



FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO

MAPEO POR ASOCIACIÓN PARA CAPACIDAD FOTOSINTÉTICA Y  
EFICIENCIA DE USO DE AGUA EN SORGO BAJO CONDICIONES  
ÓPTIMAS

MARIA BELEN ROSAS

TESIS PARA OPTAR AL TITULO DE DOCTOR EN CIENCIAS AGRARIAS

DIRECTOR: Dr. GUIAMET JUAN JOSE

CO- DIRECTOR: Dr. ORTIZ DIEGO

Dr. PRATTA GUILLERMO

2024

MAPEO POR ASOCIACIÓN PARA CAPACIDAD FOTOSINTÉTICA Y EFICIENCIA DE  
USO DE AGUA EN SORGO BAJO CONDICIONES ÓPTIMAS

Maria Belen Rosas

Ingeniera Agrónoma – Universidad Nacional de Córdoba

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Doctor en Ciencias Agrarias, 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 EEA INTA Manfredi, durante el período comprendido entre 2018 y 2022, bajo la dirección de



Ing. Agr. Rosas María Belén



Dr. Guiamet Juan José



Dr. Ortiz Diego



Dr. Pratta Guillermo

Defendida: .....de 20\_\_.

## AGRADECIMIENTOS

Les agradezco al grupo de trabajo de Mejoramiento de Sorgo de INTA Manfredi, Machi, Matías, Daniel y Walter por la colaboración en los ensayos realizados, , a mis directores y co directores en el constante apoyo para llevar adelante esta tesis con sus conocimientos y experiencias. A la institución que me permitió utilizar las instalaciones para todos los estudios, a mi pareja y mi hija quienes fueron el sostén principal para terminar esta tesis.

## DEDICATORIA

Esta tesis se la dedico principalmente a Maxi, mi pareja, quien fue mi sostén en todos estos años y a mis padres, quienes me permitieron poder estudiar y en este momento poder obtener un título más. Y una dedicación muy especial a mi hija Guillermina, quien estos últimos meses fue el motor de mi vida.

## PUBLICACIONES Y PRESENTACIÓN A CONGRESOS

- 48 Congreso Argentino de Genética 2020 (23 al 26 de septiembre)- Presentación de resumen: “Mapeo por asociación para capacidad fotosintética y de crecimiento sin restricciones hídricas ni nutricionales”.
- IV Simposio Nacional de Sorgo (24 y 25 de agosto 2021)-Presentación de resumen y poster: “Mapeo por asociación para caracteres relacionados a capacidad fotosintética y de crecimiento en líneas de sorgo”.
- 1° Simposio de Mejoramiento Genético Vegetal (13 y 14 de Septiembre 2021)- Presentación de resumen y poster: “Phenotypic stability in sorghum lines evaluated by Multiple Factor Analysis”.
- 9° Anual R.F. Backer Plant Breeding Symposium (25-de marzo de 2022) - Presentación de resumen y poster: “Phenotypic characterization of photosynthetic capacity and growth in contrasting sorghum genotypes”.
- I Simposio de Ciencias Agrarias de INTA (4 de noviembre de 2022)- Presentación de resumen y poster: “Mapeo por asociación para capacidad fotosintética y crecimiento en sorgo”.
- 2° Simposio de Mejoramiento Genético Vegetal (4 y 5 de Septiembre 2023)- Presentación de resumen y poster: “Regiones genómicas significativas de crecimiento en sorgo estables a través de los años”.
- V Simposio Nacional y III Conferencia Internacional de Sorgo (21 y 22 de Agosto de 2024)- Presentación de resumen y poster: “Análisis fenotípico de genotipos de sorgo contrastantes en caracteres fotosintéticos”- Distinción premio 1° puesto.

## INDICE

INTRODUCCIÓN .....	1
CAPITULO 1: ANÁLISIS FENOTÍPICO DEL PANEL DE ASOCIACIÓN DE SORGO BAJO CONDICIONES DE CRECIMIENTO ÓPTIMAS.....	7
INTRODUCCIÓN .....	7
MATERIALES Y MÉTODOS .....	8
Material Vegetal.....	8
Experimentos a campo .....	8
Diseño experimental.....	8
Mediciones fenotípicas.....	9
Análisis estadístico .....	10
RESULTADOS .....	11
Condiciones climáticas.....	11
Variabilidad fenotípica.....	13
DISCUSIÓN .....	20
CONCLUSIONES .....	22
CAPITULO 2: MAPEO POR ASOCIACIÓN PARA CARACTERES FOTOSINTÉTICOS Y MORFOLÓGICOS A NIVEL DE PLANTA Y HOJA .....	23
INTRODUCCIÓN .....	23
MATERIALES Y MÉTODOS .....	24
Datos fenotípicos.....	24
Datos genotípicos .....	24
Mapeo por asociación de genoma completo .....	24
RESULTADOS .....	26
Heredabilidad .....	26
Mapeo por asociación de genoma completo .....	26
DISCUSIÓN .....	33
CONCLUSIONES .....	38
CAPITULO 3: VALIDACION DE REGIONES GENÓMICAS SIGNIFICATIVAS DEL MAPEO POR ASOCIACIÓN BAJO CONDICIONES CONTROLADAS.....	40
INTRODUCCIÓN .....	40
MATERIALES Y MÉTODOS .....	41
AFM.....	41
Materiales.....	41
Métodos.....	41

Ensayo en invernadero .....	44
Material Vegetal .....	44
Diseño Experimental .....	44
Condiciones de crecimiento .....	44
Mediciones fenotípicas.....	45
Análisis estadístico .....	45
Validación de marcadores .....	45
Selección de marcadores .....	45
Análisis estadístico.....	47
RESULTADOS .....	47
AFM .....	47
Índice de selección .....	50
Ensayo en invernadero .....	53
Variabilidad y correlaciones fenotípicas .....	53
Validación de marcadores .....	55
DISCUSIÓN .....	57
CONCLUSIÓN .....	59
CAPITULO 4: ANÁLISIS FENOTÍPICO DE GENOTIPOS DE SORGO CONTRASTANTES EN CARACTERES FOTOSINTÉTICOS.....	60
INTRODUCCIÓN .....	60
MATERIALES Y MÉTODOS .....	61
Material Vegetal.....	61
Experimento a campo.....	61
Diseño experimental.....	62
Mediciones fenotípicas.....	62
Análisis Estadístico .....	65
RESULTADOS .....	65
DISCUSIÓN .....	71
CONCLUSIÓN .....	73
CONCLUSIÓN GENERAL .....	75
BIBLIOGRAFÍA.....	78
ANEXO.....	99

## ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS

ALT: altura de planta

SPAD: contenido de clorofila en hoja

TAH: tasa de aparición de hojas

LH: largo de hoja

AH: ancho de hoja

ATH: área total de hoja

PSH: peso seco de hoja

AFE: área foliar específica

NH: número de hoja

DAF: días a floración

DE: densidad estomática

DE\_Ad: densidad estomática adaxial

DE\_Ab: densidad estomática abaxial

DET: densidad estomática total

AE: ancho de estoma

LE: largo de estoma

NE: número de estoma

TE: tamaño de estoma

A: tasa de asimilación de carbono de hoja

gs: conductancia estomática

T: transpiración

A/T: eficiencia de intercambio gaseoso

EUA<sub>i</sub>: eficiencia intrínseca de uso de agua

EUA: eficiencia de uso de agua

F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>': eficiencia de energía capturada por los centros de reacción abiertos de PSII

PSII: fotosistema II

$\phi$ PSII: rendimiento cuántico efectivo de PSII

qP: fracción de los centros de reacción del PSII que están abiertos

GWAS: mapeo por asociación de genoma completo

LD: desequilibrio de ligamiento

AFM: análisis factorial múltiple

SAP: sorghum association panel

PAS: panel de asociación de sorgo

ACP: análisis de componentes principales

H<sup>2</sup>: heredabilidad en sentido amplio

MLM: modelo lineal mixto

FDR: tasa de falsos descubrimientos

CE: conductancia estomática con porómetro

SNP: polimorfismo de un solo nucleótido

GBS: genotipado por secuenciación

QTL: loci de carácter cuantitativo

BLUP: mejor predictor lineal insesgado

RIL: líneas endocriadas recombinantes

DBCA: diseño en bloques completamente aleatorizados

CV: coeficiente de variación

TAN: tasa de asimilación neta

HG: humedad gravimétrica

HV: humedad volumétrica

LAD: lámina de agua disponible

CA: consumo de agua

## RESUMEN

El sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) es el quinto cultivo alimenticio más importante del mundo y uno de los cereales más tolerantes a la sequía y más eficientes en el uso del agua. En el contexto actual de cambio climático, los cultivos C4 juegan un papel importante ya que su mecanismo de concentración de CO<sub>2</sub> en las hojas conduce a una mayor productividad y eficiencia intrínseca de uso de agua. La tasa de asimilación neta de carbono es la base fundamental de la productividad de los cultivos, aunque es un rasgo complejo para ser caracterizado en grandes cantidades de genotipos. El sorgo es un cultivo con una gran diversidad genética que puede ser utilizada para la obtención de germoplasma con mayor potencial de crecimiento. El mapeo por asociación es un estudio que permite identificar regiones específicas del genoma relacionados con la variación de un carácter fenotípico de interés. Estos estudios de mapeo a partir de paneles que capturan la diversidad del cultivo brindan una excelente oportunidad para descubrir y explorar la arquitectura genética de la fotosíntesis y de los atributos fisiológicos y morfológicos a nivel de planta y hoja. Como objetivo general se planteó en este trabajo de tesis entender las bases genéticas y fisiológicas de la variabilidad fotosintética en una población diversa de sorgo apta para estudios de mapeo por asociación y como objetivos específicos se plantearon: caracterizar la variabilidad fenotípica presente para caracteres relacionados a fluorescencia de clorofila, arquitectura de planta, morfología de hoja y estomas en un panel de asociación de sorgo a campo, descubrir regiones genómicas que regulan la capacidad fotosintética y características morfológicas a nivel de planta y hoja a partir de la variabilidad fenotípica del panel de asociación de sorgo, desarrollar una versión reducida del panel de asociación de sorgo que mantenga la variabilidad genética de la colección y que permita validar los marcadores encontrados a campo en la población total en invernadero y describir los mecanismos fisiológicos asociados a la variabilidad fotosintética en grupos contrastantes de sorgo en fluorescencia de clorofila e identificar caracteres fácilmente medibles que sirvan como sustitutos de la eficiencia intrínseca de uso de agua (EUAi). Se llevaron a cabo dos ensayos a campo con más de 300 genotipos de sorgo pertenecientes al Panel de Asociación de Sorgo (PAS). En ambos, se realizaron mediciones de altura (ALT), contenido de clorofila en hoja (SPAD), tasa de aparición de hojas (TAH), días a floración (DAF), eficiencia de energía capturada ( $F_v/F_m$ ), rendimiento cuántico efectivo de PSII ( $\Phi_{PSII}$ ), área foliar específica (AFE), área total de hoja (ATH), largo de hoja (LH), ancho de hoja (AH), peso seco de hoja (PSH), densidad estomática (DE), largo de estoma

(LE), ancho de estoma (AE), número de estomas (NE) y tamaño de estoma (TE). En los dos años los genotipos presentaron suficiente variabilidad fenotípica para la mayoría de las variables analizadas. Se encontraron correlaciones positivas y altas entre las variables de morfología de hoja y entre las de caracteres estomáticos, y a su vez, ambos conjuntos de variables entre sí. Se encontró otra correlación relevante entre ALT y SPAD. Se detectaron heredabilidades en sentido amplio ( $H^2$ ) significativas con rangos medios a altos (0,45-0,95) para la mayoría de los caracteres evaluados. Los datos de los ensayos a campo se analizaron en conjunto con un modelo mixto, y a partir de los BLUPs (mejor predictor lineal insesgado) obtenidos se realizó un mapeo por asociación para cada variable con el software TASSEL. Se encontraron regiones genómicas significativas para ALT, AH, ATH, PSH, SPAD, AFE, LE y DAF. El número de marcadores significativos varió entre 1 polimorfismo de un solo nucleótido (SNP) para DAF, hasta 290 para ALT. Luego se obtuvo un subconjunto representativo de 150 líneas de esta colección a través de un análisis factorial múltiple (AFM), manteniendo la variabilidad fenotípica y genotípica del panel. Esta versión reducida se evaluó en invernadero para validar el efecto genético de los SNPs significativos encontrados en el mapeo por asociación realizado en los ensayos a campo. Se seleccionaron 48 marcadores para validar, de los cuales 29 fueron significativos para los análisis de varianza, determinando que estos marcadores se encontraron en el ensayo de invernadero a pesar de haber reducido la cantidad de genotipos. Por último, se llevó a cabo un ensayo a campo con dos grupos de genotipos contratantes obtenidos a partir de datos de los ensayos anteriores, a través de un índice de selección teniendo en cuenta la capacidad fotosintética y contenido de clorofila en hoja. Además de las variables antes mencionadas, se registraron parámetros de intercambio de gases: tasa de asimilación de carbono (A), conductancia estomática (gs), transpiración (T). A su vez se registró la relación de fotosíntesis a transpiración (A/T), y se determinó la eficiencia intrínseca de uso de agua (EUA<sub>i</sub>). Los parámetros de fluorescencia incluyeron: rendimiento cuántico efectivo del PSII ( $\Phi_{PSII}$ ), eficiencia de la energía capturada por los centros de reacción abiertos de PSII ( $F_v'/F_m'$ ), y extinción fotoquímica (qP). Se calculó la tasa de asimilación neta (TAN), se determinó el consumo de agua a través del método de humedad gravimétrica, y se estimó la eficiencia de uso de agua (EUA). La mayoría de las variables se correlacionaron significativamente con al menos otra variable. Los parámetros de intercambio gaseoso y fluorescencia de clorofila se correlacionaron entre sí, y estas en su conjunto con la mayoría de los caracteres estomáticos. Los grupos estudiados presentaron diferencias significativas en

fotosíntesis, y estas diferencias estuvieron asociadas principalmente a caracteres de fluorescencia y SPAD, tal como se había seleccionado. La correlación positiva encontrada en nuestro ensayo entre AH y  $g_s$ , la mayor dependencia de EUAi en  $g_s$  que en A, y la correlación negativa entre AH y EUAi revelaron caminos prometedores para mejorar la EUAi en cultivos C4. En esta tesis se utilizó la variabilidad natural del cultivo de sorgo para investigar simultáneamente caracteres de arquitectura de planta, morfología de hoja, contenido de clorofila, caracteres estomáticos y parámetros de fluorescencia de clorofila, algunos de ellos altamente correlacionados. Los resultados de nuestros estudios se compararon con regiones genómicas previamente identificadas a través de mapeo por asociación y estudios de mapeo de QTL. Es necesario profundizar el estudio de la respuesta fotosintética en sorgo para entender los mecanismos asociados a las diferencias genotípicas y avanzar hacia protocolos de selección por eficiencia fotosintética.

**PALABRAS CLAVES:** sorgo, mapeo por asociación, fotosíntesis, eficiencia de uso de agua, morfología de hoja, estomas, análisis factorial múltiple

## ABSTRACT

### ASSOCIATION MAPPING FOR PHOTOSYNTHETIC CAPACITY AND WATER USE EFFICIENCY IN SORGHUM UNDER OPTIMAL CONDITIONS

Sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) is the fifth most important food crop globally and one of the most drought-tolerant cereals, with significant genetic diversity for enhancing germplasm potential. This study aimed to investigate the genetic and physiological bases of photosynthetic variability in a diverse sorghum population suitable for association mapping studies. Two field trials were carried out with more than 300 sorghum genotypes belonging to the Sorghum Association Panel. Traits evaluated were height (PH), leaf chlorophyll content (SPAD), leaf emergence rate (LAR), days to flowering (DF), energy capture efficiency ( $F_v'/F_m'$ ), effective quantum yield of PSII ( $\Phi_{PSII}$ ), specific leaf area (SLA), total leaf area (TLA), blade length (BL), leaf width (LW), leaf dry weight (LDW), stomatal density (SD), stomatal length (SL), stomatal width (SW), number of stomata (NS) and stomatal size (SS). Strong correlations were observed between leaf morphology variables and stomatal traits. Broad-sense heritabilities ( $H^2$ ) ranged from 0.45 to 0.95 for most traits. A mixed model analysis identified significant genomic regions for PH, LW, TLA, LDW, SPAD, SLA, SL, and DF. A representative subset of 150 lines maintaining phenotypic and genotypic diversity was selected via MFA and evaluated in a greenhouse to validate significant SNPs identified in field trials. Of the 48 markers selected for validation, 29 were significant, confirming their genetic effects despite the smaller sample size. Finally, a field trial was conducted with two contrasting groups of genotypes, obtained through a selection index taking into account photosynthetic capacity and leaf chlorophyll content. In addition, gas exchange parameters ( $A$ ,  $g_s$ ,  $T$ ), the  $WUE_i$ , and fluorescence parameters ( $\Phi_{PSII}$ ,  $F_v'/F_m'$  and  $qP$ ) were determined. The net assimilation rate (NAR) was calculated, water consumption was determined and water use efficiency (WUE) was estimated. The studied groups showed significant differences in photosynthesis, which were mainly associated with fluorescence and SPAD traits. The positive correlation found in our trial between LW and  $g_s$ , the greater dependence of  $WUE_i$  on  $g_s$  than on  $A$ , and the negative correlation between LW and  $WUE_i$  revealed promising ways to improve  $WUE_i$  in C4 crops. It is necessary to perform further studies on the photosynthetic response in sorghum to understand the mechanisms associated with genotypic differences and move towards selection protocols for photosynthetic efficiency.

## INTRODUCCIÓN

El cambio climático representa uno de los mayores desafíos ambientales del siglo XXI, afectando profundamente los ecosistemas naturales y la agricultura a nivel mundial. La duración y frecuencia de las olas de calor y el número de días y noches más cálidos, han aumentado a escala mundial, con una mayor frecuencia de sequías. Esto, sumado al vaticinio de que la población humana aumentará a más de 9 mil millones para el año 2050, puede amenazar la seguridad alimentaria (Valin et al., 2014). Las limitaciones del suministro de agua para la producción agrícola probablemente impondrán mayores restricciones a la producción futura de cultivos en diversas regiones, lo que aumentará la necesidad de comprender y mejorar la eficiencia de uso de agua (EUA). La EUA se puede medir a diferentes escalas, como mediciones instantáneas en la hoja, a nivel fisiológico, la eficiencia de uso de agua intrínseco (EUAI) (Osmond et al., 1980), que es la relación entre la tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub> (A) y la conductancia estomática (gs). A su vez, se puede evaluar a través de mediciones más integradoras a nivel de planta y cultivo, donde la EUA se describe como la proporción de agua utilizada en la producción de cultivos en relación a su biomasa (Briggs & Shantz, 1913). Cabe destacar que la EUA no es un parámetro fijo para un genotipo dado, sino que varía en respuesta a muchos factores ambientales e interacciones bióticas y a través de la progresión del desarrollo de la planta, a diferencia de la EUAI que, en general, es estable en diferentes climas, por lo que es un carácter objetivo para la selección genética (Geetika et al., 2019). La medición de EUAI requiere equipos sofisticados de intercambio de gases y demanda mucho tiempo, lo que limita su utilidad como herramienta de selección en programas de mejoramiento. Tanto la conductancia estomática, como la tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub> están influenciados por la anatomía y la bioquímica de la hoja, así como por las condiciones ambientales, y reflejan mejor el control genético de EUA (Leakey et al., 2019).

Los cultivos C4 se están convirtiendo en vitales para el suministro de alimentos y bioenergía a nivel mundial (Leakey, 2009). Predominan en ambientes cálidos y secos porque son sensibles al frío en relación con las gramíneas C3. A su vez, tienen mayor EUAI que las plantas C3 y poseen mayor eficiencia transpiratoria, obteniendo más carbono por unidad de luz interceptada (Long et al., 2006), por unidad de nitrógeno, y por unidad de agua que las plantas C3 en muchas

ocasiones (Ghannoum et al., 2011). Las ventajas fisiológicas que poseen las plantas C4 hace que sean relevantes en los contextos de cambio climático (IPCC, 2022).

La fotosíntesis es el proceso que utilizan las plantas para capturar energía de la luz solar y convertirla en energía bioquímica y es la base para la producción de cultivos. Es un proceso complejo que incluye el transporte de electrones y el metabolismo reductivo del carbono. Existen oportunidades para aumentar la eficiencia fotosintética y, por lo tanto, mejorar el potencial de rendimiento de los cultivos (Long et al., 2006; Zhu et al., 2010). La contribución del mejoramiento a las ganancias genéticas se logró principalmente a través de mejoras en la captura de luz y la partición de asimilados, con cambios en la arquitectura foliar y el tamaño de las plantas (Zhu et al., 2010). La fotosíntesis ofrece la posibilidad de incrementar los rendimientos a partir de la eficiencia de uso de agua y de radiación.

El suministro adecuado de asimilados de la fotosíntesis es esencial para mantener el crecimiento y rendimiento de las plantas. Sin embargo, las asociaciones entre las mediciones de intercambio de gases de la tasa fotosintética de la hoja y la biomasa o rendimiento de grano han sido dispares en la literatura. Algunos autores indican que no existe una correlación entre las mismas (Greenland et al., 1997; Long et al., 2006), otros que las asociaciones son positivas y hay una alta correlación (Peng et al., 1991; Peng & Krieg, 1992). Esta diferencia está relacionada principalmente con la baja repetitividad de la medición, la diferencia entre la fotosíntesis medida a nivel de hoja individual y de planta entera, las variaciones en el tiempo y el método utilizado. Por ejemplo, la tasa fotosintética de un genotipo en particular puede verse afectada por la edad de la hoja, los cambios a lo largo del día y la variación de una planta a otra.

La conductancia estomática ( $g_s$ ) equilibra la absorción de  $CO_2$  de las plantas y la pérdida de agua. Es por esto que impacta en gran medida en la tasa neta de fotosíntesis y en el uso del agua durante el crecimiento de las plantas, que son claves en el rendimiento y la productividad de los cultivos. Esta variable está determinada por características anatómicas, que incluyen la densidad y tamaño de estomas, y se ha reportado variabilidad entre y dentro de especies, como así también, entre las hojas de una misma planta (Lawson et al., 1998; Lawson & Weyers, 1999). Las hojas con  $g_s$  más alto generalmente tienen una densidad estomática más alta y un tamaño de estomas más pequeño en comparación con las hojas con  $g_s$  más bajo (Franks & Beerling, 2009). Los estomas más pequeños ocupan menos espacio y reducen la distancia

recorrida por las moléculas de gas a través del poro (Franks & Beerling, 2009; Franks & Farquhar, 2007).

