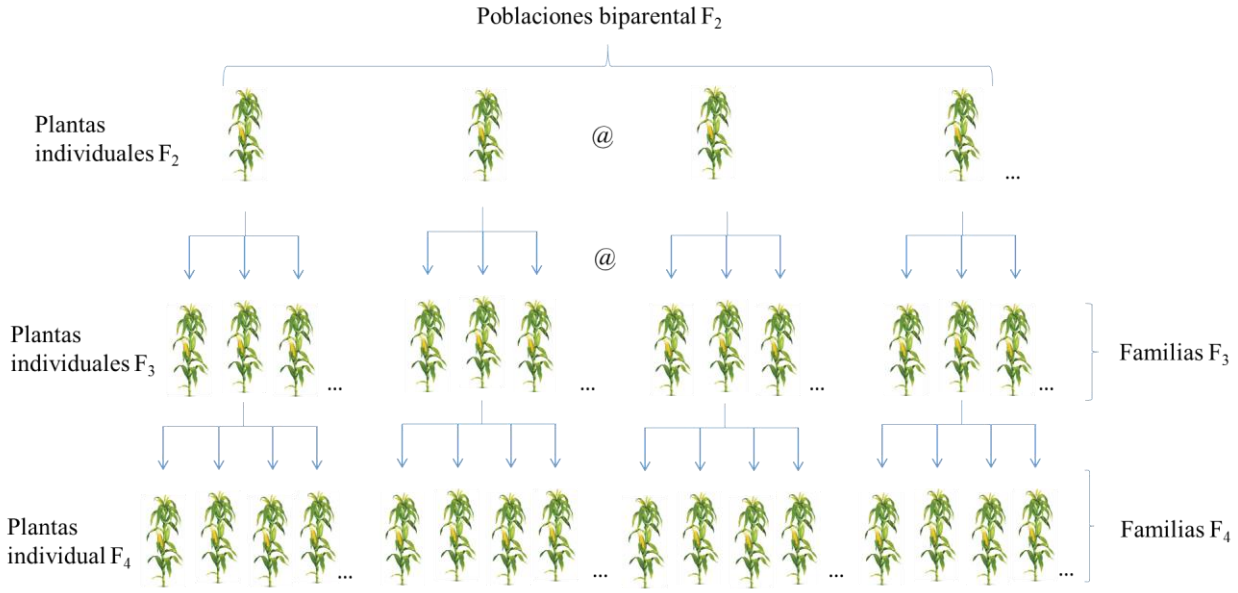


**Figura 1:** Esquema de la metodología de avance de generaciones para obtener las familias $F_4$

Por otro lado, las familias $F_3$ provenientes de cada una de las cuatro poblaciones biparentales $F_2$ se cruzaron por dos probadores representativos del grupo heterótico contrario del mismo programa de mejoramiento, para obtener así cruzamientos "$F_3$ x probador". Los probadores PROB-1 y PROB-2 utilizaron para las poblaciones POBFA y POBFB y los probadores PROB-3 y PROB-4 se cruzaron con las poblaciones POBMC Y POBMD.

En la tabla 1 se muestra el número de familias $F_3$ que fue finalmente utilizado en este estudio luego del proceso de autofecundación y selección para cada una de las poblaciones.

**Tabla 1:** Número final de familias $F_3$ evaluadas por cada población

| | *POBFA* | *POBFB* | *POBMC* | *POBMD* |
|---|---|---|---|---|
| *Familias $F_3$* | 68 | 68 | 59 | 84 |

## *4.2.Estimación de parámetros genéticos*

### *4.2.1. Ensayo a campo y colecta de datos*

Las cuatro poblaciones $F_2$ fueron sembradas el 3 de octubre de 2014 en la localidad de Fontezuela, Pergamino, provincia de Buenos Aires, representativa de la zona núcleo maicera de Argentina. En cada una de las cuatro poblaciones se registró la fecha calendario de floración masculina (FM) y floración femenina (FF) de cada una de las plantas etiquetadas en el estado que se muestra en la figura 2.

FM: fecha calendario cuando la panoja libera el 50% de las anteras en el raquis principal

FF: fecha calendario cuando la espiga principal tiene estigmas visibles

**Figura 2:** Estadio en el que se registró la fecha calendario de FM (A) y FF (B)

**A**: panoja de maíz con 50% anteras visibles en el raquis principal
**B**: espiga principal de maíz con estigmas visibles

Las familias $F_4$ fueron sembradas en la localidad de Fontezuela, Buenos Aires, el 4 de noviembre de 2015. Se sembraron parcelas de tres surcos de cada una de las familias $F_4$. El largo de los surcos fue de dos metros, con un total de 13 semillas por surco con una densidad de 96.000 plantas/ha a una distancia entre surco de 52 cm. El manejo agronómico de las parcelas consistió en: a la siembra se aplicó 140 kg/ha de fosfato diamónico (18-46-0) y 300 kg/ha de UREA (0-46-0), se hicieron riegos por aspersión complementarios y el control de insectos se realizó con la aplicación de clorpirifós 15 g granulado a la siembra y con clorantraniliprole en los estadios $V_6$ y $V_9$.

Cuando las plantas alcanzaron el estadio vegetativo $V_6$ se identificaron nueve plantas elegidas al azar dentro de cada familia $F_4$, en las cuales se registraron las fechas calendario FF y FM en el estadio que se muestra en la figura 1. Los datos registrados en las plantas $F_2$ y de las plantas individuales de las familias $F_4$ fueron transformados a grados-día de emergencia a floración masculina (GDM) y femenina (GDF) con la siguiente formula:

$$GDU = \sum \frac{(Tmax_i - T\,min_i)}{2} - 10 \qquad [1.0]$$

### *4.2.2. Diseño experimental y análisis de Datos*

Usando el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2017), se realizó un análisis de correlación de Pearson entre los datos de las plantas individuales $F_2$ y los datos recolectados en las familias $F_4$ por cada una de las cuatro poblaciones para las variables GDM y GDF. Con los mismos datos y las mismas variables se realizaron gráficos de regresiones lineales.

Los ensayos que componían las familias $F_4$ fueron analizados utilizando un diseño anidado. Con el objetivo de estimar los componentes de varianzas para cada población bajo estudio, se usó un modelo mixto por medio del estimador de máxima verosimilitud restringida (REML), considerando que los efectos analizados son todos aleatorios. Las variables analizadas fueron GDM y GDF. El análisis estadístico se realizó de acuerdo al siguiente modelo lineal:

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_{j(i)} + \varepsilon$$

donde,

$\mu$ = media general

$\alpha$ = efecto de la j-ésima planta $F_2$

$\beta$ = efecto de la k-ésima planta $F_3$ dentro de $F_2$

$\varepsilon$ = efecto de la planta $F_4$ dentro de $F_3$ (error experimental)

Para el análisis de los componentes genéticos se siguió la metodología planteada por Kearsey y Pooni (1996), donde se consideran tres niveles para el análisis de variancias. El primero de los niveles, $\sigma_\alpha^2$, representa la variación entre las medias de aquellos individuos $F_4$ que derivaron de una planta $F_2$, ya que si tuvimos n $F_2$ tenemos n medias. El segundo nivel, $\sigma_\beta^2$, revela las medias de aquellas $F_4$ que provienen de una $F_3$, y mide la varianza promedio entre $F_3$; ya que había n' plantas autofecundadas por cada familia. Por último, $\sigma_\varepsilon^2$ es la variación residual entre individuos $F_4$ que derivan de la misma planta $F_3$.

Una vez obtenidas las varianzas, se estimaron los parámetros genéticos en base a las componentes de las distintas fuentes de variación (Kearsey y Pooni, 1996):

$$\sigma_\alpha^2 = VA^* + \frac{1}{16} VD^* \qquad [2.1]$$

$$\sigma_{\beta}^{2} = \frac{1}{2}VA^{*} + \frac{1}{8}VD^{*} \qquad [2.2]$$

$$\sigma_{\varepsilon}^{2} = \frac{1}{4}VA^{*} + \frac{1}{4}VD^{*} + VE \qquad [2.3]$$

Luego, los autores describen que las varianzas genéticas esperadas en el modelo son una fracción del componente de varianza, donde:

$$VA^{*} = \frac{1}{2}VA \qquad [2.4]$$

$$VD^{*} = \frac{1}{4}VD \qquad [2.5]$$

De las fórmulas 2.1, 2.2, 2.3, 2.4 y 2.5 fueron despejadas las diferentes varianzas que componen el carácter y con esa información se estimaron las heredabilidades de los caracteres estudiados para las cuatro poblaciones analizadas y las variables GDM y GDF. La heredabilidad en sentido estricto fue calculada mediante la siguiente fórmula:

$$H^{2} = \frac{VA}{VF} \times 100 \qquad [3.0]$$

donde,

$$VF = VA + VD + VE$$

Las heredabilidades en sentido estricto estimadas fueron clasificadas en tres clases (baja: <30%; moderada: 30,1 – 60% y alta: >60%), como fue sugerido por Robinson *et al.* (1949) y citado por Kahriman *et al.* (2015).

Por último, se estimó la respuesta esperada a la selección de los caracteres GDM y GDF con distintas intensidades de selección (0,1; 0,15; 0,2; 0,25; 0,3 y 0,5) para las poblaciones $F_2$ del programa de mejoramiento estudiado utilizando la siguiente fórmula:

$$R = i \times \sigma_f \times h^2 \qquad [4.0]$$

donde,

$R$ = respuesta a la selección

$i$ = intensidad de selección

$\sigma_f$ = desvío fenotípico en la población

$h^2$: heredabilidad en sentido estricto del carácter

## *4.3.Efecto de la selección individual por tiempo a floración sobre el rendimiento y la madurez a cosecha de las cruzas.*

### *4.3.1. Ensayos a campo y colecta de datos*

Durante la campaña 2015/16 los cruzamientos "$F_3$ x probador" se sembraron en parcelas de cuatro surcos y cuatro metros de largo (8 $m^2$ de superficie), en cuatro localidades de la zona núcleo maicera y en fechas de siembras representativas de la región (Tabla 2).

**Tabla 2:** Localidades, fechas de siembra y cosecha de los ensayos de evaluación de los cruzamientos "$F_3$ x probador."

| *Localidad* | *Provincia* | *Fecha de siembra* | *Fecha de cosecha* |
|---|---|---|---|
| *Pergamino* | Buenos Aires | 05/11/2015 | 03/05/2016 |
| *Hughes* | Santa Fe | 30/11/2015 | 30/04/2016 |
| *Venado Tuerto* | Santa Fe | 28/10/2015 | 21/04/2016 |
| *Marcos Juárez* | Córdoba | 27/10/2016 | 16/03/2016 |

La densidad promedio fue de 86.000 plantas/ha y la distancia entre surcos de 52 cm. La fertilización se realizó a la siembra con 220 kg/ha de Urea granulada y 140 kg/ha de Microessentials sz (12N, 40P, 10S, 1Zn). Se realizó control de malezas en pre-emergencia con una dosis de 2 kg/ha de atrazina, 1,6 l/ha de metolacloro y 2 kg/Ha de glifosato; y en pos-emergencia con 1 kg/ha de atrazina, 1 l/ha de metolacloro y 100 ml de flubendiamide. El control

de insectos se hizo con la aplicación en pre-emergencia de 30 $cm^3$/ha de gammacialotrina. En el anexo 6.1 se presentan las condiciones de temperatura y precipitaciones de las cuatro localidades de ensayo.

En los ensayos se evaluó el rendimiento en grano corregido a 14% de humedad (RTO) en quintales por hectárea (qq/ha) y la humedad a cosecha (HUM) en porcentaje (%) de los cruzamientos "$F_3$ x probador". Los ensayos fueron recolectados con máquinas cosechadoras adaptadas a microparcelas las cuales cuentas con un sistema de balanza electrónica que pesan las muestras y un sensor que mide la humedad de la misma. En la localidad de Hughes se evaluó adicionalmente FM y FF, registrando la fecha calendario cuando al 50% de las plantas de la parcela se encontraban en el estado que se muestra en la figura 1. Luego, fueron calculados los GDM y GDF respectivamente con la fórmula 1.0 para cada una de las parcelas evaluadas.

### *4.3.2. Diseño experimental y análisis de Datos*

Se utilizó un diseño en parcelas divididas con bloques completos al azar con dos repeticiones, siendo las parcelas principales los probadores y las parcelas secundarias las familias $F_3$. Con el programa estadístico InfoStat se analizaron las variables RTO y HUM con un modelo mixto por medio del estimador de máxima verosimilitud restringida (REML), los efectos de probador, familias $F_3$ y su interacción fueron analizados como efecto fijo y los efectos de localidad y repetición como aleatorios. El análisis de varianza persiguió el siguiente modelo lineal con una significancia de $\alpha = 0{,}05$.

$$Y_{ijkl} = \mu + \propto_i + \beta_j + \tau_{ij} + \gamma_k + \delta_{lk} + \varphi_{ik} + \varepsilon$$

donde,

$\mu$ = media general

$\alpha$ = efecto del i-ésimo probador

$\beta$ = efecto de la j-ésima familia $F_3$

$\tau$ = efecto de la interacción ij-ésimo

$\gamma$ = efecto de la k-ésima localidad

$\delta$ = efecto de la l-ésima repetición dentro de la localidad

$\varphi$ = efecto del probador dentro de la repetición

$\varepsilon$ = error experimental

Las variables GDM y GDF fueron analizadas con el mismo modelo, sin incluir el factor localidad ya que fueron medidas únicamente en la localidad de Hughes.

Para estimar el efecto del tiempo a floración y en la selección esperada para este carácter en planta individual se realizó un análisis de correlación y regresión entre los datos de GDM y GDF de las plantas individuales $F_2$ con las medias de RTO, HUM, GDM y GDF de las familias $F_3$ que se obtuvieron en los ensayos donde se evaluaron los cruzamientos "$F_3$ x probador" derivadas. Si la interacción de las familias $F_3$ con los probadores fue significativa, las regresiones se analizaron por probador. En el caso de que la interacción fue no significativa, se analizaron los probadores en conjunto. Adicionalmente con datos de la localidad de Hughes, con el objetico de entender la relación entre las variables se correlacionaron GDM y GDF de los cruzamientos $F_3$ por probador con su RTO y HUM.

# 5. RESULTADOS

## *5.1.Estimación de parámetros genéticos – Componentes de la variancia, heredabilidad y respuesta a la selección individual del tiempo a floración masculina y femenina*

Para la variable GDM, las correlaciones de Pearson observadas entre las plantas individuales $F_2$ y sus respectivas familias $F_4$ estuvieron en un rango de 0,15 a 0,36 (Tabla 3); y de manera similar para la variable GDF, las correlaciones estuvieron en un rango de 0,14 a 0,35 (Tabla 3). En todos los casos, los coeficientes de correlación fueron altamente significativos ($\alpha$= 0,01).