Para que las plantas funcionen de manera eficiente deben equilibrar el intercambio gaseoso entre el interior y exterior de la hoja, para maximizar la asimilación de carbono fotosintético y minimizar la pérdida de agua por transpiración (Lawson & Blatt, 2014). Es por esto que los estomas cumplen una función de regulación de la fotosíntesis de la hoja y la eficiencia de uso de agua. En general, la apertura de los estomas se debe a cambios en la luz, concentración de CO<sub>2</sub>, temperatura y déficit de presión de vapor. Estos flujos también están influenciados por el tamaño y la densidad de los estomas (Franks & Beerling, 2009). La densidad estomática se ve afectada por estos factores ambientales y hay evidencias de una correlación negativa entre la densidad y el tamaño de los estomas (Franks & Beerling, 2009; Hetherington & Woodward, 2003) y correlaciones positivas entre la densidad y la conductancia estomática en varias especies (Faralli et al., 2019).

El tamaño de la hoja es importante para el desarrollo del área foliar del cultivo, lo que interfiere en la fotosíntesis, transpiración y rendimiento del mismo (Wright et al., 2001). El área de las hojas está relacionada linealmente con la longitud y el ancho de la misma. En estudios recientes se encontró que el ancho de hoja se correlaciona negativamente con la EUAi en diversas gramíneas C4 incluido el sorgo (Cano et al., 2019; Pan et al., 2022), debido a una asociación positiva entre ancho de hoja y conductancia estomática.

El sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) es uno de los cultivos más importantes de las regiones áridas y semiáridas del mundo, ofreciendo grandes oportunidades para estudiar las adaptaciones anatómicas y morfológicas a estos tipos de clima y mejorar la EUAi en cultivos C4. Fue domesticado hace más de 10000 años cerca del actual Sudan y difundido a diversos climas en África, India, Medio Oriente y Este de Asia entre 8000 y 1500 años (Kimber, 2000). La introducción a las Américas y Australia se produjo en los últimos 300 años.

El sorgo se cultiva principalmente como cereal para la producción de forrajes y alimentos tanto para consumo humano como animal. En los últimos años se lo ha promovido como un cultivo alternativo para la producción de biocombustibles como el etanol (Rooney et al., 2007). Posee características que son atractivas para este uso: alto rendimiento potencial, tolerancia a la sequía, alta eficiencia de uso de agua, buen sistema productivo, aparato fotosintético C4 y

abundante variación genética para la selección de genotipos específicos para biocombustibles. El tipo de sorgo más sembrado es el granífero, seguido de los tipos forrajeros y para ensilaje.

El sorgo es una especie diploide ( $2n=2x=20$ ) con un número haploide de 10 cromosomas y un tamaño de genoma de 818 Mbp, relativamente pequeño en comparación con el maíz (*Zea mays*) y otras especies de gramíneas. El genoma del sorgo ha sido secuenciado (Paterson et al., 2009) y existen grandes conjuntos de datos que abarcan información sobre identidad genética, funciones predichas, polimorfismos y niveles de expresión. Esta información está disponible públicamente en base de datos como Phytozome (<https://phytozome.jgi.doe.gov/>), EnsemblPlants (<http://plants.ensembl.org/>) y NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>).

Existe evidencia de una importante variabilidad en sorgo en cuanto a fotosíntesis, fluorescencia de clorofila, arquitectura de planta, morfología de hoja y densidad estomática (Balota et al., 2008; Bheemanahalli et al., 2021; Ferguson et al., 2021; Fiedler et al., 2014; Mantilla Perez et al., 2014; Ortiz et al., 2017; Pan et al., 2022; Peng & Krieg, 1992; Salas Fernandez et al., 2015; Zhao et al., 2016; Zhi et al., 2022), lo que brinda oportunidades para la selección y el mejoramiento genético de estos caracteres. Muchos de los rasgos de importancia agrícola o evolutiva están controlados por múltiples *loci* de rasgos cuantitativos (rasgos complejos) investigados históricamente a través del mapeo por ligamiento (Yu & Buckler, 2006). Este tipo de estudio en plantas se ha realizado típicamente con poblaciones experimentales que derivan de una cruce bi-parental. En cambio, los estudios de asociación de todo el genoma (GWAS) utilizan una colección diversa de accesiones para identificar la asociación entre los marcadores genéticos y el fenotipo de interés, presentando múltiples ventajas sobre el mapeo de ligamiento, tales como: i) mayor resolución de mapeo, ii) menor tiempo de investigación para establecer una asociación, y iii) mayor número de alelos y una población de referencia más amplia (Yu & Buckler, 2006).

En los mapeos por asociación es importante corregir las relaciones espurias entre variabilidad fenotípica y variabilidad genética (o falsos positivos) que pueden resultar de la estructura de población (Q) y la relación de parentesco (K) (Yu & Buckler, 2006; C. Zhu et al., 2008). Para esto se ha desarrollado un enfoque de modelo mixto unificado que incluyen las matrices Q y K estimadas para evaluar la asociación marcador-fenotipo. Como este enfoque de modelo mixto cruza el límite entre las muestras basadas en la familia y las basadas en la población, brinda un poderoso complemento a los métodos disponibles actualmente para el mapeo por asociación

(Yu et al., 2006). Q es una matriz que asigna a cada accesión un coeficiente de pertenencia a cada una de las subpoblaciones estimadas, mientras que la matriz K define el grado de covarianza genética entre accesiones. Tanto las matrices Q como las K se pueden estimar utilizando marcadores aleatorios distribuidos uniformemente por todo el genoma. El desequilibrio de ligamiento (LD) se refiere a la asociación no aleatoria entre alelos pertenecientes a distintos *loci* genéticos. La clave para el mapeo por asociación es el LD entre los *loci* funcionales y los marcadores que están físicamente vinculados. La caída de LD sobre la distancia física en una población determina la densidad de la cobertura de marcadores necesaria para realizar un análisis de asociación. Distintos estudios han demostrado que los niveles de LD varían tanto dentro como entre especies (Flint-Garcia et al., 2003). En el caso del sorgo, la disminución de LD a niveles de fondo ( $r^2 < 0.1$ ) varía entre 15 y 150 kb, según el tamaño de la población y la cobertura genómica de los marcadores utilizados (Morris et al., 2013).

Uno de los desafíos en los estudios de mapeo es la medición de grandes cantidades de genotipos. Es factible la aplicación de estrategias de análisis estadísticos para reducir grandes paneles y mantener la variabilidad genética y molecular de la misma. El análisis factorial múltiple (AFM), desarrollado por Escofier y Pagès (1992), es un método factorial adaptado al tratamiento de tablas de datos en las que un mismo conjunto de individuos se describe a través de varios grupos de variables. En el AFM la representación de las variables permite realizar las interpretaciones clásicas de correlaciones y a su vez observar las proximidades entre los vectores variables de las diferentes tablas. Mediante esta técnica se evaluaron poblaciones nativas de maíz en Argentina determinando el comportamiento de las mismas en cada uno de los ambientes (Zuliani et al., 2012). A su vez, se caracterizaron variedades de trigo pan permitiendo identificar qué variables resultaron más sensibles a los cambios ambientales y qué variedades estaban más afectadas por los ambientes en los cuales se estudiaron (Vitelleschi & Chavasa, 2015). Del Medico et al. (2020) evaluaron mediante AFM 18 familias de tomates conformando grupos y determinando no sólo que variables presentaron mayor o menor heredabilidad en forma individual, sino que propusieron la evaluación de una heredabilidad multivariada para calidad de fruto. También, Del Medico et al. (2021) construyeron índices de selección de clones de banana que permitieron la construcción de un banco de germoplasma que cubre la variabilidad genética presente en el noreste formoseño mediante AFM. El AFM se ha convertido en una metodología con una gran versatilidad para el tratamiento de información compleja.

La hipótesis general de este trabajo de tesis es que la variación genética natural en los genes que controlan la fotosíntesis y los caracteres morfo fisiológicos de la planta es la responsable de la variabilidad fenotípica y genotípica en el panel de asociación de sorgo.

En base a esta hipótesis se plantearon los siguientes objetivos.

#### Objetivo general

Entender las bases genéticas y fisiológicas de la variabilidad fotosintética en una población diversa de sorgo apta para estudios de mapeo por asociación.

#### Objetivos específicos

- Caracterizar la variabilidad fenotípica presente para caracteres relacionados a fluorescencia de clorofila, arquitectura de planta, morfología de hoja y estomas en un panel de asociación de sorgo a campo.
- Descubrir regiones genómicas que regulan la capacidad fotosintética y características morfológicas a nivel de planta y hoja a partir de la variabilidad fenotípica del panel de asociación de sorgo.
- Desarrollar una versión reducida del panel de asociación de sorgo que mantenga la variabilidad genética de la colección y que permita validar los marcadores encontrados a campo en la población total en invernadero.
- Describir los mecanismos fisiológicos asociados a la variabilidad fotosintética en grupos contrastantes de sorgo en fluorescencia de clorofila e identificar caracteres fácilmente medibles que sirvan como sustitutos de la eficiencia intrínseca de uso de agua (EUAi).

# CAPITULO 1: ANÁLISIS FENOTÍPICO DEL PANEL DE ASOCIACIÓN DE SORGO BAJO CONDICIONES DE CRECIMIENTO ÓPTIMAS

## INTRODUCCIÓN

El sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench) es una gramínea de origen tropical que ha sido adaptada a una gran diversidad de ambientes. Posee una gran versatilidad de uso y adaptación a diferentes condiciones de suelo, clima y tecnología.

La tolerancia a la sequía del sorgo se atribuye en parte a su fisiología C4, un mecanismo fisiológico que permite que las plantas tengan una mayor eficiencia de transpiración, obteniendo más carbono por unidad de agua transpirada que las plantas C3 (Long et al., 2006). Las plantas C4 fijan más carbono por unidad de luz, por unidad de nitrógeno, y por unidad de agua que las plantas C3 en muchas situaciones (Ghannoum et al., 2011).

Estimar el contenido de clorofila utilizando algún método de extracción es laborioso, sobre todo cuando se trata de un gran número de plantas. Es por eso que el medidor de clorofila SPAD-502 es utilizado para estimar indirectamente el contenido de este pigmento. Este medidor calcula la lectura de SPAD en función de la cantidad de luz transmitida por la hoja en dos regiones de longitud de onda, una región roja (~650nm) y una región infrarroja (~940nm). Existe una fuerte correlación entre las lecturas de SPAD y la concentración de nitrógeno en hoja en varias especies, incluidas el arroz ( $r=0.74$ ) (Peng et al., 1993), maíz ( $r=0.83$ ) (Dwyer et al., 1991), y sorgo ( $r=0.78$  a  $0.91$ ) (Uchino et al., 2013; Xu et al., 2000; Yamamoto et al., 2002).

El Panel de Asociación de Sorgo es una colección que captura la diversidad genética de la especie y está compuesta por accesiones de diferentes regiones geográficas del mundo (Casa et al., 2008) . Ha sido utilizado para evaluar distintos caracteres como arquitectura de planta, morfología de hoja, caracteres estomáticos, eficiencia transpiratoria (Balota et al., 2008; Bheemanahalli et al., 2021; Brown et al., 2008; Ferguson et al., 2021; Grzybowski et al., 2022; Mantilla-Perez et al., 2020; Morris et al., 2013; Pan et al., 2022; Zhang et al., 2015; Zhao et al., 2016; Zhi et al., 2022). Existe evidencia de una importante variabilidad en sorgo en cuanto a fotosíntesis, parámetros de fluorescencia de clorofila, arquitectura de planta, morfología de hoja y densidad estomática (Balota et al., 2008; Bheemanahalli et al., 2021; Ferguson et al., 2021;

Fiedler et al., 2014; Mantilla Perez et al., 2014; Ortiz et al., 2017; Pan et al., 2022; Peng & Krieg, 1992; Salas Fernandez et al., 2015; Zhao et al., 2016), lo que brinda oportunidades para la selección y el mejoramiento genético de estos caracteres.

En el presente capítulo se abordará la caracterización fenotípica del panel de asociación de sorgo a través de dos ensayos a campo teniendo en cuenta caracteres tales como: altura de la planta, morfología de hoja, caracteres estomáticos y parámetros de fluorescencia de clorofila. Los análisis se realizaron por año y luego un análisis conjunto para ver el comportamiento de las líneas del panel.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material Vegetal

En los ensayos de este estudio se utilizaron un total de 335 genotipos del Panel de Asociación de Sorgo (SAP por sus siglas en inglés) (Casa et al., 2008), que comprende líneas de las principales razas cultivadas, entre ellas bicolor, guinea, kafir, durra y caudatum, y representa la variabilidad fenotípica y genotípica del cultivo a nivel mundial. Este panel contiene tanto líneas exóticas que fueron adaptadas a ambientes templados como líneas elite de programas de mejoramiento (Tabla I).

### Experimentos a campo

El panel fue sembrado a campo en dos estaciones de crecimiento que se correspondieron a las campañas 2018/2019 y 2019/2020. De aquí en adelante cada campaña se referirá al número de año (2018/2019- Año 1 y 2019/2020- Año 2). Los ensayos se llevaron a cabo en las Estación Experimental Agropecuaria de INTA Manfredi (31°49'S, 63°46'O). Los suelos son del tipo franco limoso, Haplustol típico, serie Oncativo. El ensayo del Año 1 se sembró el 16/11/2018 de manera manual, mientras que el Año 2 se realizó con sembradora el 26/11/2019. En ambos casos se mantuvieron libre de malezas, plagas y enfermedades y se fertilizaron con urea granulada entre los estados de 6 a 8 hojas.

### Diseño experimental

En los dos ensayos las unidades experimentales se dispusieron en un diseño  $\alpha$ -láttice con dos repeticiones, que permitió un correcto control de la variabilidad ambiental en un grupo grande de unidades experimentales. El Año 1 contó con 335 genotipos en parcelas de 1 surco de 2 metros de largo separados a 0.52 metros de distancia. Se decidió sembrar una parcela pequeña debido a la escasa cantidad de semillas con las que se contaba en el momento de la siembra; a

su vez este ensayo del primer año sirvió para incrementar las mismas. En el Año 2 se utilizaron 304 líneas, que fueron las que lograron germinar el año anterior sembradas en parcelas de 3 surcos de 4 metros cada uno distanciados a 0.70 metros.

### Mediciones fenotípicas

En ambos años, sobre el surco central en dos plantas por parcela se tomaron las siguientes mediciones: Altura final de planta (ALT, cm) tomada desde la base del tallo hasta la punta de la panoja, de manera semanal; Contenido de clorofila de hoja (SPAD), tomado cada 15 días desde el estado de 6 hojas hasta floración, siempre en la última hoja expandida, con un medidor de clorofila (Konica Minolta SPAD-502).

A su vez, se tomaron mediciones de la morfología de hoja tales como: Área total de hoja (ATH,  $\text{cm}^2$ ); Largo de hoja (LH, cm); Ancho de hoja (AH, cm), para esto se realizó un muestreo de una hoja por planta seleccionada en el momento de floración tomando la última hoja expandida. Las hojas se fueron colocando sobre un paño blanco con una escala fija y se sacaron fotografías de las mismas, que luego fueron procesadas a través de ImageJ (Versión 1.53K <http://imagej.nih.gov/ij>) un programa de procesamiento de imagen digital. Utilizando la misma hoja se calcularon caracteres estomáticos, tomando desde la parte media de la hoja una muestra. Para esto se colocó esmalte de uñas transparente en un área de  $2 \text{ cm}^2$  aproximadamente, se lo dejó secar y luego se colocó una cinta transparente para retirar esa lamina de esmalte y colocarlo sobre un portaobjetos de vidrio. Se le tomó una fotografía a través de un microscopio trinocular y luego se procesó la imagen con ImageJ para determinar las siguientes variables: Ancho de estoma (AE,  $\mu\text{m}$ ) incluidas dos células oclusivas y dos células subsidiarias; Largo de estoma (LE,  $\mu\text{m}$ ) que corresponde a la longitud de la célula oclusiva; y Tamaño de estoma (TE,  $\mu\text{m}^2$ ), que se calculó multiplicando el ancho y largo de estoma ( $\text{TE} = \text{AE} * \text{LE}$ ). Para el número de estomas (NE) se contabilizaron todos aquellos que estaban dentro de la imagen. Por último, se calculó la densidad estomática (DE,  $\text{mm}^2$ ) como el número de estomas por área de hoja. Esta misma hoja se la llevó a estufa a  $60^\circ \text{ C}$  durante 48 horas y se calculó el área foliar específica (AFE,  $\text{cm}^2/\text{g}$ ), tomando el área de hoja y su peso seco (PSH, g). Alrededor de floración se realizaron mediciones de eficiencia de energía capturada por el fotosistema II ( $F_v'/F_m'$ ), considerado como un indicador sensible del rendimiento fotosintético de la planta. Esta variable se midió para el Año 1 con un fluorímetro de clorofila portátil Pocket PEA, mientras que para el Año 2 se utilizó un analizador portátil LI-COR 6400 XT, que sirvió también para contar con

otro parámetro de fluorescencia, el rendimiento cuántico efectivo de PSII ( $\phi$ PSII). Esta diferencia en el aparato a utilizar se debió a falta de condiciones climáticas adecuadas durante el primer año de ensayo, ya que fue un año con muchas precipitaciones y nubosidad para poder contar con varios días de sol para utilizar el analizador portátil. Solo para el Año 2 por cuestiones climáticas, se contó el número de hojas de dos plantas por parcela desde el estado de 6 hojas hasta floración, el cual luego se promedió, tomando esta variable como número final de hojas (NH), utilizando marcas de colores con aerosol, cada 15 días se fue marcando la última hoja expandida, cuando su lígula era visible por encima de la hoja anterior, y se calculó la tasa de aparición de hojas (TAH, hoja.TT<sup>-1</sup>) de la siguiente manera:

$$TAH = (NH_{gd} - NH_{gd6})/TT$$

Donde  $NH_{gd6}$  es el número de hojas en el estado de seis hojas,  $NH_{gd}$  es el número de hojas al final,  $gd$  son los grados días, y  $TT$  es el tiempo térmico, es decir, la sumatoria de grados días del período de medición.

Se tomaron los datos de fecha de floración cuando el 50 % de las plantas de cada parcela mostraba un 50% de la panoja en floración y luego se calcularon los días a floración (DAF).

### Análisis estadístico

Se utilizaron los programas Infostat, R y SAS 2025 (Di Rienzo et al., 2011; R Core Team, 2022) para los análisis estadísticos.

Para el análisis univariado, se estimaron las estadísticas descriptivas para cada variable, calculando los coeficientes de variación, teniendo en cuenta el desvío estándar y su media aritmética, y se determinaron los coeficientes de correlación de Spearman. Se realizó un análisis de interacción entre los dos años, a través de un modelo lineal mixto, determinando los componentes de varianza de cada variable, con el siguiente modelo:

$$Y_{ijklmno} = \mu + G_i + A_j + GxA_k + R_l + F_{(l)m} + C_{(l)n} + \varepsilon_o$$

Donde  $Y$  es la variable respuesta,  $\mu$  es la media general,  $G$  es el genotipo,  $A$  es el año,  $G \times A$  es la interacción genotipo por año,  $R$  es la repetición,  $F$  es la fila anidada a repetición,  $C$  es la columna anidada a repetición y  $\varepsilon$  es el residual.

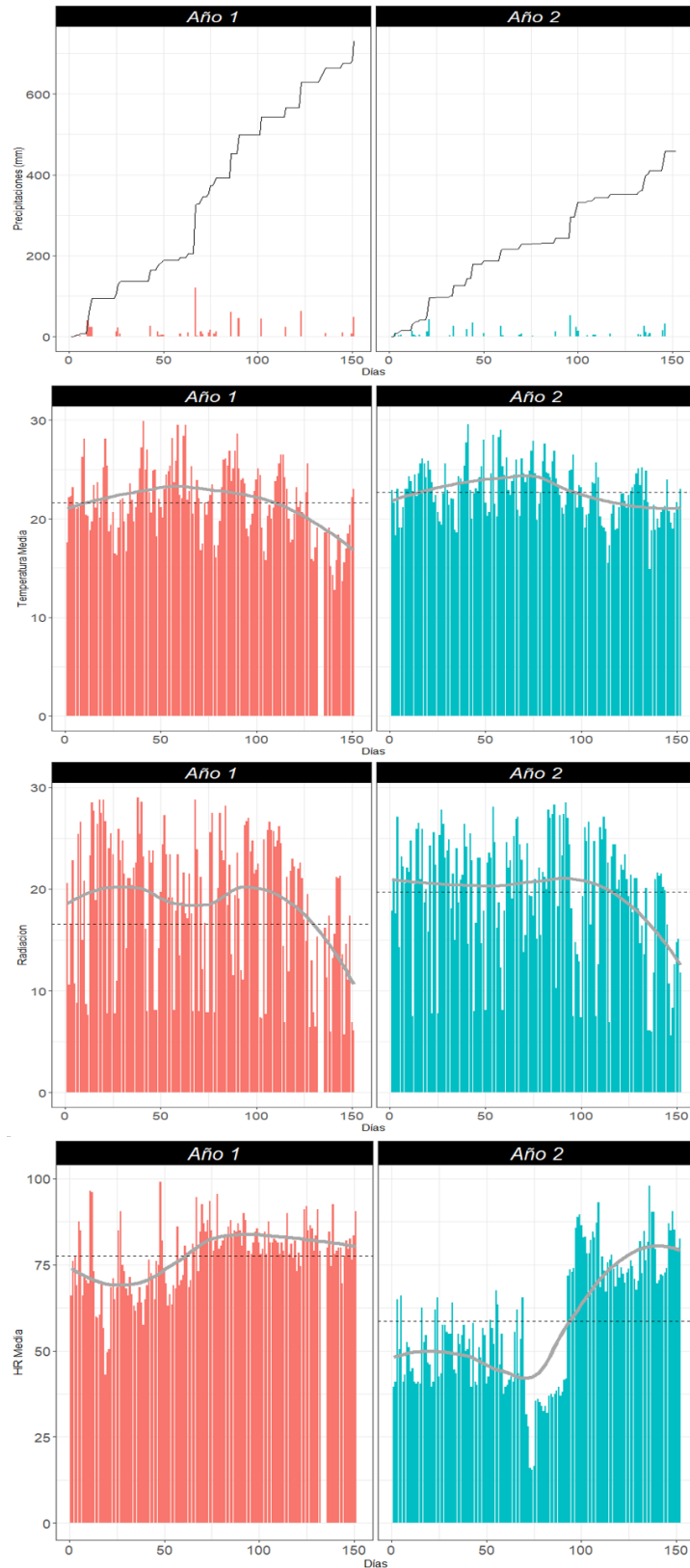
A partir de este modelo se estimaron, además, los BLUPs (mejor predictor lineal insesgado), para cada genotipo y variable estudiada en los dos años de ensayo a campo, utilizando Proc MIXED en SAS, obteniendo un único valor por genotipo, que se utilizaron para estudios posteriores.