**Tabla 3:** Valores de correlación de Pearson y su significancia entre los individuos $F_2$ y sus correspondientes familias $F_4$ para la variable GDM y GDF y para las poblaciones estudiadas

| | **POBFA** | | **POBFB** | | **POBMC** | | **POBMD** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **VARIABLES** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDM $F_2/F_4$** | 0,36 | <0,0001 | 0,18 | <0,0001 | 0,15 | <0,0001 | 0,27 | <0,0001 |
| **GDF $F_2/F_4$** | 0,33 | <0,0001 | 0,27 | <0,0001 | 0,14 | <0,0001 | 0,35 | <0,0001 |

En el caso de las regresiones, los coeficientes estuvieron entre 0,023 y 0,126 para GDM y entre 0,018 y 0,122 para GDF, siendo positiva en todas las poblaciones estudiadas, independientemente del grupo heterótico al que pertenecían (Figura 3 y 4).

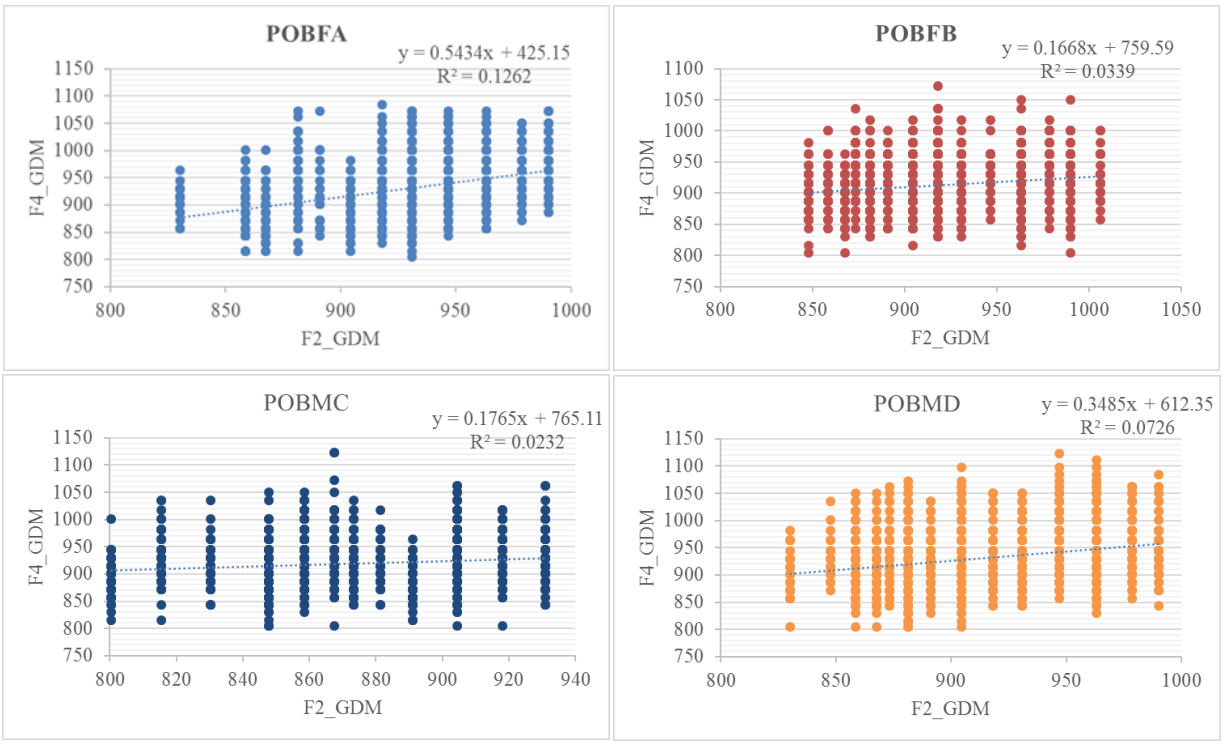


**Figura 3:** Gráficos de regresión entre los individuos $F_2$ y sus correspondientes familias $F_4$ para la variable GDM y para las cuatro poblaciones estudiadas

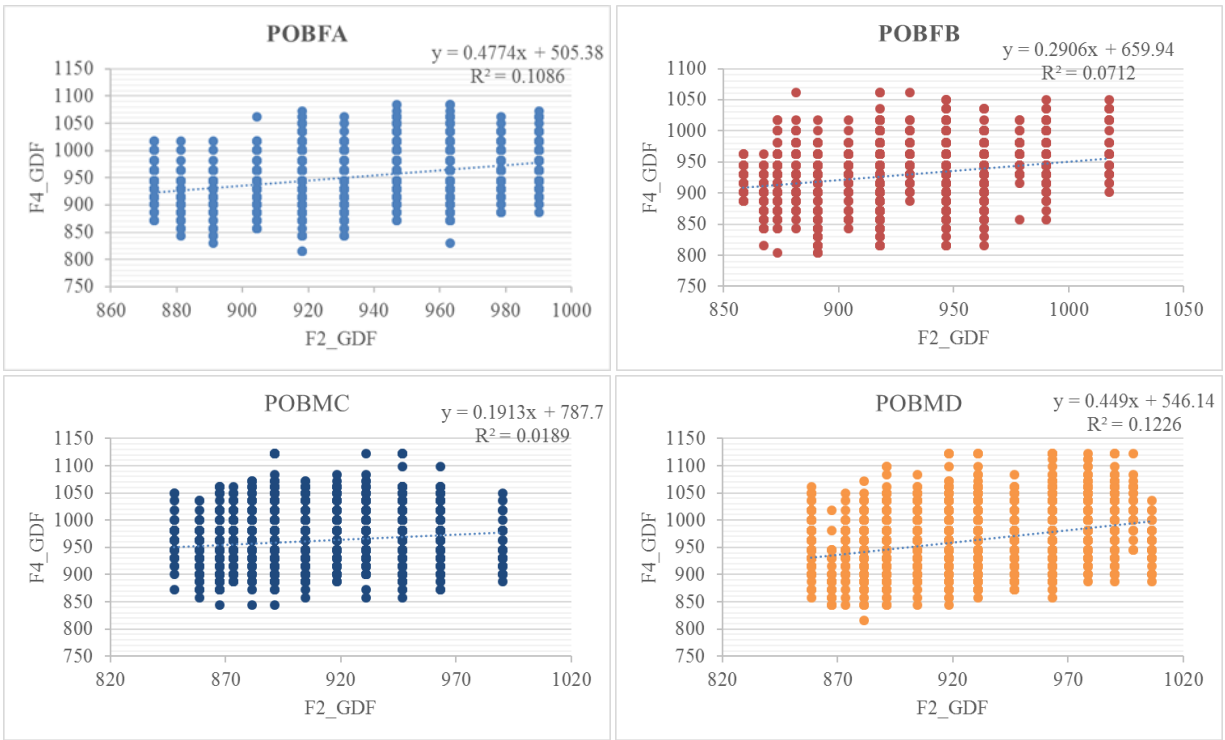


**Figura 4:** Gráficos de regresión entre los individuos $F_2$ y sus correspondientes familias $F_4$ para la variable GDF y para las cuatro poblaciones estudiadas

Continuando con el análisis, se estimaron los componentes de varianza para las variables GDM y GDF para las cuatro poblaciones estudiadas. Para la variable GDM, se observó que la mayor variabilidad está comprendida por la varianza debido a las diferencias entre individuos que derivan de la misma planta $F_3$, explicando entre el 39,4% y el 60,9% de la variabilidad total. Luego, la variabilidad a nivel de $F_3$ explica entre el 15,7% y 32.9% y, por último, la variabilidad explicada entre individuos $F_2$ va desde 18,6% a 29.9% (Tabla 4).

**Tabla 4:** Componentes de varianza (expresados como desvío estándar, DE) y proporción de la variabilidad total de GDM (°C/d) entre de familias $F_4$ para las poblaciones estudiadas

| | *POBFA* | | *POBFB* | | *POBMC* | | *POBMD* | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **DE** | **Var%** | **DE** | **Var%** | **DE** | **Var%** | **DE** | **Var%** |
| *Entre $F_2$* | 26,2 | 27,6 | 17,6 | 23,5 | 17,7 | 18,6 | 26,5 | 29,9 |
| *Entre plantas $F_3$ dentro de $F_2$* | 28,6 | 32,9 | 15,9 | 19,3 | 18,6 | 20,5 | 19,2 | 15,7 |
| *Entre individuos $F_4$ dentro de $F_3$* | 31,3 | 39,4 | 27,4 | 57,1 | 32,1 | 60,9 | 35,8 | 54,5 |

Resultados similares se presentaron para la variable GDF, donde también se observó que la mayor variabilidad está comprendida por la varianza debido a las diferencias entre individuos $F_4$ que derivan de la misma planta $F_3$, explicando entre el 43,4% y el 64,7% de la variabilidad total. Luego, la variabilidad explicada a nivel de $F_3$ se encuentran en un rango de 13,6% a 30,6% y, por último, la variabilidad explicada entre individuos $F_2$ va desde 14,8% a 34,9% (Tabla 5).

**Tabla 5:** Componentes de varianza (expresados como desvío estándar, DE) y proporción de la variabilidad total de GDF (°C/d) entre de familias F4 para las poblaciones estudiadas

| | *POBFA* | | *POBFB* | | *POBMC* | | *POBMD* | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **DE** | **Var%** | **DE** | **Var%** | **DE** | **Var%** | **DE** | **Var%** |
| *Entre $F_2$* | 22,4 | 26,0 | 21,8 | 30,9 | 17,8 | 14,8 | 29,9 | 34,9 |
| *Entre plantas $F_3$ dentro de $F_2$* | 24,3 | 30,6 | 16,9 | 18,5 | 21,0 | 20,5 | 18,6 | 13,6 |
| *Entre individuos $F_4$ dentro de $F_3$* | 28,9 | 43,4 | 27,9 | 50,5 | 37,2 | 64,7 | 36,3 | 51,5 |

De los análisis de varianzas anteriores se desprenden las estimaciones de parámetros genéticos siguiendo la metodología propuesta por Kearsey y Pooni (1996), usando las fórmulas 2.1, 2.2, 2.3, 2.4 y 2.5. Para la variable GDM, los resultados revelaron que dentro del grupo heterótico conformado por las poblaciones POBFA y POBFB, la VD representa una mayor proporción respecto a la VF, teniendo mayor representación que la VA (Tabla 6). Dentro del grupo heterótico compuesto por las poblaciones POBMC y POBMD, para la misma variable, la POBMC está en concordancia con lo expuesto en el párrafo anterior, donde la VD aporta mayor

varianza que VA. En cambio, en la POBMD se observó que los resultados se invierten, donde la VA tiene una mayor representación que la VD en la herencia del carácter.

**Tabla 6:** Componentes genéticos y ambiental de poblaciones biparentales de maíz para GDM

| | *POBFA* | *POBFB* | *POBMC* | *POBMD* |
|---|---|---|---|---|
| *VA* | 742 | 484 | 372 | 1384 |
| *VD* | 20284 | 4228 | 8076 | 724 |
| *VE* | 0 | 423 | 476 | 1066 |
| *VF* | 21026 | 5135 | 8924 | 4048 |

VD: varianza de dominancia; VA: varianza aditiva; VE: varianza ambiental

Para la variable GDF, en el grupo heterótico conformado por las poblaciones POBFA y POBFB, resultó que la VD tiene una mayor representación que VA en la determinación del carácter (Tabla 7). Para el grupo heterótico contrario, en la POBMC se observó que la VD representa la mayor proporción de la VF total. Contrariamente, en la POBMD, la VD se hace cero y la VA es la aporta la mayor varianza para este carácter.

**Tabla 7:** Componentes genéticos y ambiental de poblaciones biparentales de maíz para GDF

| | *POBFA* | *POBFB* | *POBMC* | *POBMD* |
|---|---|---|---|---|
| *VA* | 548 | 893 | 262 | 1916 |
| *VD* | 14488 | 2012 | 11956 | 0 |
| *VE* | 0 | 542 | 608 | 1341 |
| *VF* | 15036 | 3447 | 15946 | 3257 |

VD: varianza de dominancia; VA: varianza aditiva; VE: varianza ambiental

Con los componentes genéticos y ambientales de cada una de las poblaciones se calcularon las heredabilidades correspondiente utilizando la fórmula 3.0. Para la variable GDM, la heredabilidad estuvo en un rango del 0,04 a 0,34 y para la variable GDF, el rango de herebilidad estuvo entre 0,02 a 0,59 (Tabla 8).

**Tabla 8:** Heredabilidad en sentido estricto de poblaciones biparentales de maíz para GDM y GDF

| | *POBFA* | *POBFB* | *POBMC* | *POBMD* |
|---|---|---|---|---|
| $h^2$ *GDM* | 0,04 | 0,09 | 0,04 | 0,34 |
| $h^2$ *GDF* | 0,04 | 0,26 | 0,02 | 0,59 |

Luego, con la fórmula 4.0 se calculó la respuesta esperada (R) para distintas intensidades de selección que fueron desde el 10% al 50%. Para las dos variables analizadas se observó una respuesta mayor a medida que la presión de selección fue aumentando, estimándose respuestas de casi el doble para la mayor presión de selección (Figura 5 y 6).

Para la variable GDM y para el grupo heterótico compuesto por las poblaciones POBFA y POBFB, se obtuvieron respuestas esperadas a la selección de alrededor de 10 GDU con una intensidad de selección del 10% (Figura 5). Para el grupo heterótico compuesto por las poblaciones POBMC y POBMD, se obtuvieron respuestas esperadas a la selección dispares. La población POBMC tiene una respuesta esperada a la selección menor a 10 GDU, similar a los resultados expuestos para el otro grupo heterótico. En cambio, para la población POBMD, seleccionando el 10% de la población se podría obtener una respuesta de aproximadamente 34 GDU (Figura 5).

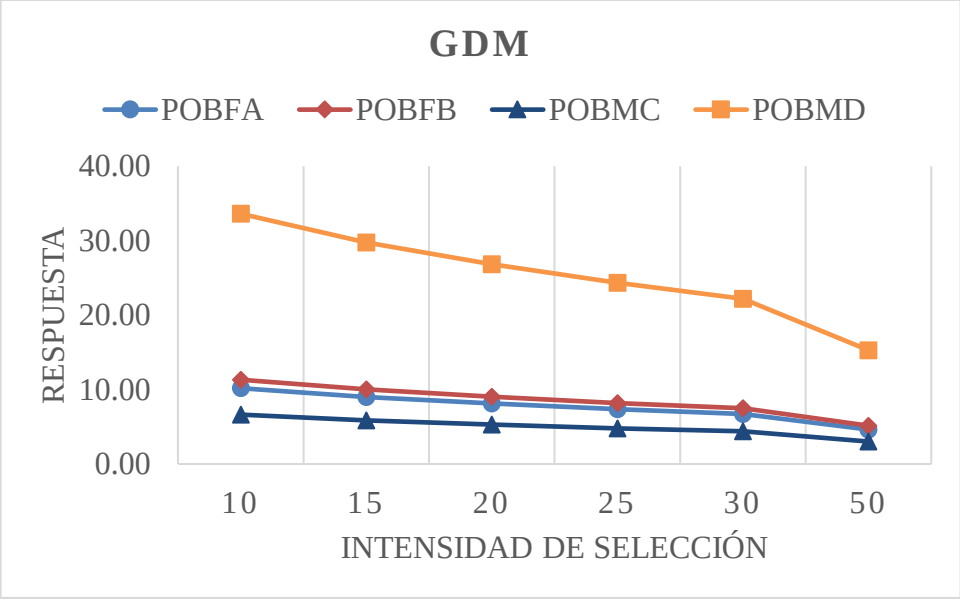


**Figura 5:** Respuesta para diferentes intensidades de selección para la variable grados días a floración masculina

Para la variable GDF, el rango de respuesta estuvo en el orden de 4 a 60 GDU con una intensidad de selección de 10%. En las poblaciones POBFB y POBMD se obtuvieron respuestas de 27 y 60 GDU respectivamente, para una intensidad de selección del 10%. En cambio, para las POBFA y POBMC las respuestas esperadas a la selección fueron menores de 10 GDU para todas las intensidades de selección (Figura 6).