Para el análisis multivariado, se aplicó un análisis de componentes principales a las variables estandarizadas, a fin de caracterizar los genotipos en forma integral e identificar los atributos fenotípicos que tienen una mayor contribución a la variabilidad general.

## RESULTADOS

### Condiciones climáticas

En la Figura 1 (Tabla II) se resumen las condiciones climáticas para ambos años de ensayo experimental, su media, y tendencia para las precipitaciones diarias y acumuladas, temperaturas medias, radiación y humedad, en los meses de la duración del experimento. Las precipitaciones en el Año 1 superaron ampliamente la media histórica, teniendo de manera consecuente una radiación inferior, lo que provocó el impedimento para una correcta medición de fluorescencia con el analizador portátil por lo que se decidió reemplazar esta medición con un fluorímetro de mano.



**Figura 1:** Condiciones climáticas para el período de Noviembre 2018 a Marzo 2019 para el Año 1 y período de Noviembre 2019 a Marzo 2020 para el Año 2, de precipitaciones periódicas y precipitaciones acumuladas, temperaturas medias, radiación y humedad relativa media. Línea gris indica tendencia, línea de puntos indica la media para cada año.

## Variabilidad fenotípica

Todos los genotipos del panel utilizados en estos dos ensayos a campo presentaron variaciones significativas para la mayoría de los caracteres analizados. La Tabla 1 muestra las medidas resumen y el coeficiente de variación para todas las variables. Los caracteres con mayor variabilidad entre años fueron SPAD, LH, ATH, AH, PSH, DAF y  $Fv'/Fm'$ , y dentro de cada año, se encontró una importante variabilidad fenotípica en todas las variables (Figura 2).

Tabla 1: Estadísticas descriptivas y coeficiente de variación (CV) de las variables analizadas para ambos años.

VARIABLE	AÑO 1				AÑO 2			
	Media	Mín	Máx	CV (%)	Media	Mín	Máx	CV (%)
DAF	75.9	52.0	98.0	10.4	69.2	45.0	95.0	12.5
ALT (cm)	121.8	57.5	360.0	44.1	118.2	51.0	332.5	41.4
SPAD	53.0	41.8	61.6	6.2	49.6	35.5	60.4	6.4
ATH (cm <sup>2</sup> )	357.6	105.6	801.9	33.9	284.0	98.3	599.2	29.8
LH (cm)	60.9	30.6	96.2	19.6	55.0	30.4	78.1	16.3
AH (cm)	7.7	3.8	12.9	19.4	6.7	3.6	11.5	18.7
PSH (g)	2.8	0.6	6.5	40.2	2.1	0.5	5.5	39.0
AFE (cm <sup>2</sup> .g)	132.4	42.8	213.1	15.1	145.3	80.3	315.5	22.5
TE (μm <sup>2</sup> )	6.94E+04	3.25E+04	1.12E+05	19.8	7.13E+04	3.85E+04	1.27E+05	18.7
LE (μm)	355.5	227.1	504.7	12.1	357.5	244.6	494.4	11.6
AE (μm)	194.4	123.7	286.3	12.5	198.5	135.1	288.5	11.0
DE (mm <sup>2</sup> )	106.6	47.0	212.6	28.1	109.3	47.2	197.2	24.0
NE	17.9	8.0	36.0	28.1	18.6	8.0	33.0	24.1
$Fv'/Fm'$	0.6	0.4	0.8	12.8	0.3	0.2	0.5	14.1
$\Phi PSII$	s/d	s/d	s/d	s/d	0.1	0.1	0.3	23.7
TAH (hoja.TT <sup>-1</sup> )	s/d	s/d	s/d	s/d	0.0	0.0	0.0	19.6
NH	s/d	s/d	s/d	s/d	18.6	11.0	29.0	12.9

ALT: Altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja;  $Fv'/Fm'$ : eficiencia de energía capturada por PSII;  $\Phi PSII$ : rendimiento cuántico efectivo de PSII; LE: largo de estoma; AE: ancho de estoma; TE: tamaño de estoma; NE: número de estoma; DE: densidad estomática; ATH: área total de hoja; LH: largo de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; TAH: tasa de aparición de hojas; NH: número de hojas; DAF: días a floración; s/d: sin dato.

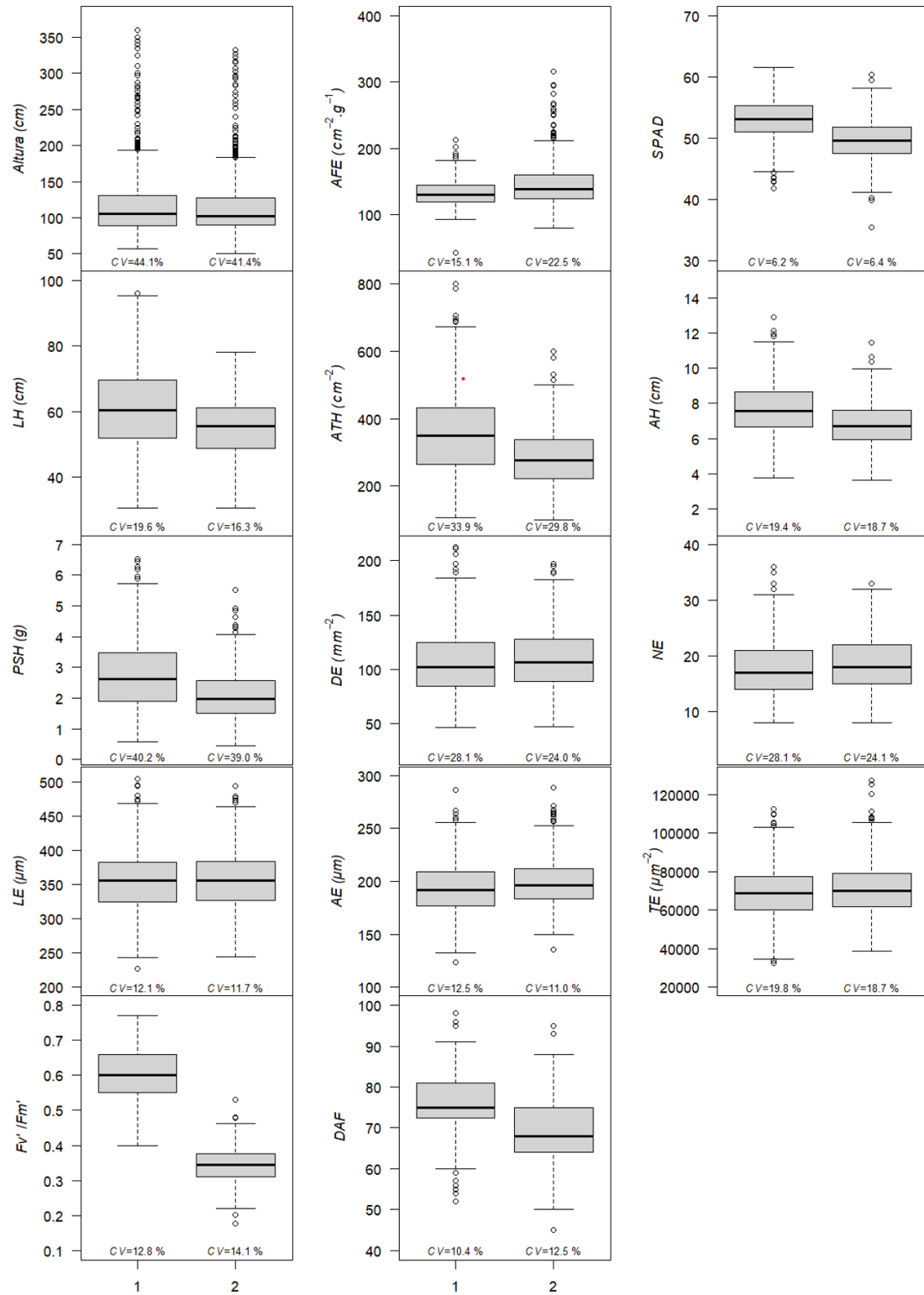


Figura 2: Diagrama de caja para las siguientes variables: ALT: Altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja; Fv/Fm': eficiencia de energía capturada por PSII; LE: largo de estoma; AE: ancho de estoma; TE: tamaño de estoma; NE: número de estoma; DE: densidad estomática; ATH: área total de hoja; LH: largo de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; DAF: días a floración. Los números en el eje de las X corresponde a Año 1 (1) y Año 2 (2).

El análisis conjunto reveló que casi todas las variables en estudio se correlacionaron significativamente con al menos otra variable. Para el Año 1 (Figura 3), las correlaciones positivas más altas se detectaron entre las variables de morfología de hoja, con rangos de  $r=0.55$  a  $r=0.93$ , y las de caracteres estomáticos con rangos de  $r=0.33$  a  $r=0.99$ , y a su vez, ambos conjuntos de variables estuvieron correlacionados. Con respecto al ciclo de los genotipos, DAF se correlacionó con las variables de morfología de hoja y con ALT. En cuanto a las correlaciones negativas se detectan principalmente la correlación entre ALT y SPAD ( $r=-0.22$ ) y AFE y SPAD ( $r=-0.18$ ). Asimismo,  $F_v'/F_m'$ , se correlacionó de manera negativa con variables de morfología de hoja, pero de manera positiva con AFE ( $r=0.29$ ). En cuanto a las variables de tamaño de estomas, largo y ancho, se correlacionaron negativamente con NE, DE y AFE. Por otra parte, largo, ancho y área total de hoja, se correlacionó de manera negativa con AFE ( $r=-0.17$ ,  $r=-0.40$  y  $r=-0.31$  respectivamente). Para el Año 2 (Figura 4) se mantuvieron las correlaciones significativas positivas entre las variables de morfología de hoja y caracteres estomáticos. Además, se encontraron correlaciones entre ALT y NH ( $r=0.29$ ), ALT y TAH ( $r=0.29$ ), y SPAD con PSH, AE, LE y TE. Otras de las correlaciones destacadas en este segundo año es entre las variables TAH y NH ( $r=0.90$ ) y entre los caracteres de fluorescencia de clorofila ( $r=0.20$ ). Al igual que en el Año 1, se mantuvo la correlación negativa entre ALT y SPAD ( $r=-0.20$ ), y entre SPAD y AFE ( $r=-0.14$ ), y cabe destacar una nueva correlación entre DAF y SPAD ( $r=-0.22$ ). Tanto el área de la hoja como sus componentes, largo y ancho, se correlacionaron de manera negativa con el número y densidad de estomas. La variable  $F_v'/F_m'$  se correlacionó negativamente con TAH ( $r=-0.17$ ) y NH ( $r=-0.16$ ).

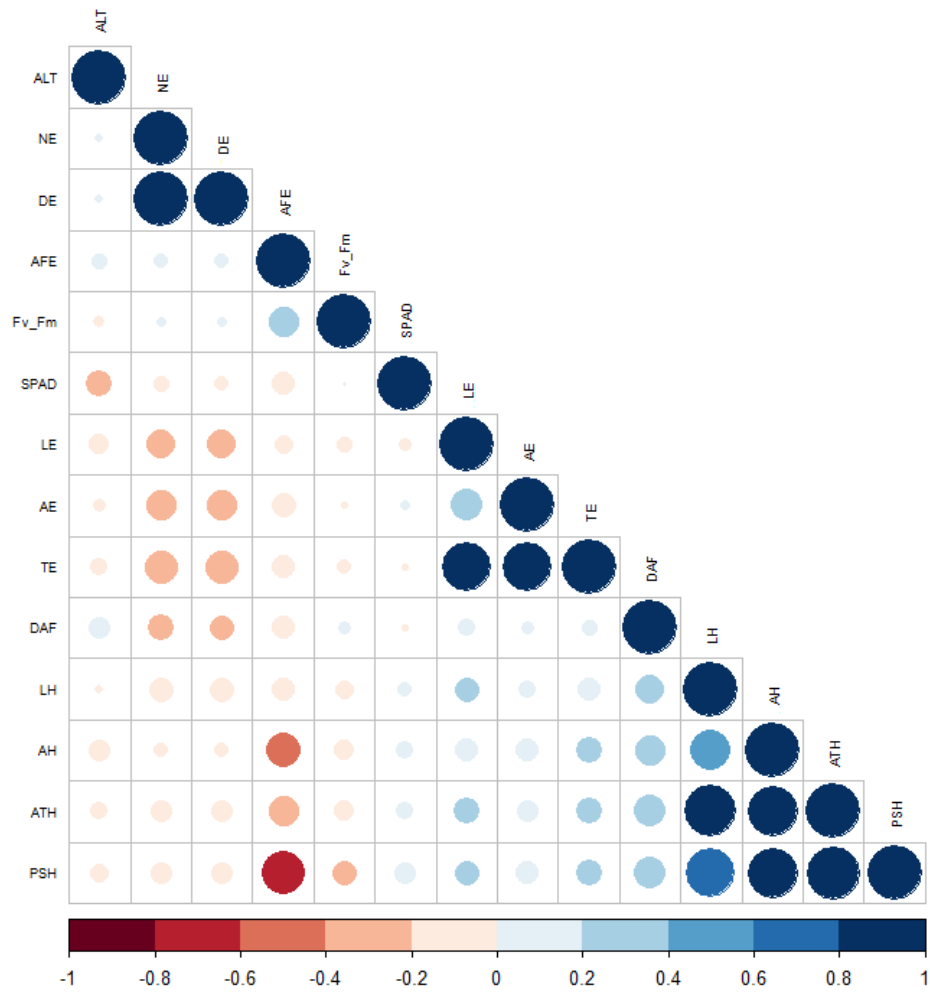


Figura 3: Coeficientes de correlación de Spearman (nivel de significancia  $p < 0.05$ ) para el Año 1 para las variables ALT: Altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja; Fv/Fm': eficiencia de energía capturada por PSII; LE: largo de estoma; AE: ancho de estoma; TE: tamaño de estoma; NE: número de estoma; DE: densidad estomática; ATH: área total de hoja; LH: largo de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; DAF: días a floración.

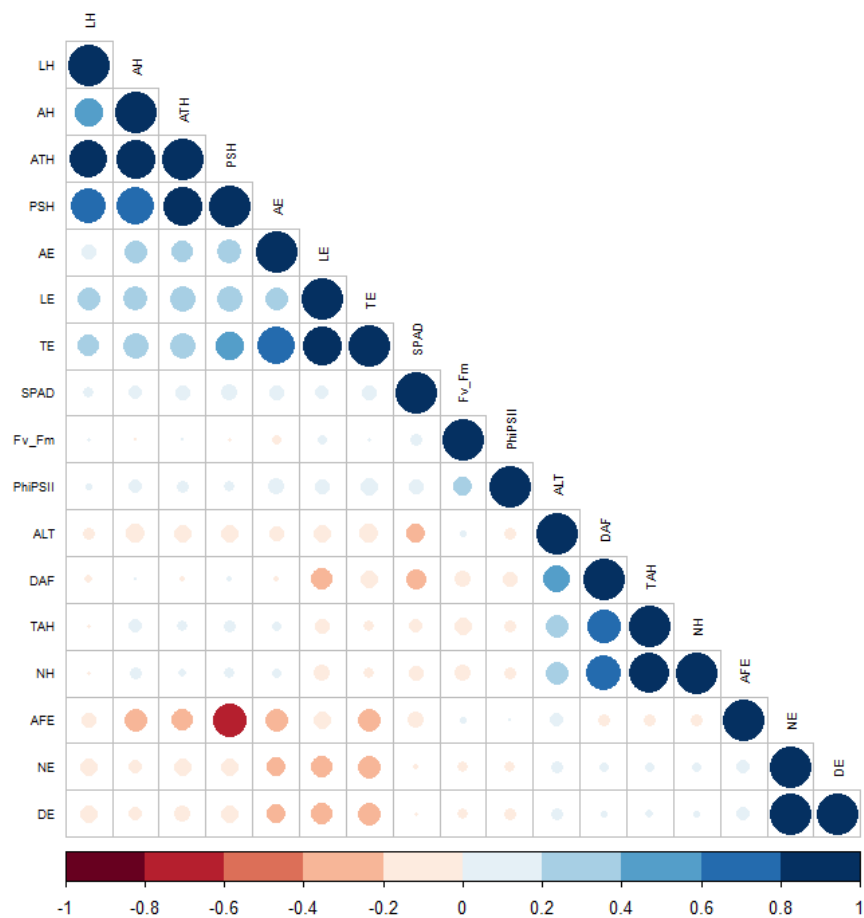


Figura 4: Coeficientes de correlación de Spearman (nivel de significancia  $p < 0.05$ ) para el Año 2 para las variables ALT: Altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja;  $F_v/F_m$ : eficiencia de energía capturada por PSII ;  $\phi$ PSII: rendimiento cuántico de PSII; LE: largo de estoma; AE: ancho de estoma; TE: tamaño de estoma; NE: número de estoma; DE: densidad estomática; ATH: área total de hoja; LH: largo de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; TAH: tasa de aparición de hojas; NH: número de hojas; DAF: días a floración.

A partir de un diagrama de dispersión, se correlacionaron ambos años y se pudo observar que la mayoría de las combinaciones de variables eran estables y significativas ( $p < 0.05$ ) para los dos años (Figura 5), a excepción de aquellas que se encontraron en el cuadrante inferior derecho, que se comportaron de manera positiva para un año y negativa para el otro, tales como, DAF-LE y DAF-TE. Hubo combinaciones de variables que en la correlación de los dos años no fueron significativas o solo lo fueron para un solo año (puntos grises).

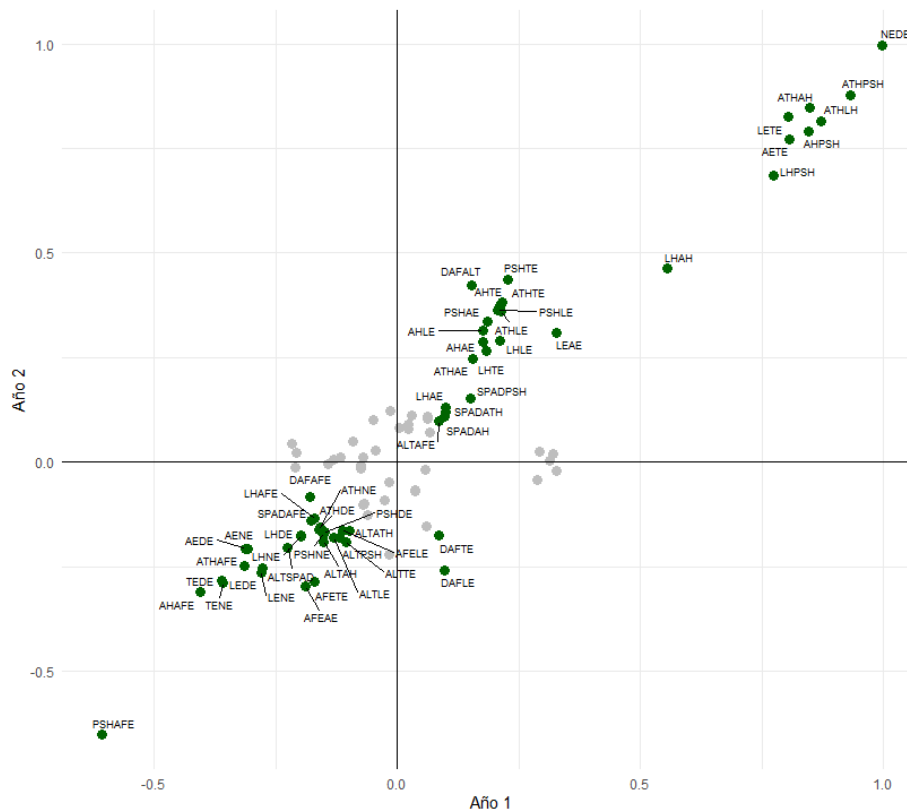


Figura 5: Diagrama de dispersión de la correlación de las combinaciones de variables del Año 1 y Año 2. Los puntos verdes indican las correlaciones significativas ( $p < 0.05$ ) y los puntos grises las correlaciones no significativas.

Se ajustó un modelo lineal mixto teniendo en cuenta la interacción genotipo por ambiente, considerando a los años del ensayo como los distintos ambientes (Figura 6). La mayor parte de la variación total en la ALT, DAF y SPAD, se explicó por diferencias entre genotipos (aproximadamente 95%, 51% y 38%, respectivamente). En el caso de la altura de la planta, ninguna de las varianzas se atribuyó al año ni a la interacción genotipo por año. Para los días a floración, solo el 22% fue explicado por el año, y el 9% por la interacción. La variación en los caracteres relacionados con la hoja (ATH y AH), también se explicó principalmente por factores genéticos (aproximadamente 33 y 41%). La proporción de varianza no explicada por ninguno de los factores del modelo (residual) fue mayor principalmente en los caracteres estomáticos (AE, DE, LE, NE y TE) como así también para AFE, LH y PSH. Por último, para el caso de  $Fv'/Fm'$ , la mayor varianza fue explicada por la diferencia entre años (aproximadamente 88%), esto pudo deberse principalmente a la diferencia de medición entre años.