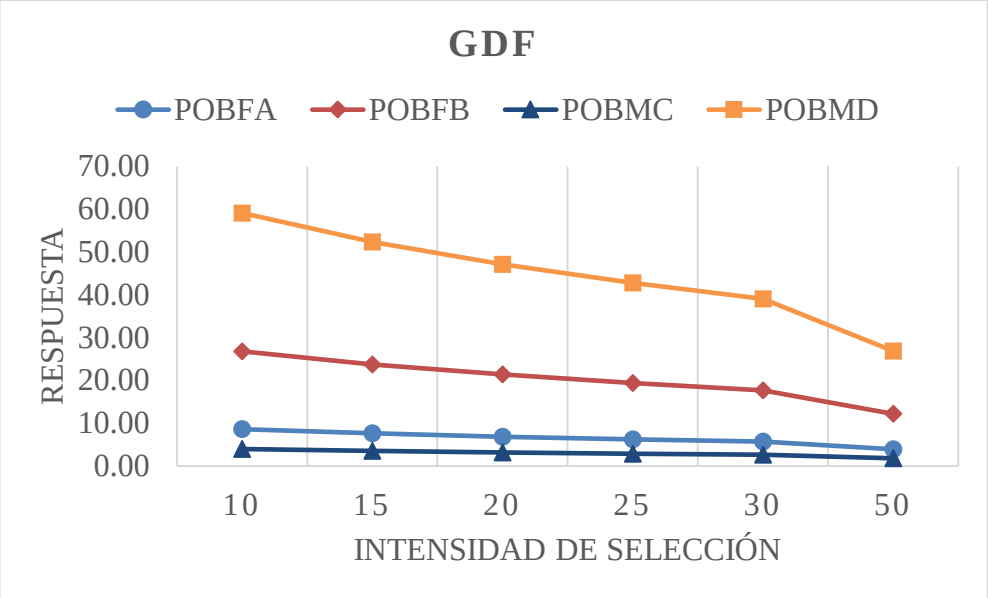


**Figura 6:** Respuesta para diferentes intensidades de selección para la variable grados días a floración femenina

## *5.2. Efecto de la selección individual por tiempo a floración sobre el rendimiento y la madurez a cosecha de las cruzas.*

En esta sección se presentan los resultados de los análisis de los cruzamientos $F_3$ por probador y las correlaciones entre GDM y GDF de las plantas individuales $F_2$ y de los híbridos $F_3$ por probador con el RTO y HUM de los cruzamientos. Los valores del análisis de la varianza (ANOVA) se encuentran en el anexo 9.4.

Con la información recolectada en la localidad de Hughes se realizaron los análisis para las variable GDM y GDF. Para la variable GDM, el análisis de varianzas reveló que la interacción de las $F_3$ con los probadores fue estadísticamente no significativa (Tabla 9), por lo que, como se mencionó en la sección 4.3.2, se optó por hacer las regresiones de GDM de las plantas individuales $F_2$ con GDM de los cruzamientos a través de probador.

**Tabla 9:** significancia extraída de los análisis de varianza para la variable GDM de las cuatro poblaciones estudiadas

| | *POBFA* | *POBFB* | *POBMC* | *POBMD* |
|---|---|---|---|---|
| *Probador* | * | * | ns | ns |
| *Familia $F_3$* | ** | * | ** | ** |
| *$F_3$ x Probador* | ns | ns | ns | ns |

**: Diferencias estadísticas altamente significativas; *: diferencias estadísticas significativas; ns: sin diferencias estadísticas

Las correlaciones entre GDM de las plantas individuales $F_2$ y de los cruzamientos por probador fueron significativas para las POBFA y POBMD con una correlación de 0,40 y 0,47 respectivamente. En cambio, para las POBFB y POBMC las correlaciones fueron no significativas (Tabla 10).

**Tabla 10:** Valores de correlación de Pearson y su significancia entre los individuos $F_2$ y sus correspondientes familias $F_3$ para la variable GDM y para las poblaciones estudiadas

| | **POBFA** | | **POBFB** | | **POBMC** | | **POBMD** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **VARIABLES** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDM $F_2/F_3$** | 0,40 | 0,0007 | 0,21 | 0,0853 | 0,15 | 0,2462 | 0,47 | <0,0001 |

Las regresiones para la variable GDM entre las plantas individuales $F_2$ y los cruzamientos $F_3$ por probador arrojaron valores dispares dependiendo de la población. En las POBFA y POBMD fueron de 0,16 y 0,22 respectivamente observándose una leve tendencia positiva, resultando en que las plantas individuales de la población $F_2$ que fueron precoces también lo

fueron en sus cruzamientos derivados y las plantas $F_2$ más tardías exhibieron mayor cantidad de días a floración en los cruzamientos. Los $R^2$ de las poblaciones POBFB y POBMC fueron de 0,04 y 0,02 y sus correlaciones de 0,21 y 0,15 respectivamente, se encontró una menor asociación entre los GDM de las plantas individuales $F_2$ con sus respectivos cruzamientos (Figura 7).

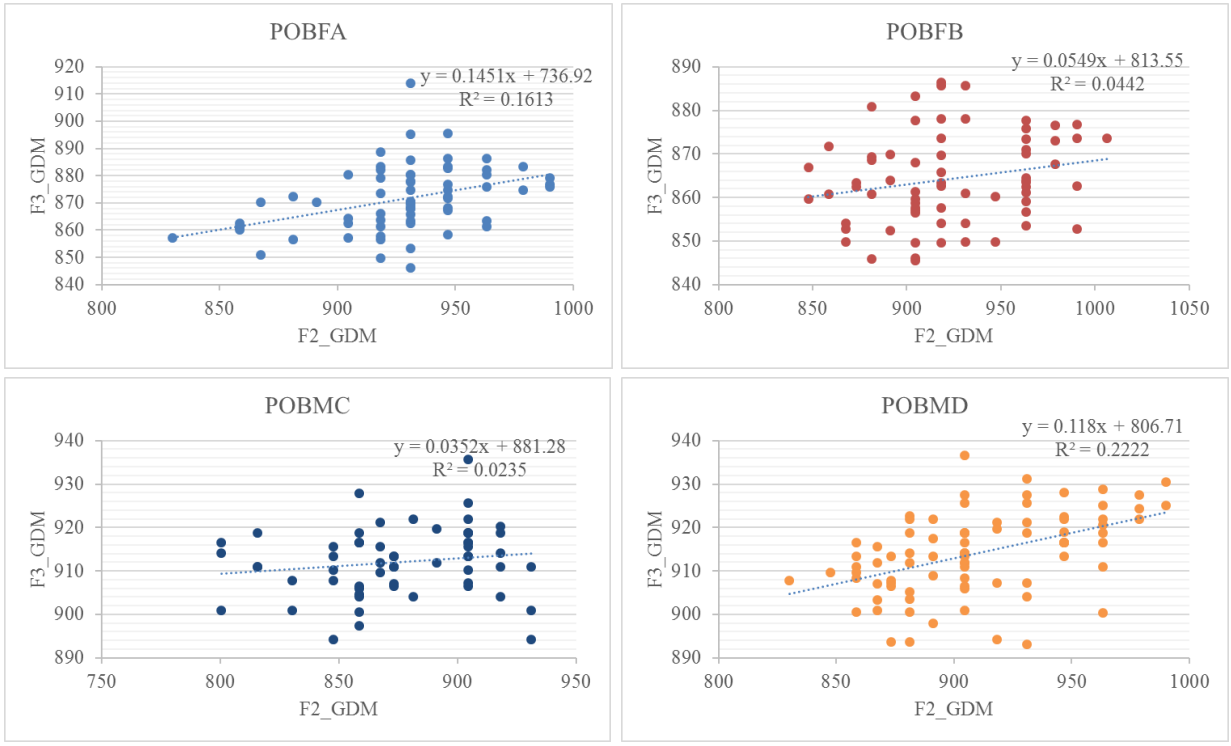


**Figura 7:** Regresiones entre plantas individuales $F_2$ con los cruzamientos $F_3$ x probador para la variable GDM de las cuatro poblaciones estudiadas

En el análisis de varianza para la variable GDF se observó una interacción significativa entre las cruzas $F_3$ y los probadores en las cuatro poblaciones analizadas (Tabla 11), motivo por el cual se presentan las regresiones para cada probador por separado.

**Tabla 11:** significancia extraída de los análisis de varianza para la variable GDF de las cuatro poblaciones estudiadas

| | *POBFA* | *POBFB* | *POBMC* | *POBMD* |
|---|---|---|---|---|
| *Probador* | ** | ** | ns | ns |
| *Familia $F_3$* | ** | ** | ** | ** |
| *$F_3$ x Probador* | ** | ** | ** | ** |

**: diferencias estadísticas altamente significativas; *: diferencias estadísticas significativas; ns: sin diferencias estadísticas

Las correlaciones entre la floración femenina de las plantas individuales $F_2$ y sus respectivos cruzamientos $F_3$ por probador son variadas y dependen de la población y el probador. Las correlaciones para las POBFA y POBFB con PROB-1 son significativas y presentan valores de 0,33 y 0,29 respectivamente. En cambio, con el PROB-2 las correlaciones son no significativas. En el grupo heterótico contrario, la POBMC no arroja correlaciones significativas para esta variable, mientras que en la POBMD las correlaciones son significativas en ambos probadores, siendo del orden de 0,40 (Tabla 12).

**Tabla 12:** Valores de correlación de Pearson y su significancia entre los individuos $F_2$ y sus correspondientes familias $F_3$ para la variable GDF y para las poblaciones estudiadas

| | **POBFA** | | | | **POBFB** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **PROB-1** | | **PROB-2** | | **PROB-1** | | **PROB-2** | |
| **Variables** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDF $F_2/F_3$** | 0,33 | 0,0054 | 0,00 | 0,9867 | 0,29 | 0,0169 | -0,16 | 0,1847 |

| | **POBMC** | | | | **POBMD** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **PROB-3** | | **PROB-4** | | **PROB-3** | | **PROB-4** | |
| **Variables** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDF $F_2/F_3$** | 0,23 | 0,0850 | 0,07 | 0,5753 | 0,40 | 0,0002 | 0,41 | 0,0001 |

En la figura 8 se pueden observar las regresiones de la variable GDF para las cuatro poblaciones por cada uno de los probadores. En el grupo heterótico representado por las poblaciones POBFA y POBFB se observó que al utilizar el PROB-1 existiría una leve asociación positiva entre el valor del tiempo a floración de las plantas individuales $F_2$ y de las cruzas derivadas. En cambio, esto no fue observado al utilizar el PROB-2. Respecto al otro grupo heterótico, en la POBMD se observa a través de los probadores una baja asociación positiva entre el tiempo a floración de las plantas individuales $F_2$ y de las cruzas derivadas.

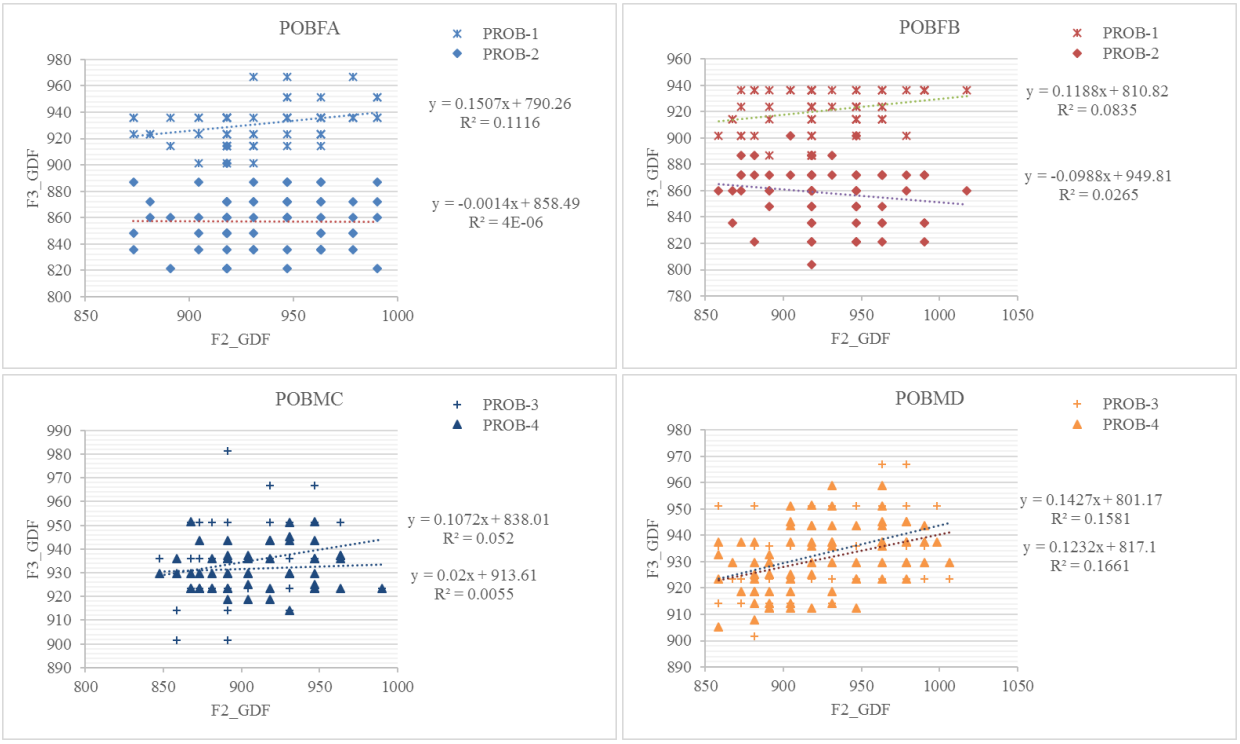


**Figura 8:** Regresiones entre plantas individuales $F_2$ con los cruzamientos $F_3$ x probador para la variable GDF de las cuatro poblaciones estudiadas

Con el objetivo de analizar el efecto de una posible selección de plantas individuales $F_2$ por tiempo a floración sobre el rendimiento de las cruzas $F_3$ por probador es que se realizaron las regresiones GDM y GDF con el RTO de las familias $F_3$ por probador. Cuando analizamos los cuadros de varianza para RTO se observó que en el grupo heterótico compuesto por las POBFA y POBFB hay interacción $F_3$ por probador significativa. Contrariamente, en el grupo heterótico opuesto, no hubo diferencias significativas para la interacción (Tabla 13).