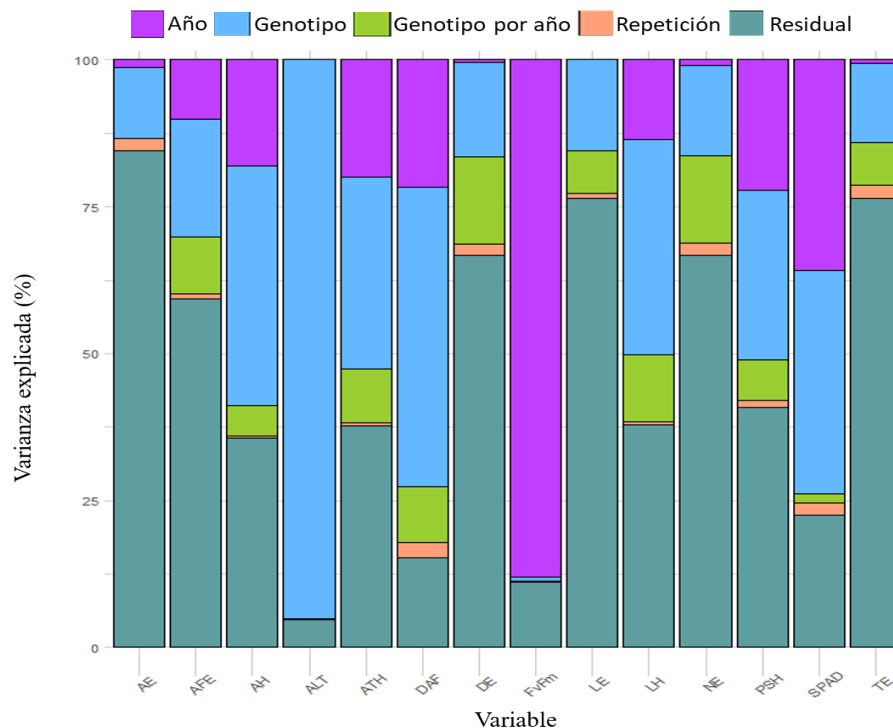


Figura 6: Componentes de la variación de los caracteres Año; Genotipo; interacción genotipo por año; Repetición; Residual. Proporción de varianza atribuida a cada componente para cada carácter. ALT: Altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja; Fv/Fm': eficiencia de energía capturada por PSII; LE: largo de estoma; AE: ancho de estoma; TE: tamaño de estoma; NE: número de estoma; DE: densidad estomática; ATH: área total de hoja; LH: largo de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; DAF: días a floración.

A través de un análisis de componentes principales (ACP) (Figura 7) se pudo observar el ordenamiento de los genotipos estudiados en función de las variables consideradas en ambos años (Año 1 y Año 2). La componente principal 1 (PC1) explicó el 34.7% de la variabilidad observada, mientras que para la suma de PC1 y la componente principal 2 (PC2), la variabilidad total explicada fue de aproximadamente 53.3%. Las variables que más contribuyeron al PC1 fueron aquellas relacionadas a la morfología de hoja (ATH, LH, AH, PSH), ubicadas en el cuadrante inferior izquierdo, que, como se observó en los diagramas de caja, fueron las de mayor variabilidad entre años. Por otro lado, las variables relacionadas a los caracteres estomáticos como LE, AE y TE se ubicaron en el cuadrante superior izquierdo, observándose una alta correlación entre sí, y fueron las que más contribuyeron al PC2. Como puede observarse en el gráfico, la mayoría de los genotipos mostraron un comportamiento similar en ambos años en cuanto a ALT y AFE. Hubo genotipos que se correlacionaron a las variables de hoja en el Año 1, mientras que en el Año 2 se correlacionaron más con AFE.

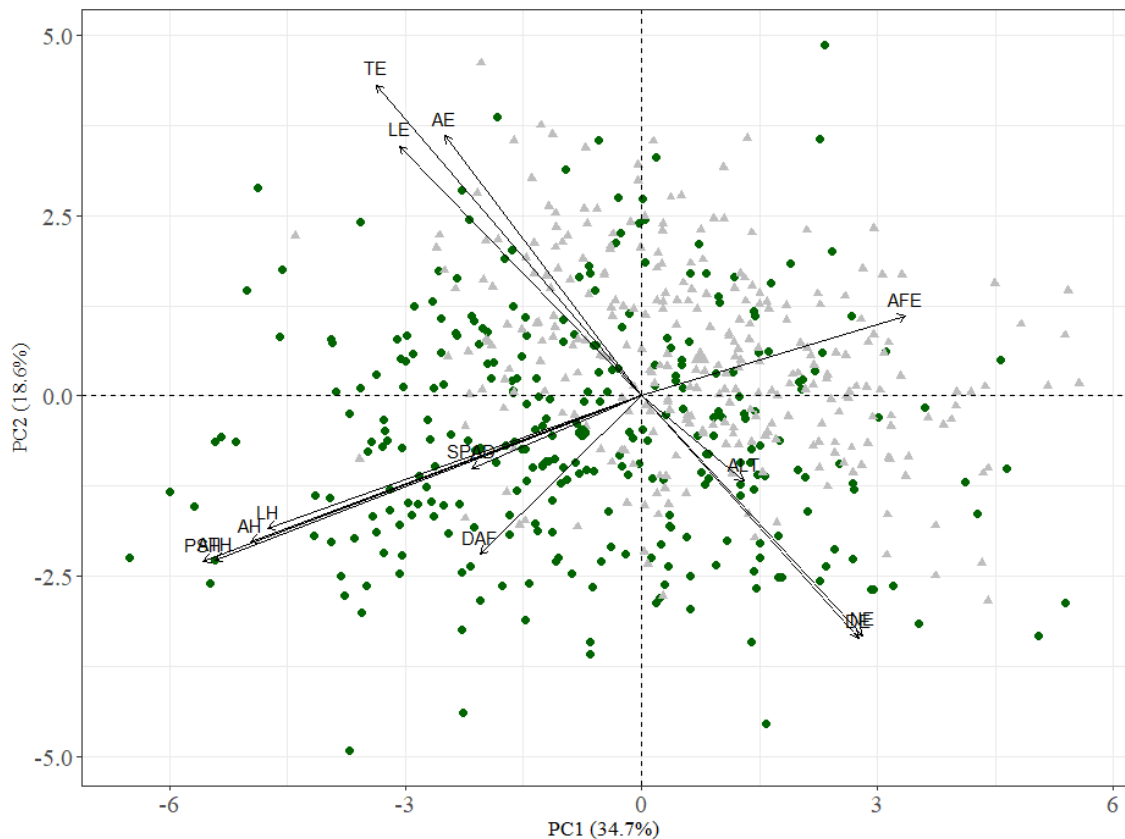


Figura 7: Análisis de componentes principales (ACP) de los genotipos evaluados en función de caracteres fenotípicos para el Año1 (círculo verde) y Año 2 (triángulo gris). PC1: componente principal 1, PC2: componente principal 2, ALT: altura de planta, SPAD: contenido de clorofila en hoja, LE: largo de estoma, AE: ancho de estoma, TE: tamaño de estoma, NE: número de estomas, DE: densidad estomática, ATH: área total de hoja, LH: largo de hoja, AH: ancho de hoja, PSH: peso seco de hoja, AFE: área foliar específica, DAF: días a floración.

## DISCUSIÓN

El rango de valores fenotípicos encontrado en este estudio confirma la importante variabilidad reportada en sorgo en variables de morfología de planta y fotosintéticas (Balota et al., 2008; Fiedler et al., 2014; Mantilla Perez et al., 2014; Morris et al., 2013; Peng et al., 1991; Salas Fernandez et al., 2015; Zhao et al., 2016) y en particular en el panel de asociación de sorgo (Bheemanahalli et al., 2021; Brown et al., 2008; Ferguson et al., 2021; Grzybowski et al., 2022; Ortiz et al., 2017; Pan et al., 2022).

Se identificaron asociaciones interesantes entre variables. En ambos años, se encontraron correlaciones positivas entre caracteres de morfología de hoja y estomas, al igual que en

estudios realizados en maíz (Örcen et al., 2013) y en sorgo (Pan et al., 2022). La variable DE estuvo correlacionada con LH, mientras que estudios realizados por Pan et al (2022) encontraron que el AH se correlacionaba negativamente con la DE, al igual que lo reportado en maíz (Örcen et al., 2013), y que el tamaño estomático no dependía del tamaño de la hoja, algo que si se encontró en nuestro estudio (Año 1  $r=0.22$ ; Año 2  $r=0.38$ ). La variable días a floración, que determina en cierta forma el ciclo del cultivo, presentó una correlación altamente significativa y positiva con NH y al AH , al igual que estudios reportados en sorgo bajo diferentes ambientes (Zhi et al., 2022). Los genotipos con ciclos más largos presentaron mayor altura en general, y un mayor tamaño y número de hojas, de manera coincidente con otros trabajos en sorgo (Kharel et al., 2017; Minimassom et al., 2020; Ruchika Bhardwaj Meenakshi Goyal, 2017; Wang et al., 2021).

Se observaron correlaciones negativas entre ALT y SPAD en ambos años de estudio, en coincidencia con estudios realizados en sorgo (van Oosterom et al., 2010). Estos autores trabajaron con híbridos contrastantes en altura y encontraron valores de SPAD más bajos en el genotipo alto. Estas relaciones podrían indicar que los genotipos altos inician la acumulación de materia seca en tallos antes que los bajos, y aquí jugaría un papel importante la distribución del nitrógeno en los distintos órganos de la planta (van Oosterom et al., 2010). La distribución del nitrógeno está determinada también por la expansión del área foliar, determinando que, genotipos con mayor altura, poseen menor contenido de clorofila en hoja y las hojas son de mayor tamaño. A su vez, se observaron para el Año 2 correlaciones positivas entre TAH y número de hojas final, coincidiendo con lo observado por van Oosterom et al (2010), donde los híbridos con mayor tasa estaban acompañados por un mayor número de hojas.

De acuerdo a resultados reportados tanto en sorgo (Uchino et al., 2013; Yamamoto et al., 2002), como en trigo y triticale (Giunta et al., 2002), el grosor de la hoja influye en la concentración de nitrógeno foliar, y tienen relación directa negativas con las lecturas de SPAD. En nuestros estudios se observaron correlaciones negativas entre SPAD y AFE (Año 1  $r=-0.18$ ; Año 2  $r=-0.14$ ).

La DE aumentó un 2.5% en el Año 2 (baja precipitación) en comparación con el Año 1 (alta precipitación). Esto coincide con lo reportado en ensayos de fenotipado de sorgo (Bheemanahalli et al., 2021). Pueden surgir variaciones tanto en el tamaño como la densidad de los estomas, debido a factores genéticos, desarrollo de la planta y/o al crecimiento en

diferentes condiciones ambientales (Bertolino et al., 2019; Liang et al., 1975). Se encontró una correlación negativa entre TE y DE (Año 1  $r=-0.36$ ; Año 2  $r=-0.28$ ), coincidiendo con datos reportados en sorgo (Bheemanahalli et al., 2021), maíz (Örcen et al., 2013), y arroz (Ohsumi et al., 2007; Panda et al., 2018).

## CONCLUSIONES

Para este gran panel de sorgo se encontró suficiente variabilidad en la mayoría de las variables fenotípicas. Se hallaron importantes correlaciones entre variables de crecimiento como ALT y variables de contenido de clorofila como SPAD, y entre variables de morfología de hoja y caracteres estomáticos. Es así que estos ensayos que exploran gran diversidad, refuerzan la importancia de tener en cuenta estas correlaciones. La gran variabilidad fenotípica que posee este panel nos permite además de seleccionar caracteres de interés agronómico, mapear regiones genómicas asociadas a dichos caracteres fenotípicos mediante el mapeo por asociación de genoma completo.

## CAPITULO 2: MAPEO POR ASOCIACIÓN PARA CARACTERES FOTOSINTÉTICOS Y MORFOLÓGICOS A NIVEL DE PLANTA Y HOJA

### INTRODUCCIÓN

El mapeo por asociación (GWAS, por sus siglas en inglés), también conocido como mapeo de desequilibrio de ligamiento (LD, por sus siglas en inglés), es una herramienta poderosa para detectar regiones genómicas que controlan caracteres cuantitativos que dependen de la estructura de LD en todo el genoma (Yu & Buckler, 2006). Como una nueva alternativa al mapeo de ligamiento tradicional o de QTL, el mapeo de asociación ofrece tres ventajas principales: (i) mayor resolución de mapeo, (ii) menor tiempo de investigación y (iii) mayor número de alelos (Yu & Buckler, 2006). Esto ha sido determinante para su uso en estudios de descubrimientos de genes o marcadores en múltiples especies como en *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Atwell et al., 2010), arroz (*Oryza sativa* L.) (Huang et al., 2010; Li et al., 2022; Zhao K et al., 2011), maíz (Tian et al., 2011; Zhang et al., 2019), avena (*Avena sativa* L.) (Newell et al., 2012) y cebada (*Hordeum vulgare* L.) (Pasam et al., 2012; Pham et al., 2019).

Se han realizado varios estudios de mapeo de ligamiento en sorgo para explorar los mecanismos genéticos que controlan la arquitectura de la planta. Caracteres relacionados con altura de la planta (altura total de planta, número de entrenudos, longitud de panícula) se caracterizaron en diferentes poblaciones (Luo et al., 2020; Srinivas et al., 2009; Zou et al., 2012). Sin embargo, existe poca información acerca de tasa de aparición de hojas y contenido de clorofila en hoja (SPAD) (Fiedler et al., 2014, 2016).

Recientemente, se han realizado varios estudios de mapeo de asociación para características como altura de planta (Brown et al., 2008; Luo et al., 2020; Mantilla Perez et al., 2014; Morris et al., 2013; Zhao et al., 2016), área foliar específica (Ferguson et al., 2021), densidad estomática (Bheemanahalli et al., 2021; Ferguson et al., 2021), y morfología de hoja (Zhi et al., 2022). Algunos estudios han identificado QTL relacionados con tasa de aparición de hojas y SPAD, pero no se reportó ningún mapeo por asociación para estos caracteres.

En el caso de este capítulo, se llevará a cabo un mapeo por asociación para los dos años a campo en conjunto teniendo en cuenta todas las variables analizadas en el capítulo 1. El objetivo es

descubrir regiones genómicas que regulan la capacidad fotosintética y las características morfológicas a nivel de planta y hoja, a partir de la variabilidad fenotípica del panel de asociación de sorgo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Datos fenotípicos

Para el mapeo por asociación se tomaron como datos fenotípicos los BLUPs obtenidos en el análisis conjunto de ensayos a campo (Año 1 y Año 2, capítulo 1). A su vez, estos datos se utilizaron en los cálculos de heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ) para cada carácter, a través de la siguiente ecuación:

$$H^2 = \frac{\sigma^2 G}{\sigma^2 G + \sigma^2 \varepsilon}$$

Donde  $\sigma^2 G$  es la variancia genotípica y  $\sigma^2 \varepsilon$  es la variancia residual.

### Datos genotípicos

En este estudio se utilizó el conjunto de datos públicos original de ~260000 polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) del Panel de asociación de sorgo (<http://www.morrislab.org/data>), generados mediante genotipado por secuenciación (GBS) (Elshire et al., 2011; Morris et al., 2013). Los SNPs se filtraron en función de dos criterios: datos faltantes < 40% y frecuencia de alelos menores > 5%, lo que resultó en un conjunto final de 140994 marcadores SNP.

### Mapeo por asociación de genoma completo

Se ajustó un modelo lineal mixto (MLM) para cada variable utilizando el software TASSEL versión 5.2.86 (Bradbury et al., 2007). El modelo estadístico se puede describir en la notación de Henderson (Henderson C., 1975) de la siguiente manera:

$$y = X\beta + Z\mu + e$$

Donde  $y$  es el vector de observaciones,  $\beta$  es un vector desconocido que contiene efectos fijos que incluyen el marcador genético y la estructura de la población ( $Q$ );  $\mu$  es un vector desconocido de efectos genéticos aditivos aleatorios de múltiples QTL de fondo para individuos

o líneas;  $X$  y  $Z$  son las matrices de diseño conocidos; y  $e$  es el vector no observado de residuos aleatorios.

Este modelo prueba las asociaciones marcador-fenotipo teniendo en cuenta la estructura de la población ( $Q$ , fijo) y los efectos de parentesco ( $K$ , aleatorio), para minimizar las asociaciones espurias (Zhang et al., 2010). Tal como describe Mantilla Perez et al. (2014), utilizó el programa STRUCTURE 2.2.3 (Pritchard et al., 2000) para detectar subpoblaciones. Uso un modelo variando el número de subpoblaciones ( $k$ ) de uno a diez. El análisis se realizó utilizando: 10 iteraciones por  $k$ , una duración de 20000 periodos de rodaje y 30000 repeticiones MCMC (Markov Chain Monte Carlo), El número óptimo de subpoblaciones se determinó utilizando: la gráfica de probabilidad posterior, el método Delta K ( $\Delta K$ ) (Evanno et al., 2005), la estabilidad de los patrones de agrupación en diez corridas, y la información de germoplasma de estudios previos. Esta estructura de población se verificó mediante un análisis de componentes principales, y se compararon los resultados. Estos análisis determinaron que cinco es el número óptimo de subpoblaciones las cuales se clasificaron como: Q1, razas intermedias Guinea/Bicolor; Q2, Caudatum; Q3, razas intermedias Guinea-Caudatum (África occidental); Q4, Kafir; Q5, Durra.

La matriz de parentesco se calculó utilizando los mismos SNP, el algoritmo descrito por Loiselle et al. (1995), y el software SPAGeDi 1.4 (Hardy & Vekemans, 2002).

El umbral de significación específico de los caracteres se estableció en función de la tasa de falsos descubrimientos (FDR, por sus siglas en inglés), calculado con el software Q VALUE (Storey & Tibshirani, 2003), para controlar las asociaciones de falsos positivos debido a las comparaciones múltiples. El método FDR asigna un valor  $q$  a cada valor  $p$ , después de analizar la distribución del valor  $p$ . Se determinó un valor umbral de  $q$  para cada rasgo por separado.

Adicionalmente, se revisaron todos los marcadores significativos para identificar aquellos que estuvieran correlacionados. Se compararon los niveles de correlación de SNPs que estuvieran cercanos. Para esto se tomó como límite de comparación el desequilibrio de ligamiento (LD) reportado en sorgo, que decae a niveles de fondo ( $r^2 < 0.1$ ) entre los 15-150 Kb por cromosoma (Morris et al., 2013). Aquellos SNPs que tuvieran un valor de correlación mayor o igual a 0,5 se consideraron una misma región significativa. Luego, estas regiones se compararon con QTL previamente identificados para características de arquitectura de planta, contenido de clorofila en hoja y madurez, utilizando el QTL Atlas (Mace et al., 2019).

## RESULTADOS

### Heredabilidad

Los datos fenotípicos que se utilizaron en el Mapeo por Asociación son los BLUPs obtenidos de los ensayos a campo, según se describe en el capítulo uno. Estos datos muestran una gran variabilidad, lo que permiten su uso para un estudio de mapeo. A su vez, estos datos se utilizaron para el cálculo de heredabilidad en sentido amplio. En algunas variables se registraron valores medios a altos (ALT, DAF, SPAD y AH, LH, ATH, PSH y AFE), lo que representa una gran proporción de la variabilidad se debe a efectos genotípicos (Tabla 2). Por otra parte, en las variables de caracteres estomáticos, y  $F_v'/F_m'$  los valores observados fueron bajos lo que indica un menor efecto genético.

Tabla 2: Heredabilidades en sentido amplio

<i>Variable</i>	<i>H<sup>2</sup></i>
<i>ALT</i>	0.95
<i>SPAD</i>	0.63
<i>AFE</i>	0.25
<i>DAF</i>	0.77
<i>DE</i>	0.19
<i>LE</i>	0.17
<i>AE</i>	0.13
<i>TE</i>	0.15
<i>NE</i>	0.19
<i>PSH</i>	0.41
<i>ATH</i>	0.46
<i>AH</i>	0.54
<i>LH</i>	0.49
<i>F<sub>v</sub>'/F<sub>m</sub>'</i>	0.06

ALT: Altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja;  $F_v'/F_m'$ : eficiencia de energía capturada por fotosistema II; LE: largo de estoma; AE: ancho de estoma; TE: tamaño de estoma; NE: número de estoma; DE: densidad estomática; ATH: área total de hoja; LH: largo de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; DAF: días a floración.

### Mapeo por asociación de genoma completo

Se detectaron asociaciones significativas para 8 caracteres en los dos años a campo analizados en su conjunto tomando un umbral de significación para cada carácter. La Tabla 3 muestra aquellos caracteres que tuvieron asociaciones significativas, y a su vez la cantidad y

localización de SNP significativos para cada carácter. El número de marcadores significativos vario entre 1 SNP para DAF, hasta 290 marcadores para ALT.

En las variables ATH, PSH y SPAD se detectaron regiones genómicas significativas en todos los cromosomas. Para el área total de hoja, una región del cromosoma 8, representado por el SNP *S8\_51261362*, explico el 11.4% de la variación del fenotipo. Este mismo SNP también se encontró asociado a PSH, explicando el 12.2% de la variación. Hubo otras dos regiones que coincidieron en ambos caracteres: uno en el cromosoma 5, representado por el SNP *S5\_57298922*, y que explica el 9% de la variación para ambas variables, y otro en el cromosoma 7 (SNP *S7\_62832976*), explicando el 10.6% y el 9.5% de la variación en PSH y ATH, respectivamente. En el contenido de clorofila de hoja, se identificó un SNP en el cromosoma 9 (*S9\_59027801*) contribuyendo al 12.5% de la variación.

Para el caso de ancho de hoja se detectaron regiones genómicas significativas en todos los cromosomas a excepción del cromosoma 9, y se identificó una región en el cromosoma 8 (SNP *S8\_31071020*) que explico el 11.2% de la variación. Por otro lado, dentro de los caracteres estomáticos, para el largo de estoma se detectaron dos SNPs en el cromosoma 9 (*S9\_58799730* y *S9\_59025883*), los cuales explicaron el 13.5% de la variación del fenotipo. Para AFE solo se detectaron tres marcadores significativos en los cromosomas 5, 8 y 2, en el cual, en este último, se identificó el de mayor efecto (SNP *S2\_16228028*,  $R^2=13.1\%$ ).

Para altura de la planta se identificaron marcadores o regiones con porcentajes de variación relativamente grandes en cromosomas 6 y 9. En el cromosoma 6 se detectó un SNP (*S6\_45528432*) con una variación del 29%, mientras que el SNP *S9\_57240454*, fue mayor, explicando el 34.6% de la variación fenotípica.

Para la variable días a floración solo se identificó un solo marcador (*S1\_6693744*) que explico el 12.4% de la variación (Tabla 3).

En la Figura 8 se puede observar los resultados de los mapeos por asociación significativos representados como Manhattan plots. Los polimorfismos de un solo nucleótido en estrecha proximidad física y en LD se consideran parte de la misma región genómica significativamente asociada (Tabla III). Para la variable altura se encontraron en el cromosoma 6 cuarenta y nueve regiones genómicas con 63 marcadores en LD, mientras que en el cromosoma 9 se identificaron ciento cinco regiones y 136 marcadores en LD. En el caso de SPAD se detectaron 145

marcadores en LD distribuidos en distintas cromosomas. Para peso seco de hoja se encontraron 186 marcadores en LD de un total de 273 SNP. En el ancho de hoja se identificaron marcadores en LD para el cromosoma 1, 2 y 7. Para ATH se detectaron 134 marcadores en LD de un total de 223 SNP, y por último para largo de estoma se identificaron marcadores en LD en cromosoma 1 y 9. En varios casos, uno o más SNP se asociaron significativamente a más de un carácter, un fenómeno que podría deberse a pleiotropía o diferentes genes causales en LD coincidiendo en algunos casos con más de una variable (Tabla 4), mostrando en cada caso cómo afectan los SNP en cada carácter a través de la proporción de su efecto. Se encontraron un total de 108 SNP/regiones genómicas en pleiotropía, las cuales se superpusieron con un total de 229 QTL informados previamente para caracteres tales como altura de planta, ancho de hoja, área total de hoja, contenido de clorofila en hoja, días a floración, largo de hoja, peso seco de hoja y tasa de aparición de hoja (Tabla IV).

Tabla 3: Resumen de SNP significativos para los caracteres analizados en conjunto

<i>Variable</i>	<i>FDR</i>	<i>p-value</i>	<i>Cromosoma</i>	<i>Rango R<sup>2</sup></i>	<i>Nº marcadores</i>
<i>AFE</i>	0.06	1.33E-06	2-5-8	[0.107-0.131]	3
<i>AH</i>	0.09	2.15E-05	1-2-3-4-5-6-7-8-10	[0.060-0.112]	31
<i>ALT</i>	0.00001	2.99E-08	6-9	[0.115-0.346]	290
<i>ATH</i>	0.09	1.56E-04	1 al 10	[0.049-0.114]	223
<i>DAF</i>	0.003	2.42E-08	1	[0.124-0.124]	1
<i>LE</i>	0.08	1.48E-04	1-2-3-5-6-8-9	[0.052-0.135]	233
<i>PSH</i>	0.05	5.19E-05	1 al 10	[0.051-0.122]	273
<i>SPAD</i>	0.06	1.19E-04	1 al 10	[0.052-0.125]	243

ALT: Altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja; LE: largo de estoma; ATH: área total de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; DAF: días a floración.

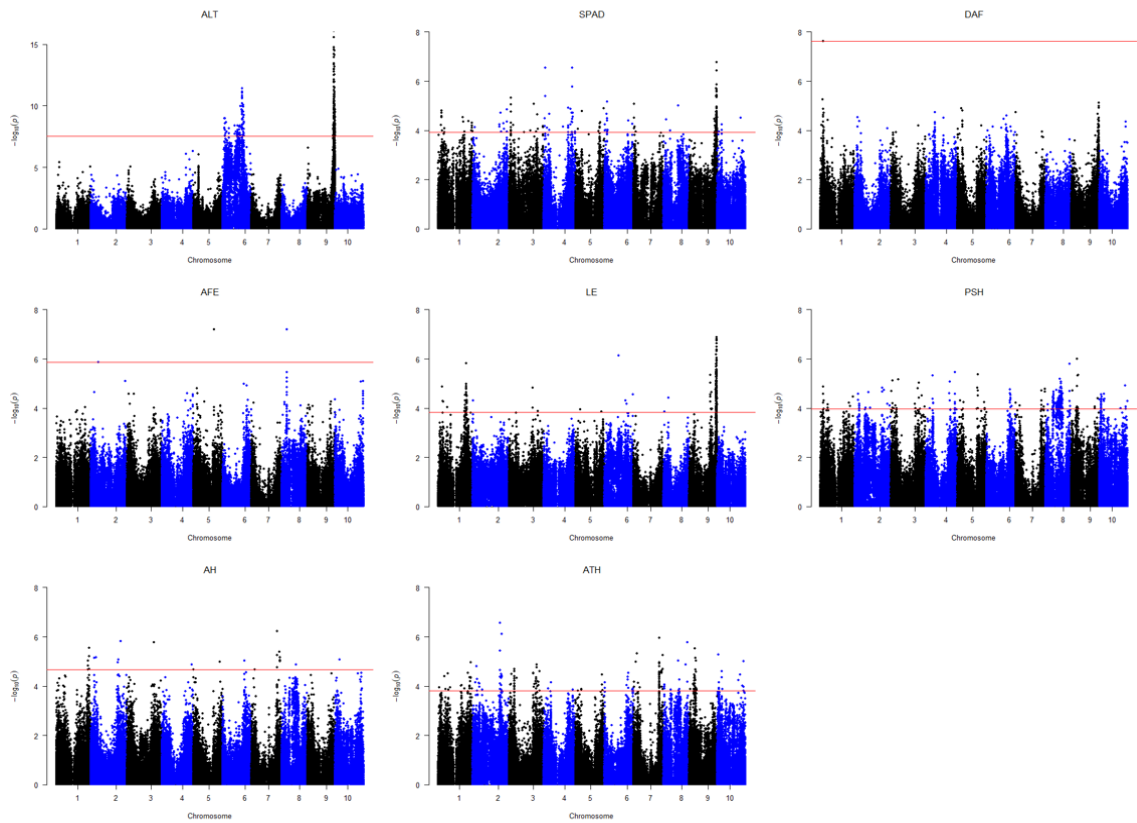


Figura 8: Manhattan plots del estudio de asociación de todo el genoma para los ocho caracteres significativos. ALT: Altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja; LE: largo de estoma; ATH: área total de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; DAF: días a floración. La línea roja horizontal indica el umbral de importancia basado en la tasa de detección falsa. Cada polimorfismo de un solo nucleótido está representado por un punto.

Tabla 4: Resumen de SNP y/o regiones que se encuentran para más de una variable. Valores de efectos como proporción del rango de variación en cada variable

Variable	Cromosoma	Posición (inicial-final)	SNP	Signo(+/-)	Efecto 1	Efecto 2	Efecto 3
PSH-ATH	1	63827179	S1_63827179	(-)	PSH: -9.80	ATH:-9.74	
		70034731	S1_70034731	(-)	PSH: -9.68	ATH:-9.58	
ATH-AH		68548902	S1_68548902	(-)	ATH:-11.74	AH:-12.28	
		70038442	S1_70038442	(-)	ATH:-10.43	AH:-11.19	
PSH-ATH-AH	2	7997952	S2_7997952	(+)	PSH: 13.57	ATH:13.01	AH:13.04
PSH-ATH		9687265	S2_9687265	(+)	PSH: 10.50	ATH:9.95	
	3	62291719	S2_62291719	(+)	PSH: 14.20	ATH:15.37	
		3513440	S3_3513440	(+)	PSH: 17.25	ATH:14.06	
		5679246	S3_5679246	(-)	PSH: -19.04	ATH:-19.06	
		(11887666-11887697)	S3_11887666	(+)	PSH: 14.29	ATH:14.64	
			S3_11887697	(+)	PSH: 14.29	ATH:14.64	
		15940162	S3_15940162	(+)	PSH: 13.41	ATH:11.3	
	(60206773-60206774)	57873028	S3_57873028	(-)	PSH: -17.35	ATH:-15.15	
			S3_60206773	(+)	PSH: 14.89	ATH:13.07	

			S3_60206774	(-)	PSH: -14.90	ATH:-13.07	
		60207160	S3_60207160	(-)	PSH: -14.90	ATH:-12.48	
		62746406	S3_62746406	(-)	PSH: -19.24	ATH:-18.12	
		65677741	S3_65677741	(+)	PSH: 12.48	ATH:11.79	
ATH-AH		58178902	S3_58178902	(-)	ATH:-16.88	AH:-19.16	
PSH-ATH	4	(62289745-62289768)	S4_62289745	(+)	PSH: 16.19	ATH:14.27	
			S4_62289766	(+)	PSH: 16.19	ATH:14.27	
			S4_62289768	(-)	PSH: -16.18	ATH:-14.27	
	5	5814957	S5_5814957	(-)	PSH: -24.62	ATH:-21.41	
		12518749	S5_12518749	(+)	PSH: 11.93	ATH:10.94	
		57298922	S5_57298922	(-)	PSH: -14.22	ATH:-13.69	
		58586762	S5_58586762	(+)	PSH: 14.93	ATH:13.58	
ATH-AH		56602510	S5_56602510	(-)	ATH:-19.1	AH:-20.76	
PSH-ATH	6	49879870	S6_49879870	(-)	PSH: -15.74	ATH:-14.76	
		50009545	S6_50009545	(+)	PSH: 12.28	ATH:10.92	
		50675607	S6_50675607	(+)	PSH: 11.53	ATH:11.09	
		50717576	S6_50717576	(-)	PSH: -13.82	ATH:-11.76	
ALT-SPAD		5555135	S6_5555135	(+)/(-)	ALT:15.16	SPAD:-8.87	
PSH-ATH	7	9680495	S7_9680495	(-)	PSH: -10.76	ATH:-10.1	
		55890540	S7_55890540	(+)	PSH: 13.53	ATH:14.1	
		(55891819-55891832)	S7_55891819	(+)	PSH: 12.02	ATH:11.48	
			S7_55891831	(+)	PSH: 12.02	ATH:11.48	
			S7_55891832	(-)	PSH: -12.01	ATH:-11.47	
		62812059	S7_62812059	(+)	PSH: 14.53	ATH:13.43	
		62832976	S7_62832976	(-)	PSH: -12.29	ATH:-12.32	
ATH-AH		59896609	S7_59896609	(-)	ATH:-20.27	AH:-23.36	
		(60583993-60584024)	S7_60583993	(-)	ATH:-12.29	AH:-12.46	
			S7_60584015	(+)	ATH:12.37	AH:12.85	
			S7_60584024	(+)	ATH:12.19	AH:12.35	
PSH-ATH	8	34297094	S8_34297094	(-)	PSH: -17.59	ATH:-16.26	
		51261362	S8_51261362	(+)	PSH: 26.93	ATH:25.06	
	9	(1880179-1880216)	S9_1880179	(-)	PSH: -13.69	ATH:-11.41	
			S9_1880216	(+)	PSH: 13.69	ATH:11.4	
		11730470	S9_11730470	(+)	PSH: 11.83	ATH:10.52	
		11814280	S9_11814280	(-)	PSH: -14.50	ATH:-12.55	
		12628817	S9_12628817	(+)	PSH: 14.38	ATH:13.04	
		14210072	S9_14210072	(-)	PSH: -16.59	ATH:-14.93	
		14622630	S9_14622630	(-)	PSH: -15.14	ATH:-15.38	
ALT-SPAD-LE		57688381	S9_57688381	(+)/(-)/(-)	ALT:20.07	SPAD:-8.67	LE:-11.12
		57812562	S9_57812562	(-)/(-)/(+)	ALT:-14.85	SPAD:9.94	LE:9.41
		57816733	S9_57816733	(- )/(+)/(+)	ALT:-16.36	SPAD:8.21	LE:9.72
		57828470	S9_57828470	(+)/(-)/(-)	ALT:19.89	SPAD:-7.96	LE:-10.88
		57916680	S9_57916680	(+)/(-)/(-)	ALT:14.69	SPAD:-7.38	LE:-8.8
		57975385	S9_57975385	(+)/(-)/(-)	ALT:15.56	SPAD:-7.75	LE:-11.47

ALT-LE

(57983074-57983092)	S9_57983074	(+)/(-)/(-)	ALT:-15.84	SPAD:8.32	LE:11.3
	S9_57983092	(-) )/(+)/(+)	ALT:15.84	SPAD:-8.32	LE:-11.3
(58005175-58005178)	S9_58005175	(-) )/(+)/(+)	ALT:-14.37	SPAD:8.13	LE:10.85
	S9_58005176	(+)/(-)/(-)	ALT:14.31	SPAD:-8.1	LE:-10.94
	S9_58005177	(-) )/(+)/(+)	ALT:-14.32	SPAD:8.1	LE:10.94
	S9_58005178	(+)/(-)/(-)	ALT:14.31	SPAD:-8.1	LE:-10.94
58085686	S9_58085686	(-) )/(+)/(+)	ALT:-15.27	SPAD:7.52	LE:9.94
58123978	S9_58123978	(+)/(-)/(-)	ALT:14.47	SPAD:-8.25	LE:-9.92
(58241455-58241944)	S9_58241455	(-) )/(+)/(+)	ALT:-13.7	SPAD:7.35	LE:10.16
	S9_58241473	(-) )/(+)/(+)	ALT:-13.7	SPAD:7.35	LE:10.16
	S9_58241944	(+)/(-)/(-)	ALT:13.8	SPAD:-7.58	LE:-9.59
58433323	S9_58433323	(+)/(-)/(-)	ALT:14.59	SPAD:-8.99	LE:-9.21
58690753	S9_58690753	(-) )/(+)/(+)	ALT:-14.04	SPAD:8.71	LE:9.42
59010379	S9_59010379	(-) )/(+)/(+)	ALT:-16.12	SPAD:9.86	LE:12.13
59025216	S9_59025216	(+)/(-)/(-)	ALT:15.13	SPAD:-9.79	LE:-10.76
59027801	S9_59027801	(-) )/(+)/(+)	ALT:-17.6	SPAD:12.47	LE:10.65
59369385	S9_59369385	(+)/(-)/(-)	ALT:12.69	SPAD:-7.93	LE:-8.78
56918857	S9_56918857	(-)/(+)	ALT:-18.57	LE:10.11	
(57168549-57175732)	S9_57168549	(-)/(+)	ALT:-15.98	LE:10.31	
	S9_57169734	(+)/(-)	ALT:16.65	LE:-10.44	
	S9_57169736	(-)/(+)	ALT:-16.65	LE:10.44	
	S9_57169738	(+)/(-)	ALT:16.7	LE:-10.42	
	S9_57169739	(-)/(+)	ALT:-16.65	LE:10.44	
	S9_57169740	(-)/(+)	ALT:-16.65	LE:10.44	
	S9_57169768	(+)/(-)	ALT:17.43	LE:-10.43	
	S9_57175732	(-)/(+)	ALT:-15.99	LE:9.97	
57185867	S9_57185867	(+)/(-)	ALT:19.2	LE:-13.31	
(57222599-57223079)	S9_57222599	(-)/(+)	ALT:-21.19	LE:9.98	
	S9_57223079	(-)/(+)	ALT:-18.24	LE:10.67	
57231983	S9_57231983	(+)/(-)	ALT:18.08	LE:-11.81	
(57231987-57240634)	S9_57231987	(-)/(+)	ALT:-19.27	LE:10.13	
	S9_57236778	(-)/(+)	ALT:-18.67	LE:10.23	
	S9_57236791	(-)/(+)	ALT:-19.24	LE:10.35	
	S9_57240634	(-)/(+)	ALT:-19.36	LE:9.72	
57241084	S9_57241084	(+)/(-)	ALT:18.66	LE:-13.08	
57241116	S9_57241116	(-)/(+)	ALT:-16.75	LE:9.24	
57272115	S9_57272115	(+)/(-)	ALT:18.82	LE:-10.39	
57272294	S9_57272294	(+)/(-)	ALT:16.93	LE:-10.58	
57272296	S9_57272296	(-)/(+)	ALT:-19.22	LE:9.95	
57383556	S9_57383556	(-)/(+)	ALT:-18.11	LE:9.29	

SPAD-LE

ALT-SPAD

(57605944-57606285)	S9_57605944	(+)/(-)	ALT:14.41	LE:-8.67
	S9_57606285	(-)/(+)	ALT:-15.79	LE:9.96
(57702399-57702406)	S9_57702399	(+)/(-)	ALT:15.64	LE:-10.95
	S9_57702406	(+)/(-)	ALT:15.64	LE:-10.95
57782968	S9_57782968	(+)/(-)	ALT:17.15	LE:-9.01
(57793559-57793560)	S9_57793559	(+)/(-)	ALT:18.97	LE:-11.25
	S9_57793560	(-)/(+)	ALT:-18.97	LE:11.25
(57858797-57869220)	S9_57858797	(-)/(+)	ALT:-16.59	LE:10.24
	S9_57869220	(-)/(+)	ALT:-15.33	LE:9.21
57962910	S9_57962910	(-)/(+)	ALT:-15.77	LE:10.41
58045040	S9_58045040	(-)/(+)	ALT:-18.38	LE:11.64
58331590	S9_58331590	(+)/(-)	ALT:13.23	LE:-9.36
58341355	S9_58341355	(-)/(+)	ALT:-15.13	LE:10.42
58432544	S9_58432544	(+)/(-)	ALT:13.41	LE:-9.73
58539830	S9_58539830	(-)/(+)	ALT:-16.57	LE:11.71
(58766762-58778466)	S9_58766762	(+)/(-)	ALT:13.34	LE:-11.38
	S9_58773454	(-)/(+)	ALT:-16.49	LE:10.78
	S9_58778466	(-)/(+)	ALT:-13.35	LE:9.69
58788293	S9_58788293	(+)/(-)	ALT:25.64	LE:-17.76
(58790930-58792107)	S9_58790930	(-)/(+)	ALT:-12.19	LE:9.06
	S9_58792107	(-)/(+)	ALT:-17.51	LE:11.55
58927171	S9_58927171	(+)/(-)	ALT:14.76	LE:-9.38
59025883	S9_59025883	(+)/(-)	ALT:15.55	LE:-12.93
59030912	S9_59030912	(-)/(+)	ALT:-12.8	LE:9.04
57697023	S9_57697023	(+)	SPAD:9.72	LE:10.55
57827956	S9_57827956	(-)	SPAD:-9.1	LE:-10.67
57983575	S9_57983575	(+)	SPAD:9.08	LE:10.37
(58419483-58419663)	S9_58419483	(-)	SPAD:-7.49	LE:-9.87
	S9_58419663	(-)	SPAD:-7.35	LE:-10.79
58445767	S9_58445767	(+)	SPAD:8.22	LE:11.52
58889403	S9_58889403	(-)	SPAD:-7.08	LE:-9.13
(58939522-58944727)	S9_58939522	(+)	SPAD:7.92	LE:9.76
	S9_58939568	(+)	SPAD:10.05	LE:10.6
	S9_58943363	(+)	SPAD:9.06	LE:10.54
	S9_58944727	(-)	SPAD:-7.23	LE:-8.62
56152890	S9_56152890	(-)/(+)	ALT:-14.05	SPAD:7.97
57812797	S9_57812797	(-)/(+)	ALT:-16.87	SPAD:9.81
57905790	S9_57905790	(-)/(+)	ALT:-15.41	SPAD:8.88
58005289	S9_58005289	(-)/(+)	ALT:-16.31	SPAD:10.35
(58023378-58023385)	S9_58023378	(+)/(-)	ALT:16.41	SPAD:-9.7
	S9_58023385	(+)/(-)	ALT:16.41	SPAD:-9.7
58078439	S9_58078439	(-)/(+)	ALT:-13.68	SPAD:8.95
58100825	S9_58100825	(-)/(+)	ALT:-14.22	SPAD:8.83
58432570	S9_58432570	(+)/(-)	ALT:15.51	SPAD:-9.2

<i>PSH-ATH-AH</i>	10	10131550	S10_10131550	(+)	PSH: 14.98	ATH:14.05	AH:14.3
<i>PSH-ATH</i>		11551440	S10_11551440	(+)	PSH: 15.53	ATH:13.54	
		45416517	S10_45416517	(-)	PSH: -41.37	ATH:-39.76	
		(56552757-56552784)	S10_56552757	(-)	PSH: -10.48	ATH:-9.78	
			S10_56552771	(+)	PSH: 10.49	ATH:9.79	
			S10_56552784	(-)	PSH: -10.48	ATH:-9.78	

ALT: altura, PSH: peso seco de hoja, ATH: área total de hoja, AH: ancho de hoja, SPAD: contenido de clorofila en hoja, LE: largo de estoma

## DISCUSIÓN

Existen numerosos estudios de mapeo por asociación para arquitectura de planta, morfología de hoja, contenido de clorofila en hoja y caracteres estomáticos en especies como arroz (Li et al., 2022; Zhao et al., 2011), maíz (Xie et al., 2021; Zhang et al., 2019) y sorgo (Bheemanahalli et al., 2021; Ferguson et al., 2021; Luo et al., 2020; Mantilla Perez et al., 2014; Zhang et al., 2015; Zhao et al., 2016; Zhi et al., 2022).

La altura de planta en sorgo se ha estudiado ampliamente, utilizando tanto mapeo de QTL como mapeo por asociación. Este carácter está determinado por cuatro loci genómicos principales, conocidos como loci de enanismo (*Dw1-Dw4*) (Quinby & Karper, 1953), y se ha reportado recientemente un quinto locus de enanismo (*Dw5*) (Chen et al., 2019). En el caso de *Dw1*, *Dw2* y *Dw3* se han mapeado en el cromosoma 9 (Brown et al., 2008), 6 (Nagaraja Reddy et al., 2013; Zou et al., 2012) y 7 (Multani et al., 2003), respectivamente. En otros estudios se detectaron fuertes señales de asociación entre *Dw1* y *Dw2* en los cromosomas 9 y 6 en estudios de mapeo realizados en el panel de asociación de sorgo (Morris et al., 2013; Zhang et al., 2015). *Dw4* se ha mapeado en el cromosoma 4 (Li et al., 2015) pero no se ha identificado el gen de este locus.

En nuestro estudio, se encontraron asociaciones en los cromosomas 6 y 9 para altura de planta, coincidiendo con estudios previos utilizando el panel de asociación (Breitzman et al., 2019; Luo et al., 2020; Morris et al., 2013; Zhang et al., 2015; Zhao et al., 2016). En estos dos cromosomas se encuentran muchos marcadores significativos y en LD, esto muestra que son regiones muy influenciadas por el proceso de domesticación y adaptación del cultivo. Morris et al. (2013) caracterizó la distribución geográfica de los SNP de interés, identificando los tres loci de altura principales con distribuciones alélicas en África y Asia, seleccionados de la variación permanente en las razas locales durra (*dw1*, *dw2*, *dw4*) y kafir (*dw3*).