**Tabla 13:** significancia extraída de los análisis de varianza para la variable RTO de las cuatro poblaciones estudiadas

| | *POBFA* | *POBFB* | *POBMC* | *POBMD* |
|---|---|---|---|---|
| *Probador* | ns | ns | * | ns |
| *Familia $F_3$* | ** | ** | * | ** |
| *$F_3$ x Probador* | * | ** | ns | ns |

**: Diferencias estadísticas altamente significativas; *: diferencias estadísticas significativas; ns: sin diferencias estadísticas

Las correlaciones entre GDM de las plantas $F_2$ con el RTO de los cruzamientos $F_3$ por probador resultaron no significativas para las POBFA y POBFB con el PROB-1 mientras que fueron significativas con el PROB-2 con una correlación del orden de 0,34 y 0,33. En la POBMC

la correlación también resulto ser no significativa y en la POBMD fue significativa con un índice de 0,16 (Tabla 14).

**Tabla 14:** Valores de correlación de Pearson y su significancia entre GDM de los individuos $F_2$ y el RTO de sus correspondientes familias $F_3$ para las poblaciones estudiadas

| | POBFA | | | | POBFB | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | PROB-1 | | PROB-2 | | PROB-1 | | PROB-2 | |
| **Variables** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDM F2/RTO F3** | 0,17 | 0,1688 | 0,34 | 0,0051 | 0,08 | 0,5427 | 0,33 | 0,0061 |

| | POBMC | | POBMD | |
|---|---|---|---|---|
| **Variables** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDM $F_2$/RTO $F_3$** | 0,12 | 0,1946 | 0,16 | 0,0390 |

Para ambos grupos heteróticos se encontraron valores de $R^2$ muy bajos por lo que no se puede observar una tendencia positiva generalizada entre los GDM de las plantas individuales $F_2$ y el rendimiento de las cruzas híbridas $F_3$ por probador (Figura 9).

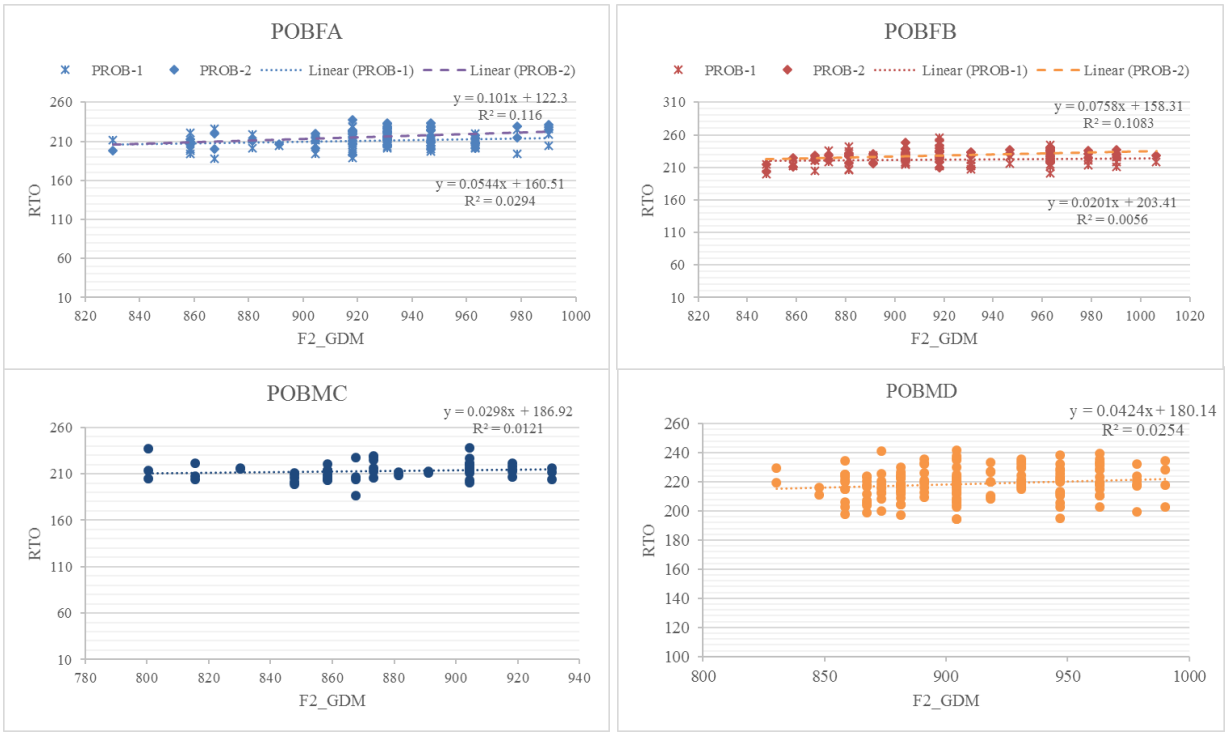


**Figura 9:** Regresiones entre GDM de plantas individuales $F_2$ con el RTO de cruzamientos $F_3$ x probador para las cuatro poblaciones estudiadas

La asociación entre GDF de las plantas individuales $F_2$ y el RTO de las familias $F_3$ resultaron ser no significativas en ambos grupos heterótico (Tabla 15). Y cuando observamos las regresiones entre estas dos variables, los $R^2$ son muy bajos, cercanos a cero (Figura 10).

**Tabla 15:** Valores de correlación de Pearson y su significancia entre GDF de los individuos $F_2$ y el RTO de sus correspondientes familias $F_3$ para las poblaciones estudiadas

| | POBFA | | | | POBFB | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | PROB-1 | | PROB-2 | | PROB-1 | | PROB-2 | |
| **Variables** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDF F2/ RTO F3** | 0,10 | 0,4304 | 0,18 | 0,1535 | 0,07 | 0,5577 | 0,22 | 0,0655 |

| | POBMC | | POBMD | |
|---|---|---|---|---|
| **Variables** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDF $F_2$/RTO $F_3$** | 0,17 | 0,0671 | 0,16 | 0,0437 |

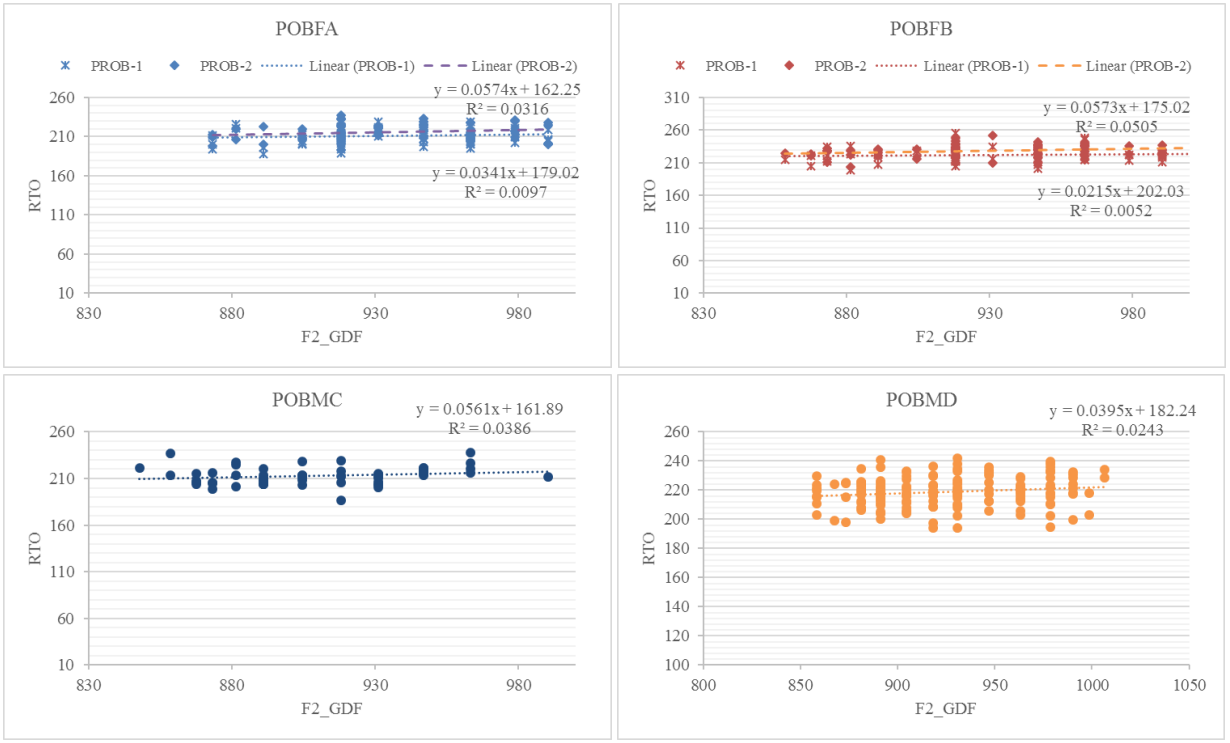


**Figura 10:** Regresiones entre GDF de plantas individuales $F_2$ con el RTO de cruzamientos $F_3$ x probador para las cuatro poblaciones estudiadas

Se realizaron las correlaciones de GDM y GDF con el RTO para los cruzamientos $F_3$ por probador con los datos de la localidad de Hughes, con el objetivo de entender la relación entre la

floración y el rendimiento de los cruzamientos. Las correlaciones resultaron no significativas para las cuatro poblaciones estudiadas y en ambas variables estudiadas (Tabla 16 y 17).

**Tabla 16:** Valores de correlación de Pearson y su significancia entre GDM y el RTO de las familias $F_3$ para las poblaciones estudiadas con datos de la localidad de Hughes.

| | **POBFA** | | **POBFB** | | **POBMC** | | **POBMD** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **VARIABLES** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDM $F_3$/RTO $F_3$** | 0,19 | 0,1206 | 0,00 | 0,9956 | -0,02 | 0,8722 | 0,04 | 0,7405 |

**Tabla 17:** Valores de correlación de Pearson y su significancia entre GDF y el RTO de las familias $F_3$ para las poblaciones estudiadas con datos de la localidad de Hughes.

| | **POBFA** | | **POBFB** | | **POBMC** | | **POBMD** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **VARIABLES** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDF $F_3$/RTO $F_3$** | 0,16 | 0,2081 | -0,08 | 0,5074 | -0,09 | 0,4813 | 0,09 | 0,3926 |

Con el objetivo de entender el efecto de la selección de las plantas individuales $F_2$ por tiempo a floración con la humedad a cosecha en sus cruzamientos derivados, es que se propuso analizar sus asociaciones. En los análisis de varianza para la variable HUM, la interacción $F_3$ por probador no fue significativa excepto para la POBMC (Tabla 18).

**Tabla 18:** significancia extraída de los análisis de varianza para la variable HUM de las cuatro poblaciones estudiadas

| | *POBFA* | *POBFB* | *POBMC* | *POBMD* |
|---|---|---|---|---|
| *Probador* | ** | ** | ns | ns |
| *Familia $F_3$* | ** | ** | ** | ** |
| *$F_3$ x Probador* | ns | ns | * | ns |

**: Diferencias estadisticas altamentes significativas; *: diferencias estadisticas significativas; ns: sin diferencias estadisticas

En cuanto a la asociación entre el tiempo a floración (GDM y GDF) de las plantas individuales $F_2$ y la HUM de las cruzas híbridas ($F_3$ x probador) los valores observados no permiten reportar ninguna tendencia, y las correlaciones entre estas variables fueron no significativas (Tablas 19 y 20). Las pendientes de las regresiones estuvieron muy cercanas a cero en las cuatro poblaciones estudiadas (Figura 11 y 12).

**Tabla 19:** Valores de correlación de Pearson y su significancia entre GDM de los individuos $F_2$ y la HUM de sus correspondientes familias $F_3$ para las poblaciones estudiadas

| | POBFA | | POBFB | |
|---|---|---|---|---|
| **Variables** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDM F2/HUM F3** | 0,13 | 0,1372 | 0,15 | 0,0772 |

| | POBMC | | | | POBMD | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | PROB-3 | | PROB-4 | | | |
| **Variables** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDM $F_2$/HUM $F_3$** | 0,09 | 0,5235 | 0,12 | 0,3591 | 0,00 | 0,9628 |

**Tabla 20:** Valores de correlación de Pearson y su significancia entre GDF de los individuos $F_2$ y la HUM de sus correspondientes familias $F_3$ para las poblaciones estudiadas

| | POBFA | | POBFB | |
|---|---|---|---|---|
| **Variables** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDF F2/HUM F3** | 0,10 | 0,2760 | 0,17 | 0,0488 |

| | POBMC | | | | POBMD | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | PROB-3 | | PROB-4 | | | |
| **Variables** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDF $F_2$/HUM $F_3$** | 0,12 | 0,3516 | 0,20 | 0,1289 | 0,04 | 0,5688 |

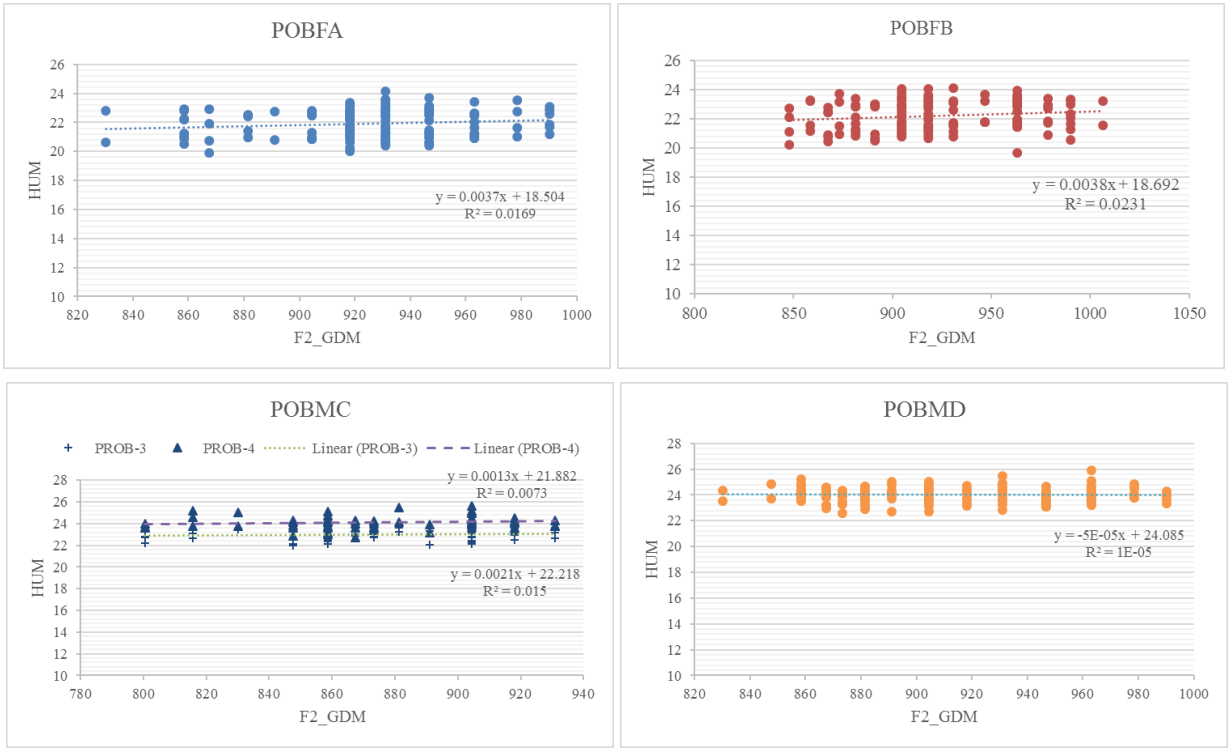


**Figura 11:** Regresiones entre GDM de plantas individuales $F_2$ con la HUM de cruzamientos $F_3$ x probador para las cuatro poblaciones estudiadas