El tiempo de floración, al igual que la altura de la planta son caracteres con una importancia alta y recurrente en la domesticación de las plantas y la mejora de cultivos, que normalmente muestran una correlación significativa entre sí (Brown et al., 2006; Lin et al., 1995). En nuestro estudio se detectó un SNP significativo en el cromosoma 1, en coincidencia con algunos autores (Gelli et al., 2016; Mantilla Perez et al., 2014; Zhang et al., 2015; Zhao et al., 2016).

El tamaño de la hoja es importante para el desarrollo del área foliar, lo que influye en la fotosíntesis, transpiración y rendimiento (Duncan et al., 1967; Zhu et al., 2012). Dentro de los componentes de tamaño, el ancho de hoja está estrechamente relacionado con la variación en las propiedades estructurales de la hoja, lo que afecta el ingreso del CO<sub>2</sub> y la eficiencia de transporte de agua (Baird et al., 2021; Evans, 1999). El control genético del ancho de la hoja ha sido investigado en arroz (Tang et al., 2018; Zhao et al., 2011) y maíz (Fu et al., 2019; Zhao et al., 2018). En el caso de sorgo, el estudio del ancho de hoja se limita a pocos estudios (Feltus et al., 2006; Kapanigowda et al., 2014; McCormick et al., 2016; Shehzad & Okuno, 2015), donde solo se detectaron 11 QTL para ancho de hoja. Un estudio reciente de Zhi et al. (2022) detectó 20 SNP significativos. En nuestro estudio se pudieron identificar 31 marcadores significativos, lo que representa nuevas regiones genómicas que controlan el ancho de hoja. Además, se identificaron tres SNP significativos en área foliar específica, en coincidencia con Ferguson et al. (2021).

El contenido de clorofila en hoja es uno de los caracteres relevantes para la fotosíntesis (Thomas & Howarth, 2000), y a su vez está correlacionado con el rendimiento de granos en condiciones normales y de sequía en sorgo (Harris et al., 2007; Xu et al., 2000). En nuestro estudio encontramos alrededor de 240 SNP significativos distribuidos en todos los cromosomas para este carácter, en coincidencia con algunos autores (Fiedler et al., 2014; Gelli et al., 2016, 2017; Sukumaran et al., 2016).

En algunos casos se encontraron uno o más marcadores que se asociaron significativamente con más de un carácter. Para ALT y SPAD se identificaron los mismos SNP significativos en los cromosomas 6 y 9. A su vez, se detectaron asociaciones con los mismos marcadores para más de un carácter morfológico de hoja (PSH-ATH). Además de estas asociaciones, se detectaron otras entre altura y caracteres estomáticos, y entre estos últimos y contenido de clorofila en hoja. Este fenómeno podría deberse a efectos pleiotrópicos o que están relacionados físicamente (desequilibrio de ligamiento) (Morris et al., 2013; Zhang et al., 2015). Varios

estudios han reportado pleiotropía tanto en caracteres de arquitectura de planta (Mural et al., 2021; Zhao et al., 2016), como para caracteres de intercambio de gases y fluorescencia de clorofila (Ortiz et al., 2017).

Los marcadores significativos del mapeo por asociación se compararon con información de 225 QTL previamente identificados en caracteres de interés en nuestro estudio (Tabla IV) (Mace et al., 2019). Estos QTL fueron relevados por varios autores mediante mapeos de ligamiento tradicional y mapeo por asociación, utilizando poblaciones biparentales, como así también el panel de asociación utilizado para este estudio (Boyles et al., 2017; Zhang et al., 2015; Zhao et al., 2016). Se han reportado QTL principalmente para altura y días a floración y en menor medida se han encontrado para ancho y largo de hoja, peso seco de hoja, tasa de aparición de hojas y contenido de clorofila. El gran número de SNP/regiones genómicas significativas que explican pequeños porcentajes de la variación fenotípica ( $R^2$ ) son consistentes con la arquitectura genética compleja de los caracteres medidos. Debido a esto, se priorizaron los marcadores de este estudio que presentaron pleiotropía y que tuvieran una localización coincidente con QTL informados anteriormente.

Se detectaron dos SNP asociados con PSH, ATH y AH. De ellos, uno en el cromosoma 2 (*S2\_7997952*) que se superpuso con un QTL informado anteriormente para días a floración (Sangma Bangbol, 2013), y otro en el cromosoma 10 (*S10\_10131550*) el cual se superpuso con QTL informados para altura de planta (Hart et al., 2001; Liu et al., 2019; Pereira & Lee, 1995; Shiringani & Friedt, 2011) y días a floración (Felderhoff et al., 2012; Liu et al., 2019; Mocoour et al., 2015; Nagaraja Reddy et al., 2013; Phuong et al., 2013).

Treinta y ocho SNP/regiones genómicas se detectaron asociados a PSH y ATH en todos los cromosomas. Dos de ellos en el cromosoma 1 (*S1\_63827179*, *S1\_70034731*) superponiéndose con QTL informados para largo de hoja (Shehzad & Okuno, 2015), altura de planta (Boyles et al., 2017; Feltus et al., 2006; Hart et al., 2001; Lin et al., 1995; Mocoour et al., 2015; Rami et al., 1998; Wang et al., 2016; Wang et al., 2014) y días a floración (Nagaraja Reddy et al., 2013). En el cromosoma 2 se detectó una región que se superpuso con QTL informados para altura (Liu et al., 2019; Shiringani & Friedt, 2011) y días a floración (Liu et al., 2019; Sukumaran et al., 2016), y un SNP (*S2\_9687265*) que fue previamente informado para ancho de hoja (Feltus et al., 2006). Por otro lado, en el cromosoma 3 se encontró un SNP (*S3\_3513440*) que se superpuso con QTL informados para largo de hoja (Shehzad & Okuno, 2015), altura (Feltus et

al., 2006) y días a floración (Srinivas et al., 2009), otro (*S3\_5679246*) identificado previamente para altura (Hart et al., 2001; Phuong et al., 2013), y otro que se superpone con QTL informados para contenido de clorofila en hoja (Sukumaran et al., 2016) y altura (Ritter et al., 2008). Se encontraron dos regiones más para este cromosoma, que se informaron anteriormente en QTL para altura (Phuong et al., 2013; Shiringani & Friedt, 2011) y DAF (Mace et al., 2013; Sangma Bangbol, 2013). Además, se encontraron dos regiones genómicas que previamente fueron informadas por QTL para ancho de hoja (Shehzad & Okuno, 2015) y altura (Bai et al., 2017; Lin et al., 1995). Los SNP *S3\_62746406* y *S3\_65677741* se identificaron con QTL informados para ancho de hoja (Shehzad & Okuno, 2015), altura de planta (Bai et al., 2017; Phuong et al., 2013; Wang et al., 2014) y DAF (Feltus et al., 2006; Guindo et al., 2019; Mace et al., 2013; Sangma Bangbol, 2013; Shiringani et al., 2010). En el cromosoma 4 se encontró una región que se superpuso con QTL informados para ATH, LH y AH (McCormick et al., 2016), mientras que en el cromosoma 5 se detectaron cuatro SNP, uno informado previamente por QTL para AH (Shehzad & Okuno, 2015), otros dos (*S5\_57298922* y *S5\_58586762*) informados para DAF (Nagaraja Reddy et al., 2013; Phuong et al., 2013; Srinivas et al., 2009), y un cuarto SNP que previamente se identificó con QTL para contenido de clorofila en hoja (Sukumaran et al., 2016), ALT (Shiringani et al., 2010) y DAF (Wang et al., 2014).

En el cromosoma 6 se identificaron cuatro SNP, tres de ellos se reportaron previamente para AH (McCormick et al., 2016) y ALT (Bai et al., 2017; Pereira & Lee, 1995), y uno (*S6\_49879870*) para AH (McCormick et al., 2016), ALT (Pereira & Lee, 1995) y DAF (Srinivas et al., 2009). Para el cromosoma 7 se identificaron tres regiones que fueron reportados por QTL para ALT (Boyles et al., 2017; Felderhoff et al., 2012; Madhusudhana & Patil, 2013; Mocoour et al., 2015; Nagaraja Reddy et al., 2013; Shehzad & Okuno, 2015; Takai et al., 2012; Wang et al., 2016) y DAF (Guindo et al., 2019; Mace et al., 2013), y dos SNP que previamente se reportaron por QTL para PSH (Kapanigowda et al., 2014), AH (Feltus et al., 2006) y ALT (Feltus et al., 2006). En el cromosoma 8 se detectaron dos SNP (*S8\_34297094* y *S8\_51261362*) que anteriormente, en estudios reportados para QTL, estos se manifestaron en ATH (Mace et al., 2012), LH (Shehzad & Okuno, 2015), ALT (Mocoour et al., 2015; Shehzad & Okuno, 2015; Shiringani et al., 2010) y en DAF (Guindo et al., 2019; Kong et al., 2013; Sangma Bangbol, 2013; Shiringani et al., 2010; Srinivas et al., 2009; Wang et al., 2014).

En el cromosoma 9 se detectaron seis SNP/regiones genómicas, de las cuales, una se superpuso con cuatro QTL informados para PSH (Kapanigowda et al., 2014), ALT (Lin et al., 1995;

Mocoeur et al., 2015) y DAF (Brown et al., 2006), dos SNP (*S9\_11730470* y *S9\_11814280*) que se superpusieron con cuatro QTL informados para DAF (Sukumaran et al., 2016; Wang et al., 2014), y otras tres regiones se informaron previamente con un QTL para ALT (Zhao et al., 2016) y cuatro QTL para DAF (Sukumaran et al., 2016; Wang et al., 2014). Por último, en el cromosoma 10 se encontraron tres regiones que se superpusieron con un QTL informado para tasa de aparición de hoja (Fiedler et al., 2014), un QTL para ATH (Phuong et al., 2013), cuatro para ALT (Kong et al., 2018; Liu et al., 2019; Pereira & Lee, 1995; Shiringani et al., 2010), y catorce QTL para DAF (Bouchet et al., 2017; Crasta et al., 1999; Felderhoff et al., 2012; Kong et al., 2018; Liu et al., 2019; Mace et al., 2013; Mocoeur et al., 2015; Nagaraja Reddy et al., 2013; Phuong et al., 2013; Sangma Bangbol, 2013).

Para los caracteres ATH y AH se encontraron seis SNP en cromosomas 1, 3, 5 y 7. De ellos, dos SNP en el cromosoma 1 se superpusieron con un QTL para LH (Shehzad & Okuno, 2015) y dos para ALT (Lin et al., 1995; Wang et al., 2014). En el cromosoma 3 un SNP (*S3\_58178902*) fue informado previamente por un QTL para ALT (Ritter et al., 2008), mientras que en el cromosoma 5, el SNP se superpone con tres QTL para DAF (Nagaraja Reddy et al., 2013; Srinivas et al., 2009). Por último, en el cromosoma 7, se encontraron dos regiones, una se solapó con QTL informados para ATH (Kapanigowda et al., 2014), contenido de clorofila en hoja (Gelli et al., 2016), ALT (Madhusudhana & Patil, 2013; Yamaguchi et al., 2016), y DAF (Guindo et al., 2019), mientras que la otra región, además, se solapó con PSH (Kapanigowda et al., 2014).

Se detectaron 17 SNP/regiones asociados a SPAD-ALT-LE en el cromosoma 9, que se superpusieron con 22 QTL informados previamente para ALT (Felderhoff et al., 2012; Guan et al., 2011; Nagaraja Reddy et al., 2013; Pereira & Lee, 1995; Takai et al., 2012; Wang et al., 2016; Wang et al., 2014; Yamaguchi et al., 2016; Zhang et al., 2015; Zhao et al., 2016) y 15 para DAF (Bouchet et al., 2017; Feltus et al., 2006; Hart et al., 2001; Higgins et al., 2014; Kong et al., 2018; Lin et al., 1995; Mace et al., 2013; Nagaraja Reddy et al., 2013; Zhang et al., 2015).

Nueve SNP/regiones genómicas se detectaron para ALT y SPAD. De ellos, un SNP se encontró en el cromosoma 6 (*S6\_5555135*) que se solapó con QTL previamente informados para ATH (Phuong et al., 2013), ALT (Bai et al., 2017; Brown et al., 2006; Felderhoff et al., 2012; Feltus et al., 2006; Zhang et al., 2015) y DAF (Higgins et al., 2014; Zhang et al., 2015), y el resto en el cromosoma 9, de los cuales un SNP (*S9\_56152890*) se superpuso con QTL identificados para

SPAD (Gelli et al., 2016), ALT (Felderhoff et al., 2012; Higgins et al., 2014; Takai et al., 2012; Wang et al., 2014; Zhang et al., 2015), y DAF (Feltus et al., 2006; Lin et al., 1995), y las otras siete regiones, se solaparon con 18 QTL para ALT (Felderhoff et al., 2012; Guan et al., 2011; Nagaraja Reddy et al., 2013; Pereira & Lee, 1995; Takai et al., 2012; Wang et al., 2016; Zhang et al., 2015; Zhao et al., 2016), y cuatro QTL para DAF (Feltus et al., 2006; Lin et al., 1995; Zhang et al., 2015).

Por otro lado, se identificaron veintinueve SNP y regiones para ALT y LE, de las cuales 11 se solaparon con QTL informados anteriormente para SPAD (Gelli et al., 2016), ALT (Boyles et al., 2017; Felderhoff et al., 2012; Higgins et al., 2014; Hilley et al., 2016; Marla et al., 2019; Nagaraja Reddy et al., 2013; Pereira & Lee, 1995; Takai et al., 2012; Upadhyaya et al., 2012; Wang et al., 2016; Wang et al., 2014; Wang et al., 2012; Zhang et al., 2015; Zhao et al., 2016) y DAF (Feltus et al., 2006; Higgins et al., 2014; Lin et al., 1995; Nagaraja Reddy et al., 2013; Zhang et al., 2015), y el resto solo se solapó con QTL para ALT y DAF.

Por último, para las variables SPAD y LE se encontraron siete SNP y regiones que se identificaron previamente con QTL reportados para ALT (Felderhoff et al., 2012; Guan et al., 2011; Higgins et al., 2014; Nagaraja Reddy et al., 2013; Pereira & Lee, 1995; Takai et al., 2012; Wang et al., 2016; Zhang et al., 2015; Zhao et al., 2016), y DAF (Feltus et al., 2006; Higgins et al., 2014; Lin et al., 1995; Marla et al., 2019; Nagaraja Reddy et al., 2013; Zhang et al., 2015).

## CONCLUSIONES

Se utilizó la variabilidad natural del cultivo de sorgo para investigar simultáneamente caracteres de arquitectura de planta, morfología de hoja, contenido de clorofila, caracteres estomáticos y parámetros de fluorescencia de clorofila, algunos de ellos altamente correlacionados. Los resultados de nuestros estudios se compararon con regiones genómicas previamente identificadas a través de mapeo por asociación y estudios de mapeo de QTL en un análisis conjunto de ambos ensayos a campo. Este estudio permitió identificar regiones genómicas con efectos significativos sobre los caracteres bajo estudio. Algunas de estas regiones coinciden con otras previamente informadas por otros autores. Además, se detectaron regiones que controlan más de un carácter, fenómeno que podría deberse a la pleiotropía. Los resultados indicaron asociaciones consistentes para altura de planta, contenido de clorofila en hoja, ancho de hoja y

largo de estoma, lo cual es útil para la selección de genotipos con mayor rendimiento, producción de biomasa y a su vez mayor eficiencia en el uso de agua.

# CAPITULO 3: VALIDACION DE REGIONES GENÓMICAS SIGNIFICATIVAS DEL MAPEO POR ASOCIACIÓN BAJO CONDICIONES CONTROLADAS

## INTRODUCCIÓN

El gran desafío en los estudios de mapeo de asociación es la medición de grandes volúmenes de datos en múltiples genotipos. En algunos casos se utilizan fenotipado de alto caudal, pero para mediciones complejas puede ser conveniente reducir el número de accesiones. Es posible la aplicación de análisis estadísticos para reducir grandes paneles y así mantener la variabilidad genética y molecular del mismo (Miao et al., 2020; Ramalingam et al., 2023).

Las técnicas estadísticas multivariadas permiten el estudio en simultáneo de un grupo de variables cualitativas y/o cuantitativas sobre un conjunto de individuos, estructurados bajo distintos grupos. El análisis factorial múltiple (AFM), desarrollado por Escofier & Pagès (1992), es un método factorial adaptado al tratamiento de tablas de datos en las que un mismo conjunto de individuos se describe a través de varios grupos de variables. Una de las características destacadas de esta técnica en comparación con las tradicionales como el análisis de componentes principales que proporcionan información adicional para su interpretación. En el AFM, la representación de las variables permite realizar las interpretaciones clásicas de correlaciones, y a su vez, observar las proximidades entre los vectores variables de las diferentes tablas. Esta técnica se ha convertido en una metodología con una gran versatilidad para el tratamiento de información de tres dimensiones.

El AFM ha sido utilizado en múltiples estudios, incluyendo estudios de caracterización de germoplasma de especies vegetales. Por ejemplo, mediante esta técnica se evaluaron poblaciones nativas de maíz en distintos ambientes de Argentina, (Zuliani et al., 2012). También se caracterizaron variedades de trigo pan, permitiendo identificar las variables más sensibles a los cambios ambientales y las variedades más afectadas por los ambientes estudiados (Vitelleschi & Chavasa, 2015). A su vez, Del Medico (2019) evaluó mediante AFM 18 familias de tomates, conformando grupos y determinando las variables con mayor o menor heredabilidad. Por otro lado, el AFM permitió percibir las diferencias entre plantas de banana

según su ambiente de crecimiento inicial (Del Medico et al., 2018). En cuanto a sorgo no existe evidencia o registros de haber utilizado esta técnica.

Es necesario realizar una validación de resultados de mapeo por asociación en diferentes ambientes y/o fondos genéticos antes de ser usados para la selección asistida por marcadores, para descartar principalmente errores estadísticos (Langridge et al., 2001). Las validaciones pueden realizarse, por ejemplo, utilizando la misma población en diferentes ambientes e identificar si se encuentran los mismos QTL para los caracteres que se evalúan. Otra forma es evaluar QTL que se encuentren en distintas poblaciones que hayan sido evaluados previamente.

En el presente estudio se desarrolló una versión reducida del panel de asociación de sorgo a partir de un subconjunto representativo de líneas diversas. El objetivo fue desarrollar un subconjunto que mantenga la variabilidad genética de la colección y sirva para validar resultados en estudios controlados con una menor cantidad de accesiones. La versión reducida del panel se evaluó en invernadero para validar el efecto genético de los SNP significativos encontrados en el mapeo por asociación descrito en el capítulo 2.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### AFM

#### Materiales

Para este estudio se utilizaron los datos recolectados de los dos ensayos a campo realizados en las campañas 2018/2019 (Año 1) y 2019/2020 (Año 2), en la Estación Experimental Agropecuaria de INTA Manfredi (31°49'S, 63°46'O). Se evaluaron 300 genotipos del Panel de Asociación de Sorgo (Casa et al., 2008), teniendo en cuenta las siguientes variables cuantitativas: altura de planta (ALT), contenido de clorofila en hoja (SPAD), área foliar específica (AFE), densidad estomática (DE) y eficiencia de energía capturada por PSII ( $F_v/F_m$ ).

#### Métodos

Para el análisis de datos, se aplicó un análisis de tres vías a ambos años de ensayo. El AFM desarrollado por Escofier y Pàges (Escofier & Pagès, 1992), es un método de análisis de datos multivariados para resumir y visualizar una tabla de datos compleja en la que un mismo conjunto de individuos se describen a través de un conjunto de variables, que son evaluados en diferentes condiciones, momentos en el tiempo o lugares. Las variables pueden ser cualitativas

o cuantitativas, y el número de variables en cada grupo puede diferir, con la restricción de que la naturaleza de estas variables sea la misma dentro de cada grupo.

Cuando las variables son cuantitativas como en este estudio, la metodología del AFM se basa en el Análisis de Componentes Principales (ACP), y consta de dos etapas (Pagès, 2004):

- a) Etapa preliminar: cada grupo de variables se analiza por separado a través de un ACP aplicado en cada  $K$  matrices de datos estandarizados de orden  $n \times p$ , y se retiene el primer autovalor de cada una de ellas y es denotado como  $(k=1 \dots, K) \lambda^1_k$  (Figura 9).
- b) Etapa principal (análisis global): realiza un ACP de la tabla de datos completa, que resulta de yuxtaponer todas las sub matrices ponderadas por el inverso del primer autovalor obtenido en el ACP de la etapa preliminar (Figura 10). Con esta ponderación se preserva la estructura de cada grupo, ningún grupo puede por sí mismo generar la primera dimensión global, y se consigue equilibrar la influencia de los grupos, ya que la inercia máxima de cada una de las nubes de individuos definida por los distintos grupos vale uno en cualquier dirección.

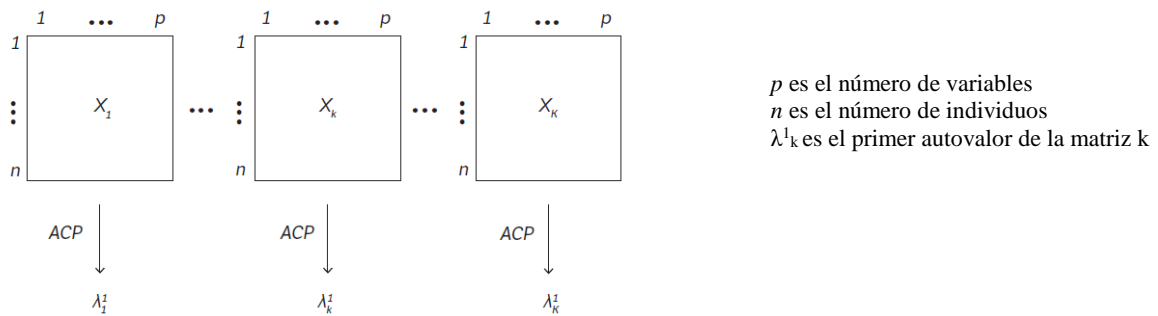


Figura 9: Primera etapa del análisis factorial múltiple (AFM) (adaptado de Vitelleschi & Chavasa 2015)

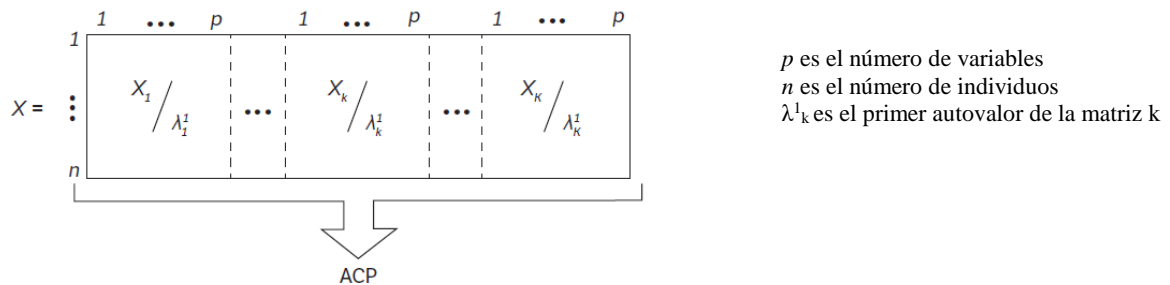


Figura 10: Segunda etapa del análisis factorial múltiple (AFM) (adaptado de Vitelleschi & Chavasa 2015)

El objetivo principal de la técnica de AFM es destacar y analizar la principal variabilidad de los individuos, equilibrándose por los distintos grupos de variables. Además de proporcionar los resultados clásicos de ACP, el AFM permite calcular la medida global de la relación entre los grupos, basados en los coeficientes RV y Lg (Abdi, 2007).