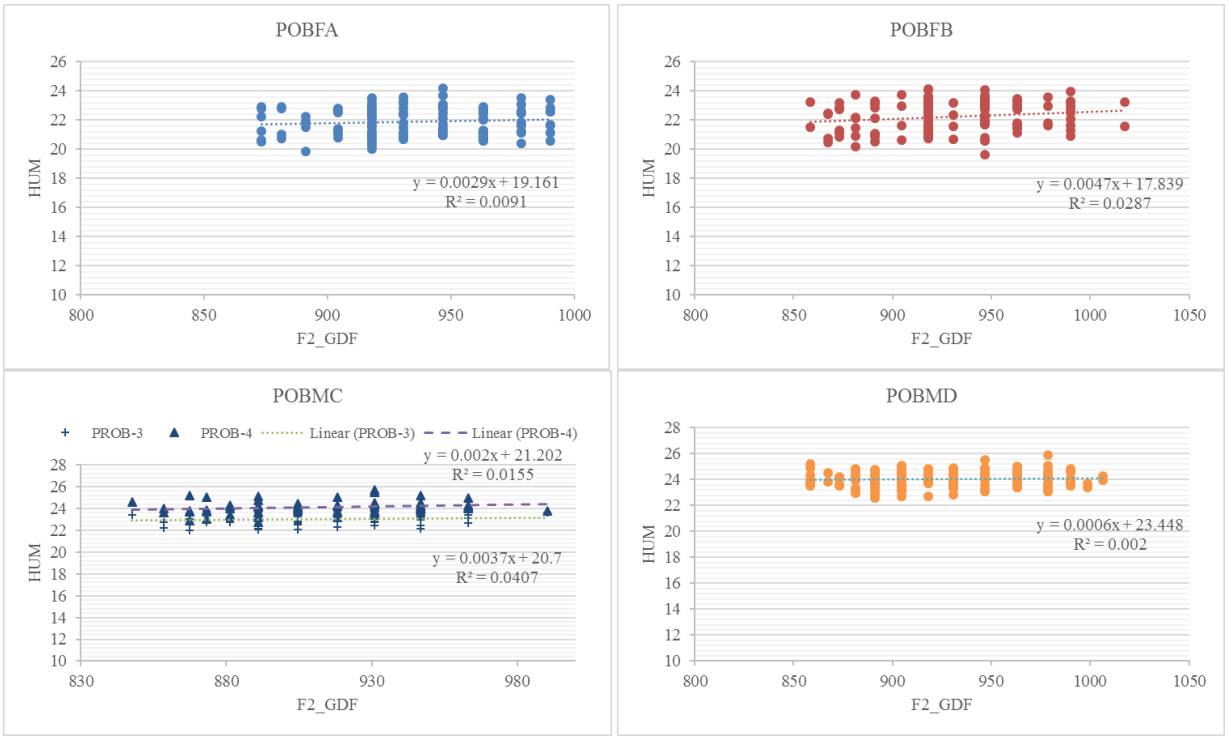


**Figura 12:** Regresiones entre GDF de plantas individuales $F_2$ con la HUM de cruzamientos $F_3$ x probador para las cuatro poblaciones estudiadas

Las correlaciones entre las variables GDM y GDF con HUM de los cruzamientos $F_3$ por probador fueron en su mayoría no significativas, excepto en las POBFA para la variable GDM y en la POBFB para la variable GDF con valores de correlación de 0,26 (Tabla 21).

**Tabla 21:** Valores de correlación de Pearson y su significancia para las variables GDM y GDF con HUM de las familias $F_3$ para las poblaciones estudiadas con datos de la localidad de Hughes.

| | **POBFA** | | **POBFB** | | **POBMC** | | **POBMD** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **VARIABLES** | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor | Pearson | p-valor |
| **GDM $F_3$/HUM $F_3$** | 0,26 | 0,0339 | 0,17 | 0,1740 | 0,24 | 0,0642 | 0,04 | 0,7316 |
| **GDF $F_3$/HUM $F_3$** | 0,05 | 0,6811 | 0,26 | 0,0323 | 0,14 | 0,3018 | 0,18 | 0,0935 |

# 6. DISCUSIÓN

## *6.1.Estimación de parámetros genéticos – Componentes de la variancia, heredabilidad y respuesta a la selección individual del tiempo a floración masculina y femenina*

El tiempo a floración en maíz es un carácter relevante para los programas de mejoramiento genético porque está relacionado a la adaptación de los materiales obtenidos al ambiente para el cual son desarrollados. Durante mucho tiempo los mejoradores han seleccionado plantas en diferentes estadios generacionales, resultando en una amplia variabilidad del tiempo a floración disponible para el mejoramiento. En líneas generales, en la gran mayoría de los programas la selección se realiza a favor de las plantas o familias de menor tiempo a floración debido a que se asume que de esta manera se pueden obtener materiales más precoces a cosecha sin afectar la productividad.

Para las variables GDM y GDF, los análisis de correlación entre los individuos $F_2$ y sus respectivas familias $F_4$ muestran una asociación positiva en todas las poblaciones evaluadas. Las asociaciones fueron del orden de hasta 0,36, se tratan de índices bajos correlación y podría deberse a que son correlaciones fenotípicas y no genotípicas. Las correlaciones fenotípicas se estiman directamente de valores de campo, siendo resultantes de causas genéticas y ambientales y suelen ser de menor magnitud que las correlaciones genéticas (Espitia, 2005). Si bien no se encontró información sobre correlaciones entre generaciones en maíz, sí existen reportes de correlaciones similares para otros cultivos, como por ejemplo en garbanzo, para el cual Bejiga (1987) observó asociaciones positivas y altamente significativas para días a 50% de floración entre la generación $F_2$ y generaciones posteriores, reportando una correlación de 0,35 entre la generación $F_2$ y la $F_4$. Analizando las regresiones también se puede advertir una asociación positiva entre las plantas $F_2$ y sus respectivas familias $F_4$. Como en el caso de las correlaciones, los $R^2$ fueron bajos y esta situación podría estar dada a que las generaciones fueron evaluadas en diferentes ambientes. El hecho de estudiar la relación entre diferentes generaciones y las asociaciones entre progenitor y sus progenies derivadas, lleva a analizar valores fenotípicos de diferentes años y como se mencionó anteriormente las regresiones con datos fenotípicos tienden a ser de menor magnitud que si las mismas regresiones se realizaran con datos genotípicos. El ambiente donde se evaluaron las plantas $F_2$ fue con mayor régimen de lluvias, con temperaturas

más templadas y con temperaturas mínimas menores, lo que podría llevar a una concentración de la floración, en contraste con el ambiente donde se evaluaron las familias $F_4$ derivadas de las plantas $F_2$, donde el ambiente fue más seco y con temperaturas más elevadas, teniendo temperaturas máximas de 35°C alrededor de floración y escasa presencia de lluvias (Anexo 9.1). Obtener regresiones con $R^2$ bajos también podría estar dado a que el número de individuos en cada generación difiere, teniendo menor número de individuos evaluados en la generación $F_2$ que se correlacionaron con un rango diverso de grados días a floración ya que las plantas $F_2$ estaban segregando.

La herencia del carácter es de tipo cuantitativa y estaría dominada por varios genes de efectos menores (Veldbomm *et al.*, 1994; Austin *et al.*, 2001; Chardon *et al.*, 2005, Buckler *et al.*, 2009). Los resultados de esta tesis apoyarían las conclusiones reportadas en el estudio desarrollado por Buckler *et al.* (2009), donde los autores mencionan que las diferencias en tiempo a floración entre líneas de maíz no son causa de unos pocos genes de efectos mayores, si no de la acumulación de numerosos QTLs de bajo impacto. Estos autores reportaron que más del 98% de los QTLs afectaron a la floración femenina en menos de 1 día. La selección de individuos $F_2$ para GDM y GDF podría ser efectiva a través de numerosas generaciones de selección, los rangos de ambas variables siempre fueron mayores en la generación $F_4$ en comparación si su respectiva generación $F_2$, lo que permitiría ir seleccionando individuos cada vez más extremos en generaciones sucesivas (Anexo 9.2).

Cuando se analizaron las estimaciones de los parámetros genéticos, para ambas variables, los resultados mencionados revelaron que dentro del grupo heterótico conformado por las poblaciones POBFA y POBFB, la VD representa la mayor proporción de la VF total, siendo más importante que la VA. Los efectos no aditivos (la dominancia y la epistasis), estarían jugando un papel más importante que los efectos aditivos en la herencia del tiempo a floración. Los bajos efectos de VA estarían relacionados a las bajas asociaciones entre los individuos $F_2$ y los $F_4$ reportados discutidos anteriormente. Resultados similares fueron reportados por varios autores (Singh y Roy, 2007; Sher *et al.*, 2012; Haq *et al.*, 2014). Steinhoff y colaboradores (2012) concluyeron que la epistasis podría tener un papel importante en la arquitectura del tiempo a floración y que la contribución de la epistasis podría ser más alta en materiales elite que en poblaciones diversas. Dentro del grupo heterótico compuesto por las poblaciones POBMC y POBMD, para ambas variables, una de las poblaciones está en concordancia con lo expuesto para

el grupo heterótico contrario, donde la VD tiene un rol más importe en la determinación del carácter que la VA, también con bajas correlaciones entre los individuos $F_2$ y $F_4$. En cambio, en la otra población se observó que los resultados se invierten, donde la VA tiene un papel más importante que la VD en la herencia del carácter. En la POBMD se observó que en las dos variables analizadas los efectos aditivos son más importantes que los efectos no aditivos. Esta misma situación fue descripta por otros investigadores, donde encontraron que la acción genética aditiva tiene un rol más efectivo que otros efectos para la herencia del carácter (Kahriman *et al.*, 2015). Otro ejemplo es el trabajo desarrollado por Amer (2004), quien también reportó que efectos aditivos controlan el tiempo a floración en maíz. Como se mencionó anteriormente, la herencia del carácter es de tipo cuantitativa y varios QTLs estarían controlando el caracter y podrían estar contribuyendo en aumentar las VA en detrimento de la VD. Es conocido que los efectos genéticos pueden diferir dependiendo del material que se utiliza en cada estudio, lo cual podría explicar las diferencias reportadas entre los resultados de esta tesis y los de los autores mencionados anteriormente.

Los bajos niveles de heredabilidad en sentido estricto reportados en la sección de resultados podrían deberse a que el carácter estaría gobernado principalmente por los efectos no aditivos (dominancia y epistasis) y que junto con los efectos ambientales estarían aportando a la varianza fenotípica total. El rango de grados días a floración en las poblaciones $F_2$ fue amplio, pudiendo captar variabilidad para los caracteres estudiados, pero parte de esa variabilidad estaría conformada por varianza no aditiva y por varianza ambiental. Resultados similares fueron reportados por Bello *et al.* (2012), quienes obtuvieron una heredabilidad en sentido amplio de 8,5% para días a antesis. Kahriman *et al.* (2015) también reportaron para una de las cinco familias que estudiaron una heredabiliad en sentido estricto baja, del orden del 9%, también para días a antesis. Por otro lado, los valores bajos de heredabilidad obtenidos en esta investigación pueden deberse a que los caracteres GDM y GDF en las poblaciones analizadas estén influenciados por el ambiente, lo cual también ha sido observado en otros trabajos (Oyervides *et al.*, 1993). Es importante aclarar que para la población POBMD se encontraron heredabilidades moderadas, lo cual sugeriría que podrían presentarse casos, según el germoplasma utilizado, en los cuales la selección individual en la generación $F_2$ sería más efectiva que en otros. Conclusiones similares fueron reportadas recientemente por otros autores (Kahriman *et al.*, 2015).

Para ambas variables y para el grupo heterótico compuesto por las poblaciones POBFA y POBFB se reportaron bajas respuestas a la selección que podrían deberse a los bajos valores de heredabilidad en sentido estricto, es decir, bajo componente de varianza aditiva respecto a la varianza fenotípica total que presenta este carácter en este grupo heterótico. Aunque en la POBFB y para variable GDF se obtuvo una respuesta a la selección mayor debido a una mayor heredabilidad. Pero, cómo se discutió más arriba, para este grupo heterótico, la dominancia y epistasis tendrían un rol predominante en la estructura del carácter y este depende fuertemente del genotipo, lo que llevaría a tener bajas ganancias genéticas a través de las generaciones (Bello *et al.*, 2012). Adicionalmente, los parentales de este grupo heterótico se encuentran muy adaptados al ambiente de experimentación por lo que se podría esperar una respuesta lenta en el tiempo y luego de varios ciclos de mejoramiento. Para el grupo heterótico compuesto por las poblaciones POBMC y POBMD, vemos que una de las poblaciones coindice con lo discutido para el otro grupo heterótico. En cambio, para la población POBMD y para ambas variables se reportó una mayor respuesta, lo que se podría traducir en una ganancia genética potencial a través de generaciones en esta población. Estos resultados concuerdan con los reportados por Kahriman *et al.* (2015), quienes obtuvieron diferentes grados de respuesta dependiendo de las familias. Los resultados obtenidos sugieren que el grado de respuesta a la selección dependería del genotipo utilizado, al menos para uno de los grupos heteróticos analizados en esta investigación. Si analizamos en conjunto las repuestas obtenidas para estas variables y las correlaciones positivas entre las plantas individuales $F_2$ y sus respectivas familias $F_4$, los resultados permitirían una selección de plantas individuales dentro de la $F_2$ que se traduzca en familias más precoces o más tardías, y obtendríamos una ganancia genética a través de diferentes ciclos de selección, cuya magnitud dependerá de la población con que se esté trabajando.