El coeficiente RV (Abdi, 2007) permite cuantificar la asociación entre dos tablas y toma valores entre cero y uno. Cuanto más próximo a uno, más similares son las estructuras. Mientras que, si es igual a cero significa que no existe relación entre las variables de los dos grupos considerados. El coeficiente Lg (Escofier & Pagès, 1992), mide la dimensionalidad de cada grupo. Este coeficiente toma valor cero cuando no existe relación entre los grupos, es decir, que es más grande cuanto más multidimensionales sean las tablas analizadas y presentan mayor cantidad de dimensiones comunes y próximas a las direcciones de inercia más importante de cada tabla.

Con los resultados del AFM se pasan a construir los índices de selección. Se tomaron las primeras tres dimensiones. De cada dimensión se tomó la variable con mayor valor absoluto y se lo multiplico por  $2/3$ , se mantuvieron para la construcción del índice aquellas variables con valores mayores o iguales a los  $2/3$  del máximo, que se multiplican por la proporción de la variancia explicada por cada dimensión, y se obtiene un índice final para cada individuo. Luego de la construcción de los índices se ordenaron a los individuos según dicho índice y se separó en cuatro grupos de acuerdo a los cuartiles, es decir, que se calculó el cuartil 1, la mediana y el cuartil 3, y con estos valores se establecieron los tres puntos de corte. Por último, se seleccionó de manera aleatoria a los individuos en cada uno de los cuatro grupos. La cantidad de individuos que se seleccionaron fueron iguales en los cuatro grupos, ya que cada uno representó el 25% de los datos.

Se tuvieron en cuenta, además, las subpoblaciones genotípicas (Q1, Q2, Q3, Q4 y Q5), determinadas para el panel de asociación de sorgo por Mantilla Perez et al. (2014) para añadir a las salidas del AFM como una variable suplementaria donde se determinaron las ubicaciones de cada subpoblación sobre el gráfico de dos dimensiones. Para cada subpoblación se determinó un valor para cada dimensión tomando los autovalores de cada variable y multiplicándolo por el valor promedio de la variable. De esta manera se obtuvo una versión reducida del panel de asociación con 150 genotipos.

Todos los análisis se realizaron a través del software R (R Core Team, 2022), con los paquetes FactoMineR, factoextra y ggplot2.

## Ensayo en invernadero

### Material Vegetal

Se utilizaron 150 genotipos del Panel de Asociación de sorgo (Casa et al., 2008) que fueron seleccionados a partir del AFM, para realizar un ensayo en invernadero, manteniendo la variabilidad fenotípica.

### Diseño Experimental

Los genotipos se dispusieron en un diseño  $\alpha$ -látice en tres repeticiones. Se dividieron dentro del panel en bajos y altos y se colocaron de tal forma que todos recibieran las mismas condiciones de crecimiento.

### Condiciones de crecimiento

En enero de 2021 se realizó la siembra de los genotipos en bandejas de germinación en el invernadero de la Estación Experimental Agropecuaria de INTA Manfredi (31°49'S, 63°46'O). Cuando las plantas llegaron al estado de tres hojas se trasplantaron a macetas de 5 litros en sustrato GrowMix® Multipro compuesto principalmente por turba, compost y perlita, y se fertilizaron con Hydrocomplex, un fertilizante NPK (Mg-S) 12-8-16 (3-25), con micronutrientes, libre de cloruros. Se aplicaron 6 gramos de fertilizante en cada maceta cada 10 días aproximadamente. Los riegos se realizaron a medida que fuera necesario. El invernadero estaba acondicionado para un buen crecimiento de las plantas con luz natural, se controló la temperatura con dos Datalogger iButton, manejando temperaturas medias de 23 °C, con temperaturas mínimas de 16.3°C y máximas de 28°C, la humedad se controló a través de un registrador de humedad Rh USB UNI-T UT330B, con una humedad promedio de 77% con mínimas de 40.4% y máximas de 99.3%.

## Mediciones fenotípicas

Para este estudio se realizaron las mismas mediciones que en estudios anteriores a campo como ALT, SPAD, DAF, ATH, LH, AH, AE, LE, TE, NE, DE, AFE, TAH, y NH (Ver descripción en capítulo 1). Se tomaron mediciones de eficiencia de energía capturada por fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) y rendimiento cuántico efectivo de PSII ( $\Phi_{PSII}$ ) con un analizador portátil LI-COR 6400 XT. Además de estas, se llevaron a cabo alrededor de floración dos mediciones de conductancia estomática (CE,  $\text{mmol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) de hoja usando la técnica de estado estacionario con un porómetro portátil SC-1, midiendo la presión y el flujo de vapor sobre la superficie de la hoja.

## Análisis estadístico

Se utilizaron los programas Infostat y R (Di Rienzo et al., 2011; R Core Team, 2022) para los análisis estadísticos.

Para el análisis univariado se estimaron las estadísticas descriptivas para cada variable, calculando los coeficientes de variación, teniendo en cuenta el desvío estándar y su media aritmética, y se determinaron los coeficientes de correlación de Spearman.

## Validación de marcadores

### Selección de marcadores

Con el objetivo de desarrollar un subconjunto que mantenga la variabilidad genética de la colección y sirva para validar resultados en estudios controlados con una menor cantidad de accesiones se utilizaron los resultados del ensayo en invernadero para validar las regiones significativas encontradas en el mapeo por asociación (capítulo 2). Para esto, se realizó una selección de los marcadores significativos del análisis conjunto de los dos ensayos a campo y se tomaron aquellos marcadores que explicaban la mayor significancia de cada variable por mapeo. Se realizó un análisis de varianza teniendo en cuenta los alelos de cada marcador y los valores fenotípicos del ensayo de invernadero, para luego determinar la significancia de cada uno de los marcadores seleccionados y validarlos en el ensayo reducido de invernadero. En algunos casos estos marcadores coinciden para más de una variable. A continuación, se muestra una lista de los marcadores seleccionados (Tabla 5).

Tabla 5: Lista de marcadores seleccionados para ser analizados y validados

<i>Cromosoma</i>	<i>Marcador</i>	<i>Variable</i>
1	S1_60509063	LE
1	S1_57017608	LE
1	S1_8578512	LE
1	S1_9013291	LE
1	S1_6693744	DAF
2	S2_58755389	ATH
2	S2_62291719	ATH
2	S2_7997952	ATH
2	S2_58910932	ATH
2	S2_63998893	AH
2	S2_16228028	AFE
3	S3_58178902	AH
4	S4_62293592	PSH
4	S4_12498059	SPAD
4	S4_3271214	SPAD
4	S4_61452326	SPAD
5	S5_44333784	AFE
6	S6_44959724	ALT
6	S6_42736415	ALT
6	S6_42744899	ALT
6	S6_44944493	ALT
6	S6_45401242	ALT
6	S6_39106643	ALT
6	S6_5942316	SPAD
6	S6_4692378	SPAD
6	S6_60280593	SPAD
6	S6_5744754	SPAD
7	S7_55192577	AH-ATH
7	S7_59896609	AH
8	S8_51261362	PSH-ATH
8	S8_31108429	PSH
8	S8_29210058	PSH
8	S8_53189850	PSH
8	S8_11439782	AFE
9	S9_57222599	ALT-LE
9	S9_57236778	ALT-LE
9	S9_57975385	ALT-LE
9	S9_57858797	ALT-LE-SPAD
9	S9_58353411	LE
9	S9_59025883	LE
9	S9_11730470	PSH
9	S9_58655768	SPAD
9	S9_58085791	SPAD-ALT
9	S9_59027801	SPAD

9	S9_14210072	PSH
9	S9_57175732	ALT
9	S9_58005176	ALT-LE
9	S9_57231987	ALT

ALT: altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja; ATH: área total de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; LE: largo de estoma; AFE: área foliar específica.

## Análisis estadístico

Luego de comprobar los supuestos de normalidad, homogeneidad e independencia de los errores, se realizó un análisis de varianza donde se determinó la variable dependiente (valores fenotípicos del ensayo de invernadero) en función de los distintos alelos de cada marcador seleccionado. Este análisis se hizo a través del siguiente modelo lineal mixto:

$$Y_{ijklm} = \mu + T_i + R_j + F_{(j)k} + C_{(j)l} + \varepsilon_m$$

$$N(0, \sigma^2)$$

Donde  $Y$  es la variable respuesta,  $\mu$  es la media general,  $T$  es el marcador como factor fijo,  $R$  es la repetición,  $F$  es la fila anidada a repetición,  $C$  es la columna anidada a repetición, estos últimos tres como factores aleatorios y  $\varepsilon$  es el error residual.

## RESULTADOS

### AFM

Considerando el análisis de datos de tres vías para AFM, en este trabajo se consideraron los planos factoriales conformados por los dos primeros ejes globales, ya que en el mismo se puede observar las principales características, semejanzas y diferencias de los genotipos, luego para el índice de selección se utilizó una tercera dimensión ya que las primeras dos llegan a alrededor del 35% de la variación total. El primer autovalor de AFM ( $\lambda=1.526$ ) recogió un porcentaje de inercia de 20.5%, mientras que el segundo ( $\lambda=1.054$ ) fue de 14.1%. El coeficiente RV permite cuantificar la asociación entre dos tablas de datos, en este caso RV fue igual a 0.14, lo que indica que entre los años no hay asociaciones considerables, aunque los coeficientes RV y el AFM, que indican que aun no siendo parecidos entre ellos, los dos años si tienen un grado considerable de asociación con el AFM ( $RV_{(AFM, Año 1)} = 0.72$ , y  $RV_{(AFM, Año 2)} = 0.79$ ). Es decir que su representación sobre los planos generados por el AFM es adecuado. En la matriz de

coeficiente Lg (Tabla 6) se observó que el coeficiente Lg (Año 1, Año 2) fue igual a 0.41, lo que indica que las variables del Año 1 están relacionadas con las variables del Año 2.

Tabla 6: Matriz de coeficientes Lg.

	<i>Año 1</i>	<i>Año 2</i>
<i>Año 1</i>	2.6094725	0.4118997
<i>Año 2</i>	0.4118997	3.3174912

En el espacio de las variables (Figura 11), los caracteres ALT y SPAD contribuyeron mayoritariamente a la formación del primer eje global en ambos años, ALT de manera positiva y SPAD de manera negativa. El segundo eje está caracterizado principalmente por el AFE del Año 1 de manera positiva. En esta figura también se puede observar que la mayoría de los vectores que representan a la misma variable en ambos años presentaron un ángulo pequeño, lo que indicó que tienen un comportamiento estable y que no hay interacción entre años. Una de las excepciones es la variable AFE, que exhibió un ángulo mayor entre años, lo que sugirió que la misma tenga un comportamiento menos estable e influenciado el ambiente. La variable Fv'/Fm' es estable y el mayor aporte lo hace la segunda dimensión ya que para la primera dimensión los valores son cercanos a cero.

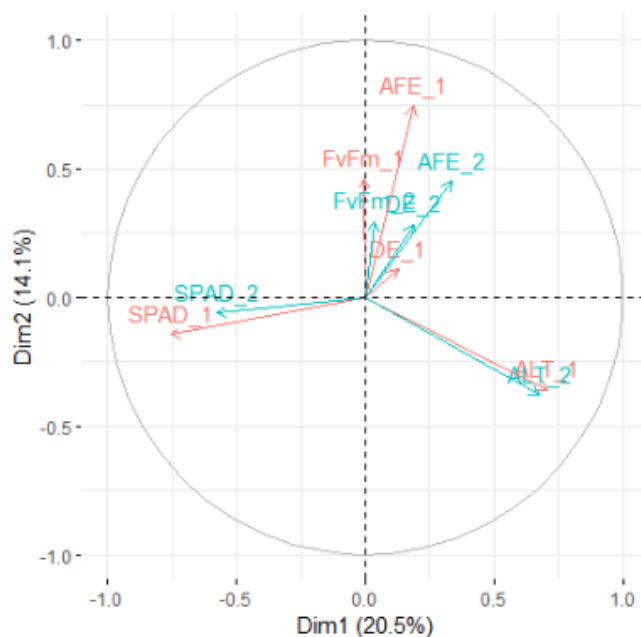


Figura 11: Biplot representando las correlaciones de los caracteres de los dos años sobre los dos primeros ejes globales del análisis factorial múltiple (AFM). Año 1: color rojo. Año 2: color verde.

En el plano de los individuos (Figura 12), se observó una gran variabilidad de los 300 genotipos, distribuida en las dimensiones sobre los cuatro cuadrantes. Lo que no se pudo realizar sobre este mismo gráfico fue la trayectoria de cada uno de los genotipos por el gran volumen de genotipos. Las trayectorias están representadas por tres puntos: los extremos corresponden a cada posición relativa que ocupa el genotipo en cada uno de los años (genotipos parciales) y el punto medio es el centro de gravedad (genotipos medios). Finalmente, al comparar ambos años (Figura 13), no se observaron diferencias significativas en el primer eje global, pero si sobre el segundo eje.

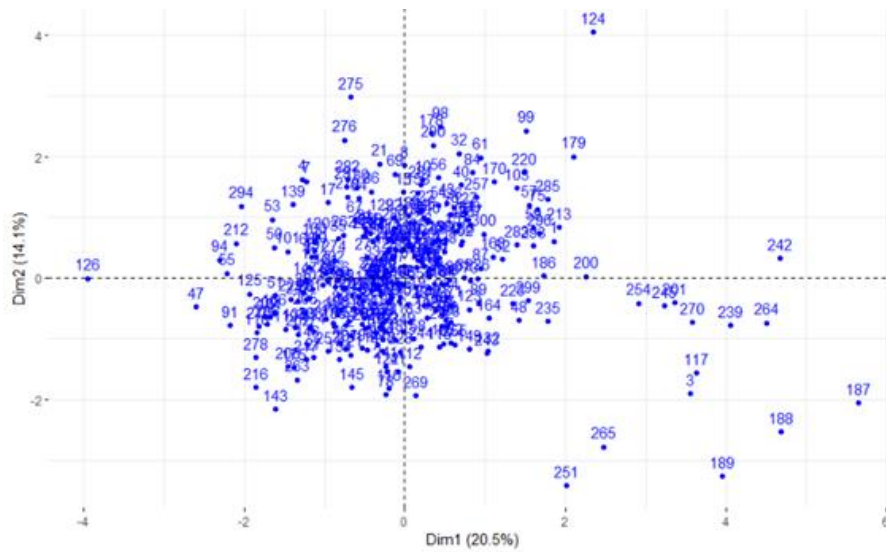


Figura 12: Biplot representando los individuos sobre los primeros dos ejes globales del análisis factorial múltiple (AFM).

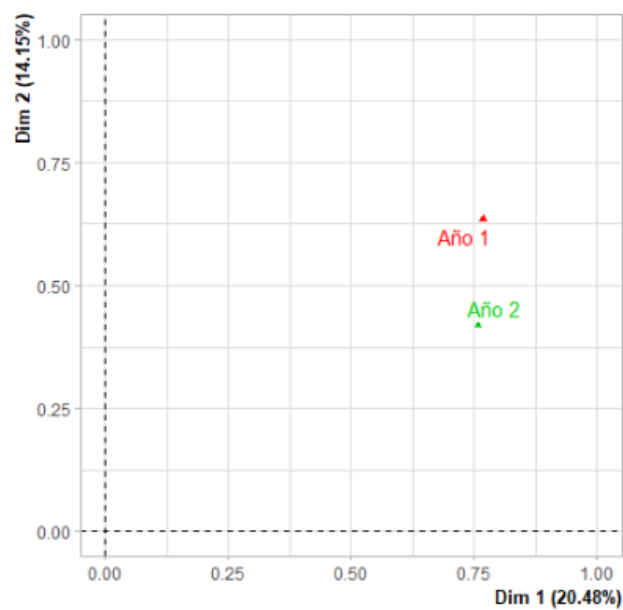


Figura 13: Biplot representando los años sobre los primeros dos ejes globales del análisis factorial múltiple (AFM).

### Índice de selección

Las variables que se utilizaron para la construcción del índice de selección fueron, para la primera dimensión SPAD del año 1, la cual registró el mayor valor absoluto, seguida de ALT también del año 1, y SPAD y ALT del año 2. En el caso de la segunda dimensión se tomó el AFE del año 1 y de la tercera dimensión se utilizó la variable DE de ambos años, siendo la DE del año 2 la de mayor valor absoluto (Tabla 7). Se calcularon las dimensiones y se aplicaron los

índices de selección, obteniendo así un índice final por genotipo. A partir de esta metodología se seleccionaron 150 genotipos sobre el total de 357 del panel de asociación de sorgo. Para llegar a este número se tomó el 25% de cada cuartil de manera aleatoria, manteniendo así la variabilidad fenotípica del panel de asociación de sorgo. Las subpoblaciones se distribuyeron sobre los dos ejes globales, manteniendo la variabilidad genética, ya que los mismos se distribuyeron en igual magnitud como en la población original de Mantilla Perez et al. (2014) (Tabla 8).

Tabla 7: Valores recogidos del análisis factorial múltiple (AFM) utilizados para la construcción de índices.

Variable	Dim.1				Dim.2				Dim.3			
	Valor Absoluto	2/3	Variancia	Índice	Valor Absoluto	2/3	Variancia	Índice	Valor Absoluto	2/3	Variancia	Índice
ALT_1	0.706		1.526	1.08	-0.358				0.103			
SPAD_1	-0.757 *	-0.505	1.526	-1.16	-0.145				0.048			
DE_1	0.128				0.11				0.651		0.932	0.61
Fv/Fm'_1	-0.004				0.461				-0.169			
AFE_1	0.186				0.746 *	0.497	1.054	0.79	-0.056			
ALT_2	0.675		1.526	1.03	-0.378				0.06			
SPAD_2	-0.58		1.526	-0.89	-0.06				0.31			
DE_2	0.188				0.283				0.743 *	0.495	0.932	0.69
Fv/Fm'_2	0.032				0.296				0.143			
AFE_2	0.335				0.453				-0.295			

(\*) Indica las variables con mayor valor absoluto. ALT\_1: altura año 1; SPAD\_1: contenido de clorofila año 1; DE\_1: densidad estomática año 1; Fv/Fm'\_1: eficiencia de energía capturada por los centros de reacción abiertos de PSII del año 1; AFE\_1: área foliar específica año 1; ALT\_2: altura año 2; SPAD\_2: contenido de clorofila año 2; DE\_2: densidad estomática año 2; Fv/Fm'\_2: eficiencia de energía capturada por los centros de reacción abiertos de PSII del año 2; AFE\_2: área foliar específica año 2.

Tabla 8: Distribución de porcentajes de cada subpoblación en el total de genotipos y en la selección

<i>Subpoblación</i>	<i>Total Genotipos</i>	<i>Selección 150 Genotipos</i>
<i>Q1</i>	2.8%	4.0%
<i>Q2</i>	21.8%	17.3%
<i>Q3</i>	20.7%	18.7%
<i>Q4</i>	46.2%	52.7%
<i>Q5</i>	8.4%	7.3%

## Ensayo en invernadero

### Variabilidad y correlaciones fenotípicas

La variación fenotípica se mantuvo en este ensayo a pesar de haber disminuido la cantidad de genotipos del panel de asociación de sorgo. La mayor variación en este caso se produjo para la variable conductancia estomática, seguida de PSH, ATH y ALT (Tabla 9).

Al igual que en los ensayos anteriores, los análisis de correlación fenotípica también revelaron que la mayoría de las variables en estudio se correlacionaron significativamente con al menos una variable (Figura 14). Se detectaron correlaciones positivas y altas entre las variables de morfología de hoja y entre las de caracteres estomáticos, y a su vez, ambos conjuntos de variables entre sí. Con respecto al ciclo de los genotipos, DAF se correlacionó de manera positiva con NH ( $r=0.64$ ) y TAH ( $r=0.26$ ), y de manera negativa con variables estomáticas tales como, DE ( $r=-0.26$ ) y NE ( $r=-0.27$ ), al igual que con SPAD ( $r=-0.24$ ).

El contenido de clorofila en hoja se correlacionó de manera positiva con la CE ( $r=0.18$ ), y con variables de morfología de hoja (entre  $r=0.16$  y  $r=0.20$ ), como así también con la densidad y número de estomas ( $r=0.16$ ), pero de manera negativa con TAH ( $r=-0.11$ ), NH ( $r=-0.29$ ) y AFE ( $r=-0.18$ ).

A diferencia de los ensayos realizados a campo, en este caso, hubo correlaciones que se comportaron de manera diferente, tal fue el caso de ALT-SPAD ( $r=0.15$ ), y ALT-DAF ( $r=-0.26$ ), siendo negativa y positiva respectivamente en los dos años anteriores. Estos casos en particular, pudieron deberse a que, al realizar el ensayo en invernadero, las plantas se

comportaron de manera diferente al fotoperiodo, floreciendo de manera más temprana y llegando a una menor altura.

Tanto los parámetros de fluorescencia y rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II se correlacionaron de manera negativa con las variables de morfología de hoja y caracteres estomáticos.

Tanto TE, como sus componentes (AE y LE) se correlacionaron de manera negativa con NE, DE y AFE.