## *6.2. Efecto de la selección individual por tiempo a floración sobre el rendimiento y la madurez a cosecha de las cruzas.*

Como se mencionó en el apartado anterior, los mejoradores tienden a selección plantas o familias precoces en generaciones segregantes de maíz asumiendo que de esta manera se podrían obtener híbridos con menor humedad a cosecha y sin tener un efecto en el rendimiento en grano del mismo.

Cuando se analizaron las regresiones de las variables GDM y GDF entre las plantas individuales $F_2$ y las cruzas $F_3$ por probador se observan, en general, asociaciones positivas de baja magnitud que dependen de la población y probador. Tanto los parentales utilizados en las poblaciones como los probadores, son líneas adaptadas a los ambientes de experimentación, lo que llevaría a tener las bajas asociaciones entre la floración en $F_2$ con las de sus cruzas derivadas. Es decir que, las plantas individuales $F_2$ precoces resultarían en cruzamientos con menor ciclo a floración, mientras que plantas $F_2$ más tardías resultarían en cruzamientos con mayor cantidad de días a floración. Esta tendencia también fue discutida en las regresiones entre las generaciones $F_2$ y $F_4$ en la sección anterior. Es decir que la selección de plantas $F_2$ tendría algún efecto, en mayor o menor medida, sobre la floración de las cruzas derivadas.

Al considerar las correlaciones entre las variables GDM y GDF con el rendimiento de las cruzas evaluadas, encontramos que en general no hay asociación entre los días a floración en las plantas individuales $F_2$ con el rendimiento de las cruzas y las regresiones fueron de muy baja magnitud en la mayoría de las poblaciones evaluadas. Cuando analizamos las correlaciones de GDM y GDF con el rendimiento en los cruzamientos, nos encontramos que tampoco hay una asociación entre estos caracteres. En principio, no encontrar asociaciones podría deberse a que son caracteres diferentes, gobernados por un conjunto de genes distintos. El germoplasma evaluado en esta tesis es adaptado a la zona de evaluación y podría explicar las bajas asociaciones entre estos caracteres. Si bien no se encontraron reportes de correlaciones entre días a floración y rendimiento en diferentes generaciones, distintos estudios revelan una asociación negativa entre estos caracteres dentro de la misma generación. Hussain *et al.* (2015) reportaron una correlación positiva y no significativa entre rendimiento y días a floración en un grupo de 10 híbridos de maíz. Sin embargo, también se encontraron reportes con resultados diferentes. Ahsan (1999) estudiando un grupo de seis líneas de maíz reportaron correlaciones genotípicas y fenotípicas

negativas entre días a floración (femenina y masculina) y rendimiento en grano por planta. Resultados similares fueron reportados más recientemente por Noor *et al.* (2016), quienes evaluaron los parentales, las generaciones $F_1$, $F_2$, $BC_1$ y $BC_2$ y también reportaron correlaciones genotípicas y fenotípicas negativas; o por Trachsel *et al.* (2017), quienes evaluaron un conjunto de 57 híbridos y encontraron correlaciones genéticas negativas entre tiempo a antesis y rendimiento en grano.

En los análisis de regresiones entre los datos de floración de las plantas individuales $F_2$ y la humedad a cosecha de los cruzamientos no se encontraron tendencias que relacionen estos caracteres y todas las correlaciones resultaron no significativas. La misma situación se presentó para las correlaciones entre GDM y GDF con la humedad a cosecha de los cruzamientos, no reportándose una asociación entre estos caracteres. Estos resultados sugerirían que podrían seleccionarse plantas $F_2$ precoces o tardías sin afectar la madurez de los híbridos. Tal como se planteó para las asociaciones entre días a floración y el rendimiento en grano, las bajas correlaciones entre GDM y GDF con la humedad a cosecha podría deberse a que estos caracteres están gobernados por genes diferente. En la bibliografía se encontraron resultados publicados recientemente por Trachsel *et al.* (2017), quienes muestran una correlación genética moderada entre tiempo a antesis y madurez fisiológica, y los autores destacan la posibilidad de seleccionar germoplasma precoz para días a antesis con en el mismo tiempo a madurez fisiológica. En contraste, Noor et al. (2016) reportaron correlaciones genotípicas y fenotípicas positivas y altamente significativas entre días a antesis y la madurez. Si bien las conclusiones derivadas pueden ser similares, es necesario aclarar que la relación entre la madurez fisiológica (evaluada por Trachsel *et al*., 2017) y la madurez a cosecha (estudiada en esta tesis) no es objeto de estudio de esta investigación, pero podría explicar las diferencias reportadas entre trabajos.

# 7. CONCLUSIONES

En las poblaciones utilizadas en esta tesis se observó tendencia positiva entre el tiempo a floración de plantas individuales $F_2$ y su correspondiente familia $F_4$, sugiriendo que podrían desarrollarse líneas puras más precoces a floración mediante la selección de aquellas plantas individuales que florecen más temprano. Sin embargo, aparte de que los valores de asociación fueron bajos, la variancia aditiva, y por lo tanto la heredabilidad en sentido estricto, obtenida para este carácter osciló en rangos de valores que también fueron bajos. Esto nos permite concluir que la ganancia genética derivada de la selección que realizarían los mejoradores sería efectiva, aunque lenta porque harían falta muchas generaciones de reciclaje para obtener respuestas significativas. En cuanto al resto de los componentes de la variancia genética se destacó la preponderancia de la variancia de la dominancia. Si bien esto deriva en heredabilidades en sentido amplio de valores elevados, en términos prácticos podemos concluir que, para el tiempo a floración en las poblaciones estudiadas, existirían efectos de selección que no serían previsibles, causados ya sea por dominancia o por epistasis. Además, la selección de plantas $F_2$ más precoces se traduciría también en cruzas híbridas de menor tiempo a floración, favoreciendo así la adaptación de estos materiales a las condiciones ambientales de la región para la cual están siendo desarrollados.

Respecto a la asociación entre el tiempo a floración en plantas individuales $F_2$ y los caracteres comerciales de las cruzas híbridas derivadas, los resultados de esta tesis no muestran asociaciones con el rendimiento y con la madurez a cosecha. Estos datos permiten concluir que la selección de plantas $F_2$ precoces que realizan actualmente los mejoradores no afectaría el rendimiento o la humedad a cosecha de los híbridos derivados.

Por todo lo expuesto más arriba, se concluye que la selección por tiempo a floración de plantas individuales en las poblaciones segregantes utilizadas en esta tesis produciría un avance, aunque lento, de este carácter con el paso de las generaciones; sin embargo, dicha selección no se traduciría en combinaciones híbridas de menor ciclo a madurez.

Es necesario aclarar que la sugerencia de desestimar la selección por tiempo a floración en poblaciones segregantes para la obtención de híbridos con menor madurez a cosecha puede ser hecha una vez que se expanda y se profundice el estudio a diferentes genotipos y grupos heteróticos. Esto se apoya en que, si bien el número de poblaciones utilizadas en esta tesis

muestra tendencias claras para la gran mayoría de los análisis realizados, se observaron situaciones específicas (mencionadas oportunamente).

## 8. BIBLIOGRAFIA


Ahsan, M. 1999. Performance of Six Maize (*Zea mays* L.) Inbred Lines and Their all Possible as Well as Reciprocal Cross Combinations. Pakistan Journal of Biological Sciences, 2 (1): 222-224.

Amer, E.A. 2004. Combining ability of new white inbred lines of maize with three testerstedted over two locations. Annals Agr. Sci. Moshtohor 42: 461-474.

Andrade, F.; Cirilo, A.G.; Uhart, S.A. y Otegui, M.E. 1996. Ecofisiología del Cultivo de Maíz. Editorial La Barrosa y Dekalb Press. 292 pp.

Austin, D.F., Lee, M., and Veldboom, L.R. 2001. Genetic mapping in maize with hybrid progeny across testers and generations: Plant height and flowering. TAG Theor Appl Genet 102: 163–176.

Basso, C.F.; Hurkman, M.M; Riedeman, E.S. and Tracy, W.F. 2008. Divergent Selection for Vegetative Phase Change in Maize and Indirect Effects on Response to *Puccinia sorghi*. Crop Sci. 48:992–999.

Bejiga, G. 1987. Relationship amoung the $F_2$ to $F_6$ generations, and effect of espacing and selection in F4 on performance in $F_5$ generation in chickpea. Thesis to Andrha Pradesh Agricultural University.

Bello, O.B., Ige, S.A., Azeez, M.A., Afolabi, M.S., Abdulmaliq, S.Y. y Mahamood, J. 2012. Heritability and genetic advance for grain yield and its component characters in maize (*Zea mays* L.). International Journal of Plant Research 2: 128-145.

Boy, A. 2004. El maíz en Argentina. Grupo de reflexión rural.

Buckler, E.S.; Holland, J.B.; Bradbury, P.J.; Acharya, C.B.; Brown, P.J.; Browne, C.; Ersoz, E.; Flint-Garcia, S.; Garcia, A.; Glaubitz, J.C. *et al*. 2009. The genetic architecture of maize flowering time. Science 325: 714–718.

Castillo-González, F. and Goodman, M.M. 1989. Agronomic evaluation of Latin American maize accessions. Crop Science 29: 853–861.

Chandler, M.A. and Tracy, W.F. 2007. Vegetative phase change among sweet corn (*Zea mays* L.) hybrids varying for reaction to common rust (*Puccinia sorghi* Schw.). Plant Breeding 126, 569–573.

Chardon, F., Hourcade, D., Combes, V., and Charcosset, A. 2005. Mapping of a spontaneous mutation for early flowering time in maize highlights contrasting allelic series at two-linked QTL on chromosome 8. Theor Appl Genet 112, 1 – 11.

Colasanti, J y Muszynski, M. 2009. The maize floral transition. Springer Science.

Dickert, T.E., Tracy, W.F. 2002. Heterosis for flowering time and agronomic traits among early open-pollinated sweet corn cultivars. J Amer Soc Hort Sci 127: 793-797.

Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL http://www.infostat.com.ar.

Ducrocq, S., Madur, D., Veyrieras, J.B., Camus Kulandaivelu, L., Kloiber Maitz, M. 2008. Key impact of Vgt1 on flowering time adaptation in maize: Evidence from association mapping and ecogeogrophical information. Genetics 178: 2433-2437.

Dudley, J.N y Moll, R.H. 1969. Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variance in plant breeding. Crop Science 9: 257-262.

Espitia C, M., Vallejo C, F., Baena G, D. 2005. Correlaciones fenotípicas, genéticas y ambientales en *Curcubita moschata* Duch. Ex Poir. Acta Agronómica. 54.

FAO. 2017, June. Food Outlook. Biannual report on global food markets.

Gear, J. R. E. 2006. Maíz y Nutrición. Recopilación de ILSI Argentina. Volumen II. Pag 14 – 21.

Gouesnard, B., Rebourg, C.; Welcker, C. and Charcosset, A. 2002. Analysis of photoperiod sensitivity within a collection of tropical maize populations. Gen. Res. Crop Evol. 49:471–481.

Haq, M.I., Kamal, N., Khanum, S., Siddique, M. y Arshasullah, M. 2014. Generation mean analysis for flowering characteristics in maize. (*Zea mays* L.). Persian Gulf Crop Protection 3: 18-24.

Hallauer, A.R., Miranda, J.B. 1981. Introduction to quantitative genetics in maize breeding. ISU Press: Ames.

Hussain, N., Rehman, H., Faizal, K. 2015. Phenotypic and genotypic association between maturity and yield trait in maize hybrids (*Zea mays* L.). African Journal of Agriculture and Food Security 4: 157-160.

Jung, C. y Muller, A.E. 2009. Flowering time control and applications in plant breeding. Trends in Plant Science 14 (10): 563-573.

Kahriman, F., Egesel, C.O., Cebeci, R., Demir, A. y Bayraktar, S. 2015. Genetic Analysis of flowering in maize based on calendar and thermal time. YYU J Agr. Sci 25 (2): 193-199.

Kearsey, M.J. y Pooni, H.S. 1996. The Genetical Analysis of Quantitative Traits. Chapman & Hall, London. 381 pp.

Lush, J. L., 1945 *Animal Breeding Plans*, Ed. 3. Iowa State University Press, Ames, IA.

Malosetti, M.; Jean Marcel Ribaut, J.M.; Vargas, M.; Crossa, J. and van Eeuwijk, F.A. 2008. A multi-trait multi-environment QTL mixed model with an application to drought and nitrogen stress trials in maize (*Zea mays* L.). Euphytica 161:241–257.

Noor, M., Rahman, H. y Iqbal, M. 2016. Genetic and phenotypic association among maturity, yield and quality parameter in popcorn. American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci., 16 (6): 1091-1096.

Otegui, M.E. and Bonhomme, R. 1998. Grain yield components in maize I. Ear growth and kernel set. Field Crop Research 56: 247–256.

Oyervides, A., Mariaca, J.M., De León, H. y Reyes, M. 1993. Estimación de parámetros genéticos en una población de maíz tropical. Agronomía Mesoamericana 4: 30-35.

Poething, R. S. 1990. Phase-change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. Science 250, 923-930.

Revilla, P.; Malvar, R.A.; Velasco, P.; Butron, A.; Tracy, W.F.; Abedon, B.G. and Ordás, A. 2005. Effects of selection for the timing of vegetative phase transition on corn borer (Lepidoptera: Noctuidae and Crambidae) damage. J. Econ. Entomol. 98:982–987.

Robinson HF, Comstock RE, Harvey PH (1949). Estimates of heritability and the degree of dominance in corn. Agronomy Journal 41: 353–359.

Robinson, H.F y Cockerham C.C. 1965. Estimación y significado de los parámetros genéticos. Fitotecnia Latinoamericana 2: 23-38.

Salvi, S.; Tuberosa, R.; Chiapparino, E.; Maccaferri, M.; Veillet, S.; van Beuningen, L.; Isaac, P.; Edwards, K. and Phillips, R.L. 2002. Toward positional cloning of *Vgt1*, a QTL controlling the transition from the vegetative to the reproductive phase in maize. Plant Mol. Biol. 48: 601–613.

Sher, H., Iqbal, M., Khan, K., Yasil, M. y Rahman, H. 2012. Genetic analysis of maturity and flowering characteristics in maize (*Zea mays* L.). Asian Pac J Trop Biomed 2: 621-626.

Singh, P.K. y Roy, A.K. 2007. Diallel analysis of inbred lines in maize (*Zea mays* L.) Int J Agri Sci 3: 213-216.

Steinhoff, J., Liu, W., Reif, J.C., Della Porta, G., Ranc, N., Wurschum, T. 2012. Detection of QTL for flowering time in multiple families of elite maize. Theor Appl Genet.

Trachsel, S., Burgueno, J., Suarez, E., San Vicente, F., Rodriguez, C., Dhliwayo, T. 2017. Interrelations among early vigor, flowering time, physiological maturity, and grain yield in tropical maize (Zea mays L.) under multiple abiotic stresses. Crop Science 57: 229-242.

Troyer, A.F. and Brown, W.L. 1972. Selection for early flowering in corn. Crop Sci. 12:301-304.

Veldboom, L.R., Lee, M., y Woodman, W.L. 1994. Molecular marker-facilitated studies in an elite maize population: I. Linkage analysis and determination of QTL for morphological traits. Theor Appl Genet 88, 7-16.

Vladutu, C., McLaughlin, J., y Phillips, R.L. 1999. Fine mapping and characterization of linked quantitative trait loci involved in the transition of the maize apical meristem from vegetative to generative structures. Genetics 153, 993-1007.

Wellmer, F. and Riechmann, J. 2010. Gene networks controlling the initiation of flower development. Trends in Genetics 26:519-527.

Zhang, X., Tang, B., Liang, W., Zheng, Y., and Qiu, F. 2011. Quantitative genetic analysis of flowering time, leaf number and photoperiod sensitivity in maize (*Zea mays* L.) Journal of plant breeding and Crop Science 3: 168-184.

# 9. ANEXO

## 9.1 *Gráficos de temperaturas y precipitaciones de los ambientes de evaluación de la generación $F_2$ y las familias $F_4$.*

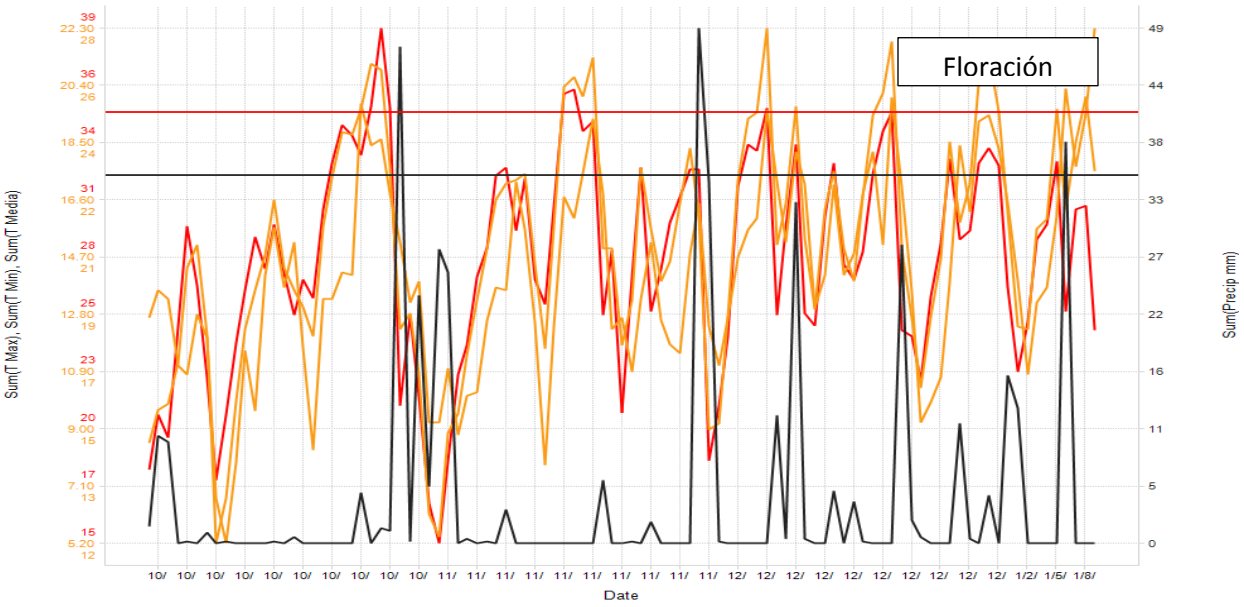


**Figura 13:** Datos de temperatura media, máxima, mínima y precipitaciones desde la siembra a periodo de floración del ambiente de evaluación de las plantas $F_2$

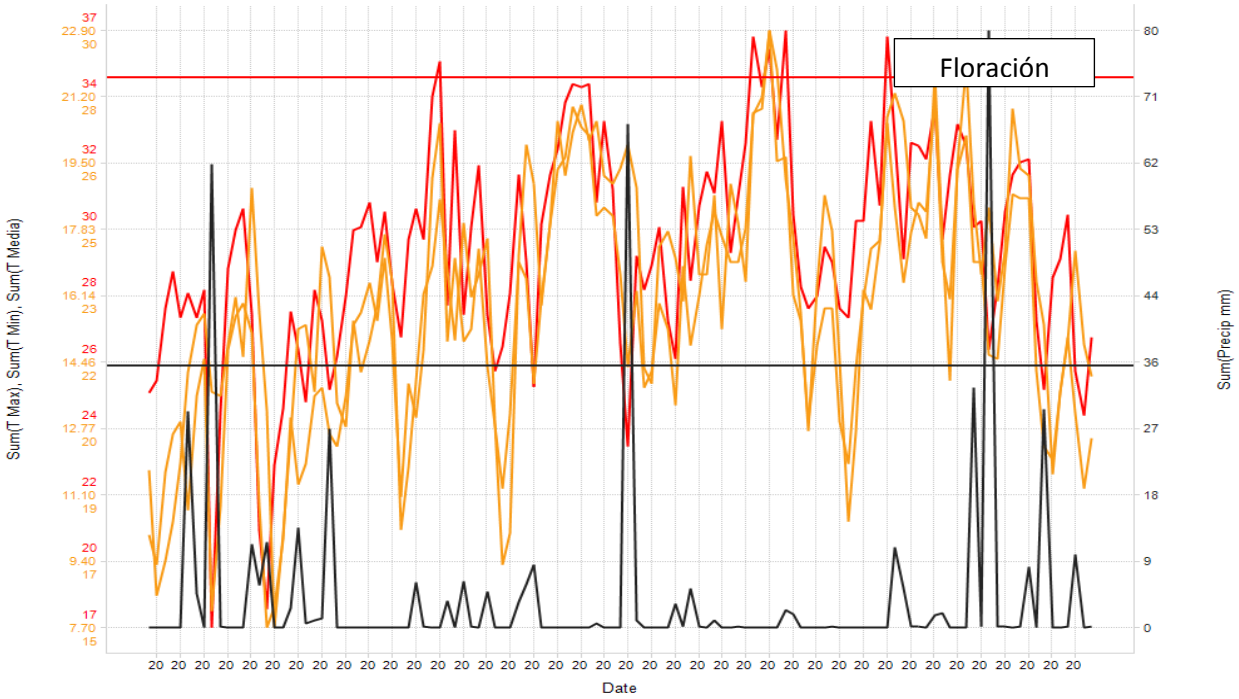


**Figura 14:** Datos de temperatura media, máxima, mínima y precipitaciones desde la siembra a periodo de floración del ambiente de evaluación de las plantas $F_4$

9.2 *Gráficos de frecuencias para las variables GDM y GDF de los datos evaluados en la generación $F_2$ y las familias $F_4$ de las cuatro poblaciones estudiadas.*

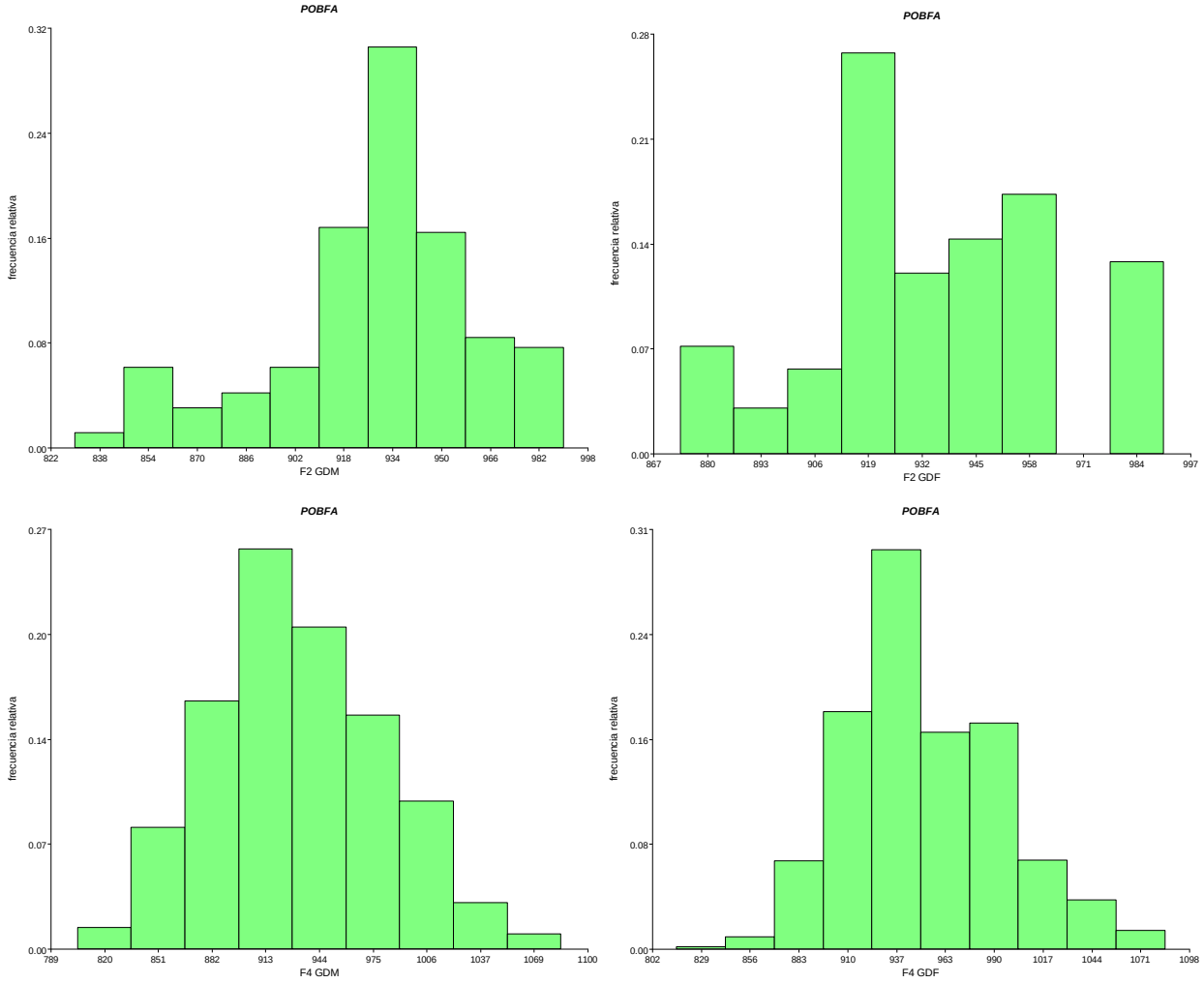


**Figura 15:** Gráfico de frecuencias de las variables GDM y GDF de la generación $F_2$ y las familias $F_4$ para POBFA

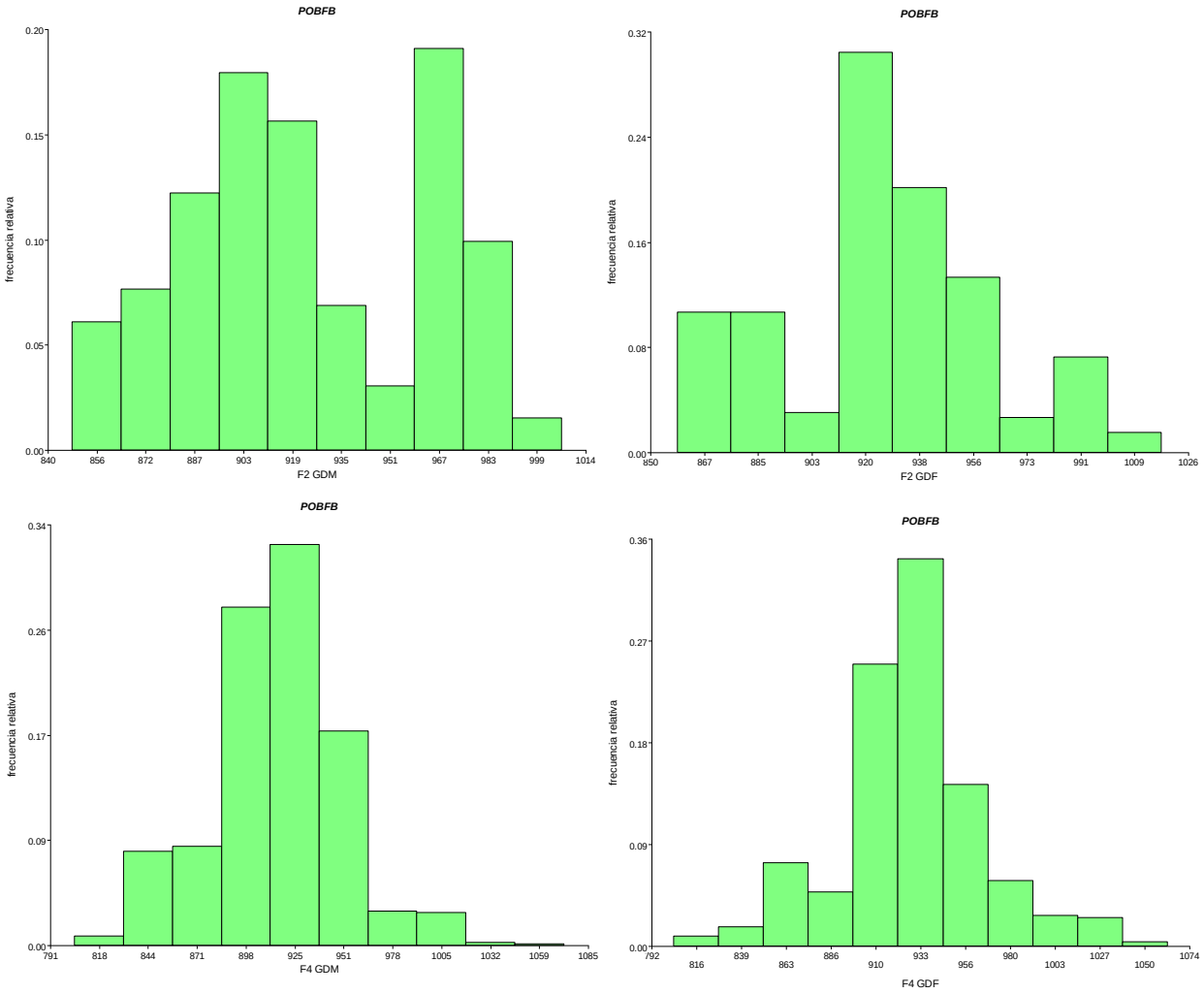


**Figura 16:** Gráfico de frecuencias de las variables GDM y GDF de la generación $F_2$ y las familias $F_4$ para POBFB

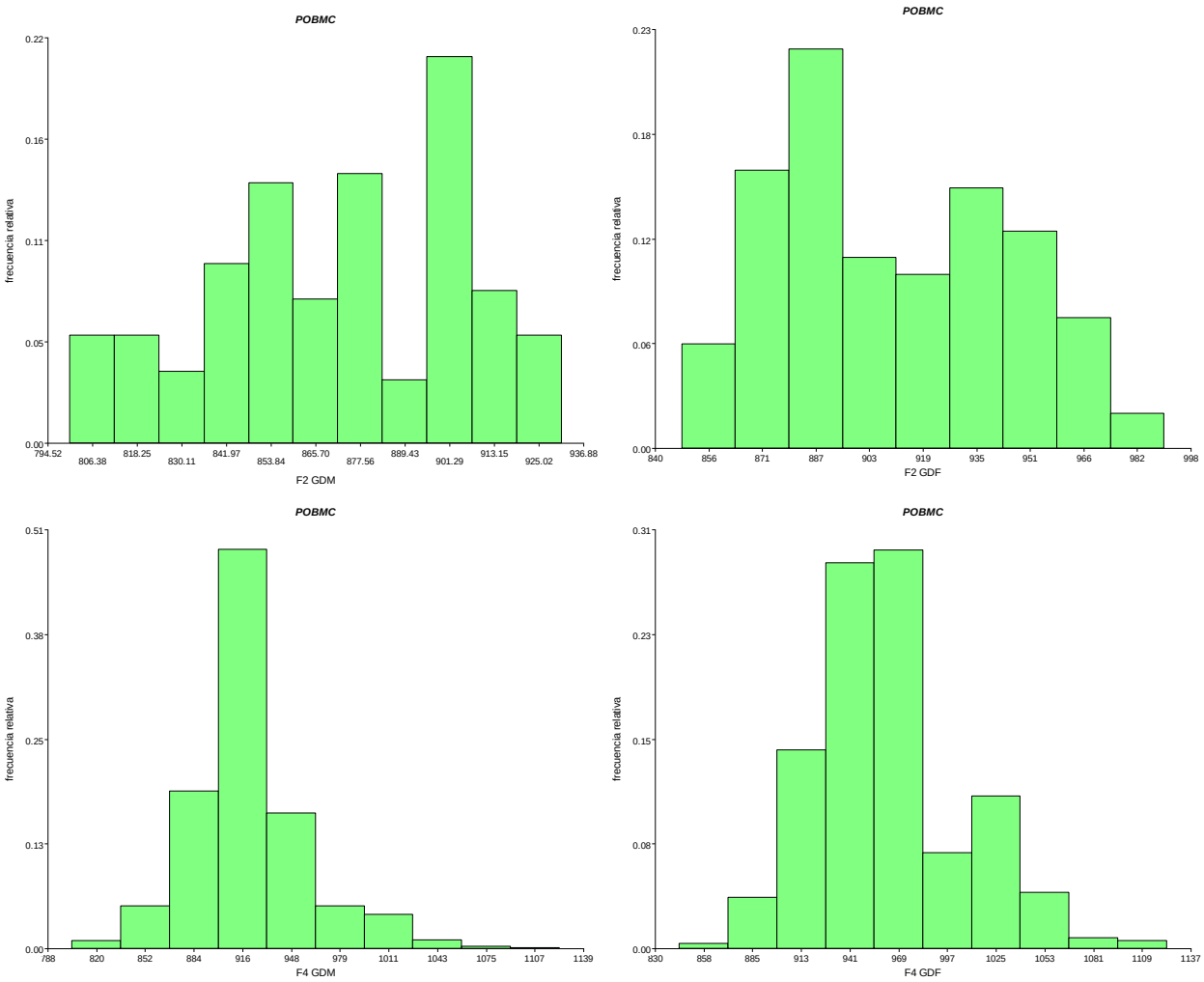


**Figura 17:** Gráfico de frecuencias de las variables GDM y GDF de la generación $F_2$ y las familias $F_4$ para POBMC

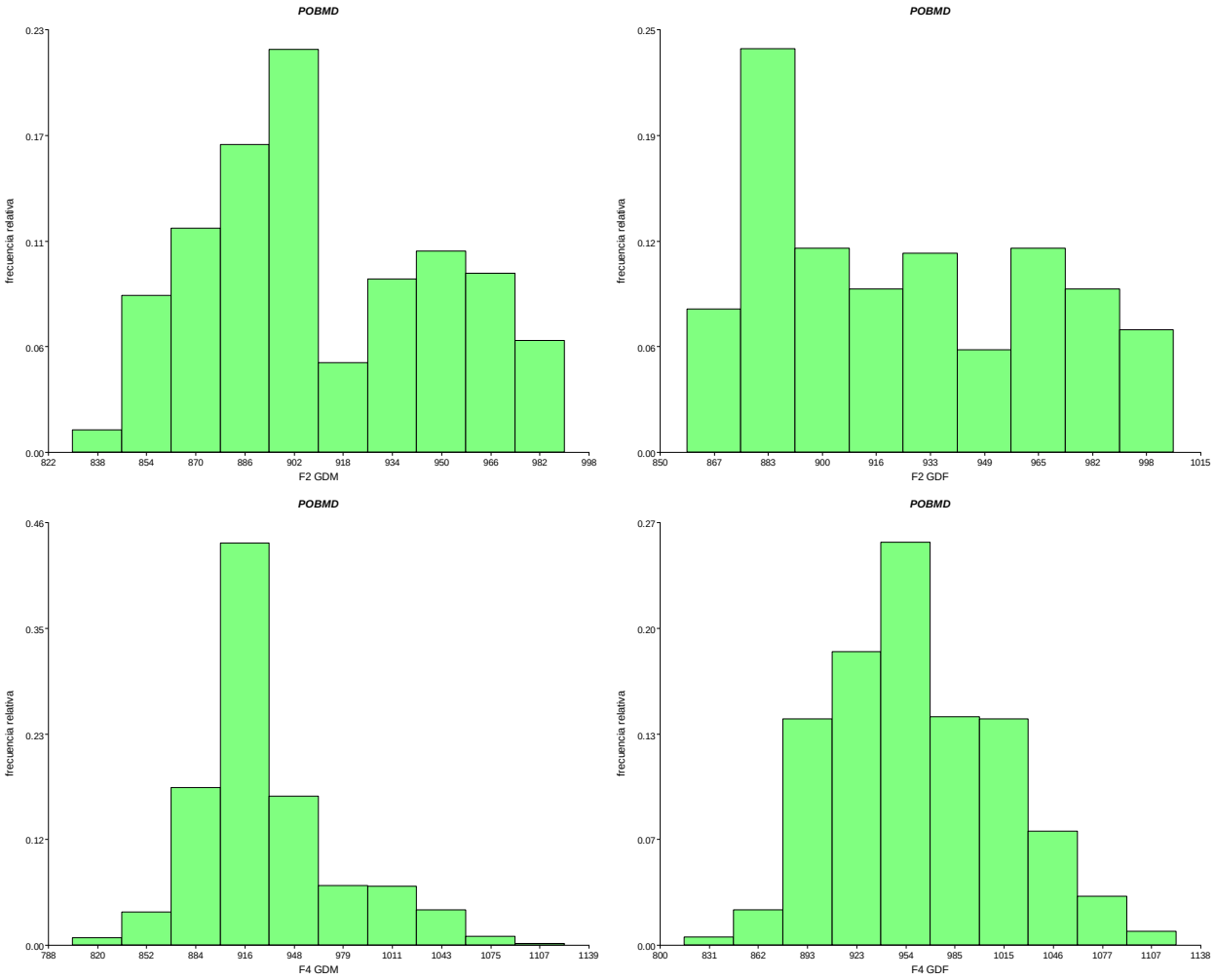


**Figura 18:** Gráfico de frecuencias de las variables GDM y GDF de la generación $F_2$ y las familias $F_4$ para POBMD

9.3 *Gráficos de temperaturas y precipitaciones de las cuatro localidades de evaluación de los cruzamientos "F3 x Probador".*

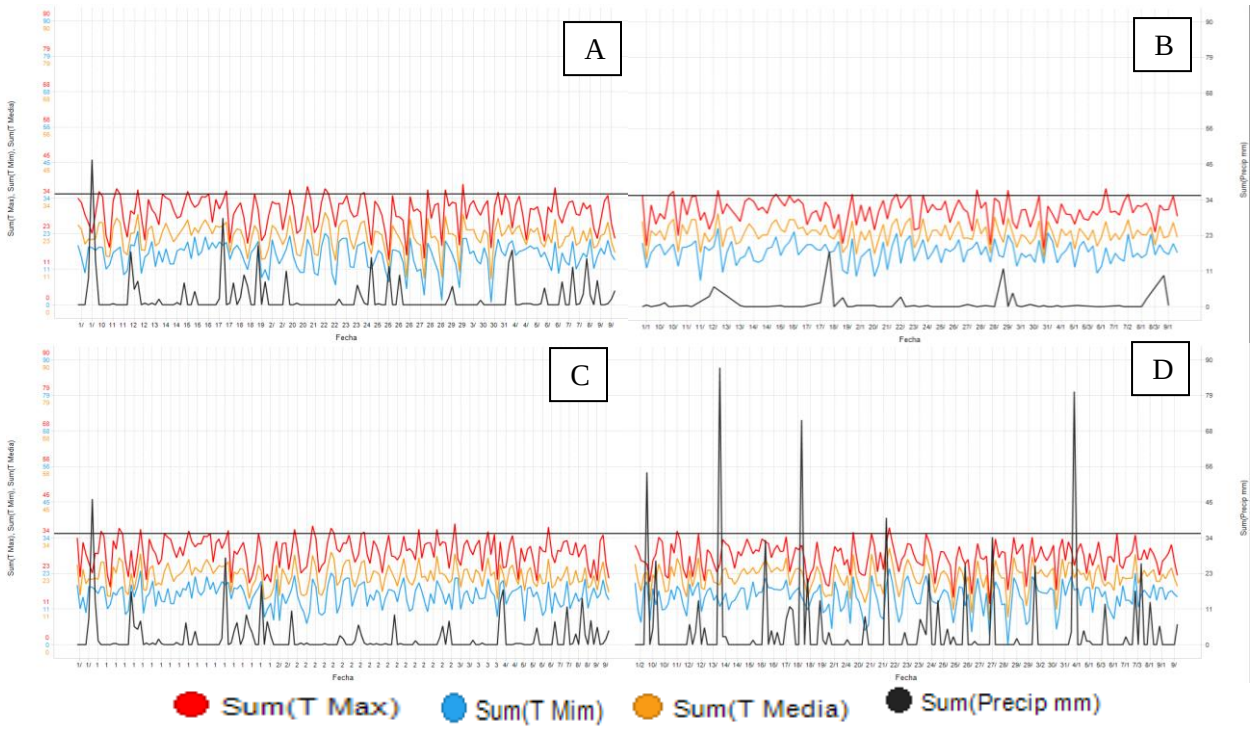


**Figura 19:** Datos de temperatura media, máxima, mínima y precipitaciones para las localidades de evaluación de los cruzamientos "$F_3$ x Probador".

9.4 *Cuadros de varianzas de los análisis de "F3 x probador".*

**Tabla 22:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable GDM de la población POBFA

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 1012,28 | 0,02 |
| *Familia $F_3$* | 65 | 2,11 | 0,0002 |
| *$F_3$ x Probador* | 65 | 1,18 | 0,2134 |

**Tabla 23:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable GDM de la población POBFB

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 1128,95 | 0,0189 |
| *Familia $F_3$* | 66 | 1,55 | 0,0177 |
| *$F_3$ x Probador* | 66 | 1,13 | 0,2687 |

**Tabla 24:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable GDM de la población POBMC

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 5,96 | 0,2475 |
| *Familia $F_3$* | 58 | 1,97 | 0,0011 |
| *$F_3$ x Probador* | 58 | 1,22 | 0,1000 |

**Tabla 25:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable GDM de la población POBMD

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 6,36 | 0,2403 |
| *Familia $F_3$* | 83 | 2,02 | 0,0001 |
| *$F_3$ x Probador* | 83 | 0,82 | 0,8447 |

**Tabla 26:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable GDF de la población POBFA

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | $6{,}20 \times e^{28}$ | <0,0001 |
| *Familia $F_3$* | 65 | $1{,}15 \times e^{26}$ | <0,0001 |
| *$F_3$ x Probador* | 65 | $1.08 \times e^{26}$ | <0,0001 |

**Tabla 27:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable GDF de la población POBFB

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | $1{,}44 \times e^{30}$ | <0,0001 |
| *Familia $F_3$* | 66 | $4{,}77 \times e^{27}$ | <0,0001 |
| *$F_3$ x Probador* | 66 | $2{,}84 \times e^{27}$ | <0,0001 |

**Tabla 28:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable GDF de la población POBMC

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 3,85 | 0,3002 |
| *Familia $F_3$* | 58 | 8,63 | <0,0001 |
| *$F_3$ x Probador* | 58 | 5,40 | <0,0001 |

**Tabla 29:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable GDF de la población POBMD

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 0,69 | 0,5591 |
| *Familia $F_3$* | 83 | 4,69 | <0,0001 |
| *$F_3$ x Probador* | 83 | 2,23 | <0,0001 |

**Tabla 30:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable RTO de la población POBFA

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 0,56 | 0,4805 |
| *Familia $F_3$* | 65 | 2,99 | <0,0001 |
| *$F_3$ x Probador* | 65 | 1,35 | 0,0385 |

**Tabla 31:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable RTO de la población POBFB

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 1,90 | 0,2108 |
| *Familia $F_3$* | 67 | 2,49 | <0,0001 |
| *$F_3$ x Probador* | 67 | 1,51 | 0,0062 |

**Tabla 32:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable RTO de la población POBMC

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 6,37 | 0,0396 |
| *Familia $F_3$* | 58 | 1,38 | 0,0375 |
| *$F_3$ x Probador* | 58 | 1,05 | 0,3858 |

**Tabla 33:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable RTO de la población POBMD

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 3,12 | 0,1207 |
| *Familia $F_3$* | 83 | 1,64 | 0,0004 |
| *$F_3$ x Probador* | 83 | 0,72 | 0,9724 |

**Tabla 34:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable HUM de la población POBFA

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 16,87 | 0,0046 |
| *Familia $F_3$* | 65 | 3,68 | <0,0001 |
| *$F_3$ x Probador* | 65 | 1,18 | 0,1631 |

**Tabla 35:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable HUM de la población POBFB

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 31,98 | 0,0008 |
| *Familia $F_3$* | 67 | 5,29 | <0,0001 |
| *$F_3$ x Probador* | 67 | 1,22 | 0,1175 |

**Tabla 36:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable HUM de la población POBMC

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 4,44 | 0,0731 |
| *Familia $F_3$* | 58 | 2,98 | <0,0001 |
| *$F_3$ x Probador* | 58 | 1,40 | 0,0298 |

**Tabla 37:** Análisis de varianza de los cruzamientos "F3 x probador" para la variable HUM de la población POBMD

| | *GL* | *F-valor* | *p-valor* |
|---|---|---|---|
| *Probador* | 1 | 0,68 | 0,4367 |
| *Familia $F_3$* | 83 | 3,91 | <0,0001 |
| *$F_3$ x Probador* | 83 | 1,19 | 0,1285 |