Tabla 9: Estadísticas descriptivas y coeficiente de variación (CV) de las variables analizadas para el año 3

VARIABLE	AÑO 3			
	Media	Min	Max	CV (%)
DAF	68.16	39.00	95.00	16.70
ALT (cm)	96.53	38.00	230.00	34.35
SPAD	44.84	33.70	54.70	8.67
ATH (cm <sup>2</sup> )	224.65	47.49	472.67	33.07
LH (cm)	56.03	17.49	86.36	17.22
AH (cm)	5.13	2.00	8.15	23.82
PSH (g)	1.12	0.20	2.80	39.16
AFE (cm <sup>2</sup> .g)	207.90	108.46	420.68	17.63
TE (μm <sup>2</sup> )	6.88E+04	3.31E+04	1.26E+05	20.28
LE (μm)	373.44	235.55	508.77	12.92
AE (μm)	183.31	127.87	251.44	12.22
DE (mm <sup>2</sup> )	80.99	23.51	164.80	27.38
NE	13.76	4.00	28.00	27.36
Fv_Fm	0.51	0.16	0.70	20.46
φPSII	0.29	0.07	0.47	25.50
TAH (hoja.TT <sup>-1</sup> )	0.01	0.00	0.02	22.49
NH	12.53	8.00	19.00	16.29
CE	72.38	9.90	194.50	46.26

ALT: Altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja; Fv/Fm': eficiencia de energía capturada por PSII; φPSII: rendimiento cuántico efectivo de PSII; LE: largo de estoma; AE: ancho de estoma; TE: tamaño de estoma; NE: número de estoma; DE: densidad estomática; ATH: área total de hoja; LH: largo de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; TAH: tasa de aparición de hojas; NH: número de hojas; DAF: días a floración; CE: conductancia estomática.

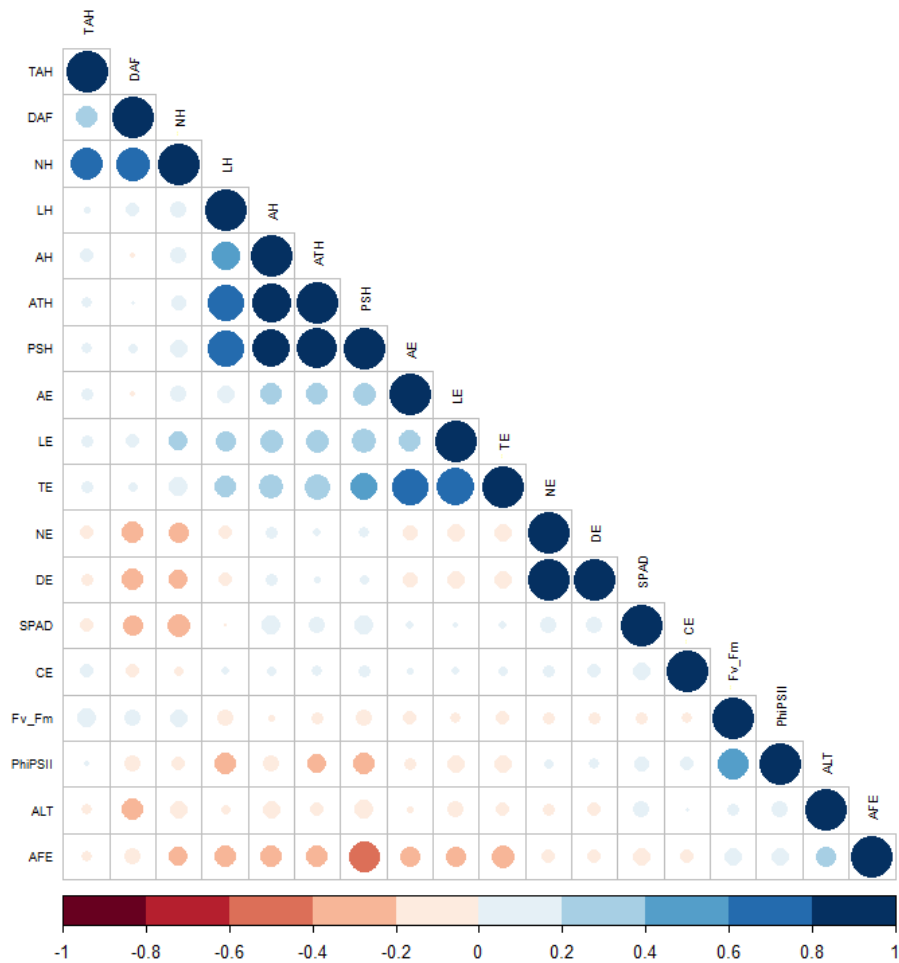


Figura 14: Coeficientes de correlación de Spearman (nivel de significancia  $p < 0.05$ ) para el año 3 para las variables ALT: Altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja;  $F_v/F_m$ : eficiencia de energía capturada por PSII;  $\phi$ PSII: rendimiento cuántico efectivo de PSII; LE: largo de estoma; AE: ancho de estoma; TE: tamaño de estoma; NE: número de estoma; DE: densidad estomática; ATH: área total de hoja; LH: largo de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; TAH: tasa de aparición de hojas; NH: número de hojas; DAF: días a floración; CE: conductancia estomática.

### Validación de marcadores

De 48 marcadores que se seleccionaron para validar, 32 de ellos fueron significativos para los análisis de varianza ( $p < 0.05$ ) (Tabla 10), determinando que estos marcadores se encontraron en el ensayo de invernadero, a pesar de haber reducido la cantidad de genotipos. Se registró una correlación positiva entre ambas proporciones de los efectos (0.84). Sin embargo, en las variables ALT y AFE hubo una diferencia en el signo los efectos de cada ensayo. Es posible que estas diferencias se deban al fotoperíodo mas corto en invernadero. Los marcadores se identificaron en los cromosomas 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8 y 9, para los caracteres ALT, DAF, SPAD,

ATH, AH, PSH, AFE y LE. En el cromosoma 9 se identificaron tres marcadores que fueron validados para más de un carácter, tal es el caso de los SNPs *S9\_57222599* y *S9\_58005176* para ALT y LE, y el SNP *S9\_58085791* para ALT y SPAD.

Tabla 10: Resumen de marcadores significativos para la validación

<i>Variable</i>	<i>SNP</i>	<i>Pr&gt;F</i>	<i>Efecto Invernadero</i>	<i>Efecto a campo</i>
ALT	S6_39106643	0.0426	8.21	30.69
ALT	S6_42736415	0.0061	-5.71	-17.15
ALT	S6_42744899	0.0125	-5.87	-15.17
ALT	S6_44944493	<0.0001	-10.76	-14.36
ALT	S6_44959724	<0.0001	-11.18	-15.64
ALT	S6_45401242	<0.0001	-12.41	-15.53
ALT	S9_57175732	<0.0001	-8.40	-16.01
ALT	S9_57222599	<0.0001	-10.18	-21.22
ALT	S9_57236778	<0.0001	-9.28	-18.70
ALT	S9_57858797	<0.0001	-10.21	-16.90
ALT	S9_57975385	<0.0001	8.63	15.58
ALT	S9_58005176	<0.0001	7.12	14.34
ALT	S9_57231987	<0.0001	-8.98	-19.30
ALT	S9_58085791	<0.0001	-5.74	-12.70
DAF	S1_6693744	0.0007	9.46	16.33
SPAD	S4_3271214	<0.0001	13.82	22.03
SPAD	S4_61452326	<0.0001	-18.33	-16.77
SPAD	S6_5744754	0.0001	10.78	10.12
SPAD	S6_5942316	0.0452	8.04	15.07
SPAD	S9_58085791	0.002	5.34	11.47
AH	S7_55192577	0.0079	6.70	13.85
AH	S2_63998893	0.002	3.25	31.59
LE	S1_8578512	0.0005	-9.02	-13.85
LE	S1_9013291	0.0005	11.15	15.25
LE	S9_59025883	0.0159	-4.07	-12.93
LE	S9_58005176	<0.0001	-2.17	-10.94
LE	S9_58353411	0.007	3.52	13.20
LE	S9_57222599	<0.0001	0.84	9.98
ATH	S2_62291719	0.0006	8.01	15.37
ATH	S2_58910932	0.006	3.28	18.21
PSH	S8_53189850	0.0005	-8.73	-12.97
AFE	S5_44333784	0.0006	0.19	-13.64

ALT: altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja; ATH: área total de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; LE: largo de estoma; AFE: área foliar específica.

## DISCUSIÓN

Este es el primer reporte de AFM realizado sobre el Panel de Asociación de Sorgo y utilizado para trabajar sobre una subpoblación del total manteniendo la variabilidad tanto fenotípica como genética del mismo. Ha sido útil para poder realizar un análisis más detallado sobre la misma población, principalmente cuando los recursos con los que se dispone son escasos.

En el mejoramiento de los cultivos, anteriormente se pensaba que la mayoría de los marcadores asociados con QTL de estudios de mapeo preliminares eran útiles directamente en la selección asistida por marcadores para mejorar la eficiencia del mejoramiento. En los últimos años se ha aceptado que en muchos casos es necesaria la validación de QTL y mapeos en diferentes ambientes y/o fondos genéticos antes de ser usados para la selección asistida por marcadores para descartar errores estadísticos (Langridge et al., 2001). Se han utilizado diferentes enfoques para validar QTL. En algunos casos la estrategia de validación se basa en evaluar una población de mapeo en múltiples ambientes. Por ejemplo, en sorgo dulce (Wang et al., 2016) se reportaron QTL para altura de planta, peso fresco de tallo y hoja, peso de jugo y grados Brix en una población de líneas endocriadas recombinantes (RIL). Estos resultados se validaron en cuatro ambientes y se identificaron repetidamente 7 QTL para los caracteres evaluados. Otra estrategia resulta de comparar los resultados de un mapeo con datos de estudios anteriores. Gelli et al. (2017) mapearon QTL que controlan varios rasgos agronómicos en una población RIL en respuesta al estrés por nitrógeno y validaron sus resultados con los QTL informados en un estudio anterior para encontrar los QTL estables y consistentes entre las poblaciones. En este caso de los 32 QTL encontrados, 9 de ellos se superpusieron con las regiones cromosómicas que portaban los QTL detectados en el estudio anterior.

Rama Reddy et al. (2014) validaron QTL importantes de permanencia verde (stay-green) informados en el pasado en sorgo y detectaron nuevos QTL que influyen en los rasgos relacionados con la permanencia verde de manera consistente, utilizando una nueva población RIL derivada de un cruce entre M35-1 y B35. Subudhi et al. (2000) reevaluaron una población de RIL (B35 x Tx7000) en dos ambientes por dos años, y se comparó con informes previos. Se encontraron los cuatro QTL de stay-green (*Stg1*, *Stg2*, *Stg3* y *Stg4*) que habían sido identificados por (Xu et al., 2000). Estos QTL mostraron consistencia en diferentes antecedentes genéticos.

Existe poca bibliografía donde se haya utilizado técnicas para validar marcadores de mapeos por asociación en poblaciones más pequeñas. El panel de asociación ha sido utilizado por varios autores (Miao et al., 2020; Ortiz et al., 2017; Ramalingam et al., 2023), pero ninguno llega a utilizar la población completa ya que la capacidad para fenotipar y mapear grandes cantidades de líneas tiene sus inconvenientes. Al reducir el panel de manera aleatoria se puede llegar a perder información valiosa de genes candidato para caracteres de gran interés

El análisis factorial múltiple fue utilizado en otros cultivos tales como maíz (Zuliani et al., 2012), tomate (Del Medico et al., 2019, 2020), trigo (Vitelleschi & Chavasa, 2015) y banana (Del Medico et al., 2018), para caracterizar poblaciones, determinar heredabilidades, sensibilidad a distintos ambientes, pero ninguno se utilizó para realizar una subdivisión en un panel de diversidad. Los resultados de nuestro estudio permitieron obtener una versión reducida del PAS y mantener la variabilidad genética.

Al realizar el AFM se redujo la cantidad de individuos del panel manteniendo la capacidad de mapear y encontrando marcadores tanto en campo como en invernadero de gran importancia, los cuales reportan los genes candidatos de mayor efecto, principalmente para altura de planta.

Se encontraron algunos estudios realizados con el panel de asociación de sorgo (Miao et al., 2020), donde redujeron la población original por distintos motivos. La exclusión de líneas en el mapeo no solo disminuyó el tamaño total de la población, sino que también redujo la frecuencia de alelos menores de SNP cerca de genes que se sabe que controlan la variación en la altura del sorgo, aunque se identificaron tres loci estadísticamente significativos fuera del conjunto conocido predefinido como lo son *Dw1-Dw2-Dw3*.

En el caso de Ramalingam et al. (2023) trabajó a partir de una población de 219 muestras y construyó un subconjunto de 96 muestras para realizar un GWAS para co-localizar los loci novedosos y los genes candidatos previamente informados y nuevos asociados con rasgos agronómicos, morfológicos de raíces y fisiológicos.

En nuestro estudio, la reducción a 150 líneas permitió cubrir la diversidad genética representado por el panel de asociación. De 48 marcadores significativos detectados en los ensayos a campo el 60% (29 marcadores) fueron validados de manera significativa en el ensayo de invernadero manteniendo aquellos SNP (*S6\_42744899*, *S9\_57236778*) que se encuentran cerca de genes de mayor efecto que controlan principalmente la altura de planta.

## CONCLUSIÓN

El AFM demostró ser una metodología de gran versatilidad para el tratamiento de información de tres vías. Los resultados que se obtienen con este tipo de método poseen información mucho más rica comparada con técnicas tradicionales como ACP, en lo que se refiere a la interpretación del efecto del año y sus interacciones.

Esta metodología permitió, además, a través de un índice de selección mantener la variabilidad fenotípica y genotípica de una gran población de sorgo. La variabilidad fenotípica se mantuvo en el ensayo de invernadero, al igual que las correlaciones entre variables, demostrando el poder del análisis multivariado utilizado para reducir este gran panel.

La validación de marcadores permitió demostrar que tanto al reducir la población, como al cambiar el tipo de ambiente, los SNP significativos se detectaron en un gran porcentaje, y se mantuvieron dos marcadores, *S6\_42744899* y *S9\_57236778*, que son los que se encuentran cerca de genes de mayor efecto que controlan principalmente la altura de planta.

La versión reducida del PAS obtenida en el presente estudio permite estudios con una menor cantidad de parcelas, manteniendo su utilidad para el mapeo de regiones genómicas asociadas a caracteres de interés.

# CAPITULO 4: ANÁLISIS FENOTÍPICO DE GENOTIPOS DE SORGO CONTRASTANTES EN CARACTERES FOTOSINTÉTICOS

## INTRODUCCIÓN

El sorgo es el quinto cultivo alimenticio más importante del mundo y uno de los cereales más tolerantes a la sequía y eficientes en el uso del agua (Kidambi et al., 1990; Peng & Krieg, 1992). El cambio climático global plantea desafíos a la producción agrícola, particularmente en los países en desarrollo. La duración y frecuencias de las olas de calor, conjuntamente con las sequías son cada vez más comunes (IPCC, 2022). En este contexto los cultivos C4 juegan un papel importante ya que su mecanismo de concentración de CO<sub>2</sub> en las hojas C4 conducen a una mayor productividad y eficiencia intrínseca de uso de agua (EUAi), que se refiere a la relación entre la tasa de asimilación neta de CO<sub>2</sub> (A) y la conductancia estomática (gs), que en los cultivos C3 (Leakey et al., 2019). Existe una variación significativa en EUAi entre y dentro de las especies de gramíneas C4. La eficiencia de uso de agua también se puede medir a una escala de planta (EUA), definida como la proporción de biomasa producida por cantidad de agua transpirada por el cultivo. La tasa de asimilación neta de carbono es la base fundamental de la productividad de los cultivos, aunque es un rasgo complejo para ser caracterizado en grandes cantidades de líneas, al igual que la EUAi. Se encontraron correlaciones positivas entre ancho de hoja y conductancia estomática, una mayor dependencia de la EUAi en gs que en A, y correlaciones negativas entre ancho de hoja y EUAi, lo que ayudaría en el mejoramiento de la eficiencia del uso de agua en cultivos C4 (Cano et al., 2019; Pan et al., 2022).

Los estomas ejercen influencia sobre la productividad de los cultivos a través de la fotosíntesis y el uso del agua, que son reguladas por la conductancia estomática (Franks & Beerling, 2009). La baja conductancia estomática puede restringir la absorción de CO<sub>2</sub> al limitar su entrada y, por lo tanto, la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, mientras que una gs alta facilita altas tasas de A. Este equilibrio se caracteriza por la EUAi. Existe evidencia de que los estomas más grandes generalmente son menos eficientes en el intercambio de gases en comparación con los más pequeños, debido a la mayor profundidad de los poros (Faralli et al., 2019). Además, los estomas más grandes tardan más tiempo en cerrarse, lo que lleva a una pérdida adicional de agua, que aumenta la cantidad de agua gastada por unidad de biomasa producida (Faralli et al.,

2019). Una combinación de estomas más pequeños con alta densidad se traduce en mayores gs y productividad en condiciones no restringidas (Franks & Beerling, 2009), mientras que un número y área optimizados sería beneficioso en condiciones limitadas por agua (Lawson & Blatt, 2014; Leakey et al., 2019).

El sorgo es uno de los cultivos más importantes de las regiones áridas y semiáridas del mundo, ofreciendo grandes oportunidades para estudiar las adaptaciones anatómicas y morfológicas a estos tipos de clima y mejorar la EUAi en cultivos C4.

Es necesario profundizar el conocimiento sobre la relación entre la anatomía de la hoja y la fotosíntesis y el uso de agua de los cultivos C4. En este estudio el objetivo es entender la influencia de la morfología de la hoja sobre la EUAi en sorgo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material Vegetal

Para el ensayo de este estudio se utilizaron diez genotipos contrastantes del Panel de Asociación de Sorgo (Casa et al., 2008), seleccionados a partir de los tres ensayos anteriores (dos a campo y uno en invernadero). Para esto se utilizó un índice de selección, teniendo en cuenta las variables de fluorescencia de la clorofila y contenido de clorofila en hoja. Se determinaron de esta manera dos grupos de cinco genotipos cada uno, denominados “ALTO” y “BAJO”.

### Experimento a campo

El ensayo se llevó a cabo en la Estación Experimental Agropecuaria de INTA Manfredi (31° 49' S, 63° 46' O), durante la campaña 2021/2022. Los suelos son de tipo franco limoso, Haplustol típico, serie Oncativo. Los genotipos se sembraron a campo el 18/11/2021 con sembradora de tipo directa. El ensayo se mantuvo libre de malezas, plagas y enfermedades. Se realizó fertilización con urea granulada entre los estados de 6 a 8 hojas con una dosis de 743 kg/ha. Se efectuaron riegos periódicos (20 mm en total), a través de un riego por goteo, durante el periodo de las mediciones para asegurar óptimas condiciones hídricas.

## Diseño experimental

Las unidades experimentales se dispusieron en un diseño en bloques completamente aleatorizados (DBCA), con tres repeticiones. Cada parcela contó con 4 surcos de 5 metros de largo y a una distancia de 0.70 metros entre surcos.

## Mediciones fenotípicas

Para este estudio de genotipos contrastantes se evaluaron las plantas en etapas vegetativas desde emergencia hasta panoja embuchada. Se llevaron a cabo sobre el surco central en dos plantas por parcela seleccionadas para las siguientes mediciones: Altura de planta (ALT, cm), tomada semanalmente y contenido de clorofila en hoja (SPAD), tomada cada 15 días, desde el estado de seis hojas hasta panoja embuchada, siempre sobre la última hoja expandida. A su vez, se determinó el número final de hojas (NH), establecido como el promedio del número de hojas de estas mismas plantas. Utilizando marcas de colores con aerosol, se marcó la última hoja expandida cada 15 días, cuando su lígula era visible por encima de la hoja anterior, y se calculó la tasa de aparición de hojas (TAH,  $\text{hoja} \cdot \text{TT}^{-1}$ ) de la siguiente manera:

$$TAH = (NH_{gd} - NH_{gd6})/TT$$

Donde  $NH_{gd6}$  es el número de hojas en el estado de seis hojas,  $NH_{gd}$  es el número de hojas al final,  $gd$  son los grados días, y  $TT$  es el tiempo térmico, es decir, la sumatoria de grados días del periodo de medición.

Sobre una de las dos plantas seleccionadas se tomaron mediciones de morfología de hoja tales como: área total de hoja (ATH,  $\text{cm}^2$ ); largo de hoja (LH, cm), ancho de hoja (AH, cm). Para esto se realizó un muestreo de una hoja (la última expandida), después de las mediciones de intercambio gaseoso y fluorescencia de clorofila. Las hojas se cortaron y se colocaron sobre un paño blanco con una escala fija y se sacaron fotografías de las mismas, que luego fueron procesadas a través de ImageJ (Versión 1.53K <http://imagej.nih.gov/ij>), un programa de procesamiento de imagen digital. Utilizando la misma hoja se calcularon caracteres estomáticos, tomando desde la parte media de la hoja una muestra. Para esto, se colocó esmalte

de uñas transparente en un área de 2 cm<sup>2</sup> aproximadamente, se lo dejó secar y luego se colocó una cinta transparente para retirar esa lamina de esmalte y colocarlo sobre un portaobjetos de vidrio. Se le tomó una fotografía a través de un microscopio trinocular y luego se procesó la imagen con ImageJ para determinar las siguientes variables: ancho de estoma (AE, μm), incluidas dos células oclusivas y dos subsidiarias; largo de estoma (LE, μm), que corresponde a la longitud de la célula oclusiva; y tamaño de estoma (TE, μm<sup>2</sup>), que se calculó multiplicando el ancho y largo de estoma (TE=AE\*LE). Para el número de estomas (NE) se contabilizaron todos aquellos estomas que estaban dentro de la imagen. Por último, se calcularon las densidades estomáticas como el número de estomas por el área de hoja para cada superficie de la hoja (adaxial y abaxial), porque el sorgo tiene una mayor densidad estomática en la parte inferior (abaxial) (DE\_Ab, mm<sup>2</sup>) en comparación con la superficie superior (adaxial) (DE\_Ad, mm<sup>2</sup>) (Liang et al., 1975). La densidad estomática total de la hoja (DET, mm<sup>2</sup>) se calculó como la suma de las densidades estomáticas adaxiales y abaxiales (DET= DE\_Ad+DE\_Ab). Esta misma hoja se la llevo a estufa a 60 pc durante 48 horas y se calculó el área foliar específica (AFE, cm<sup>-2</sup>.g), como la relación entre el área de hoja y su peso seco (PSH, g).

Además de estas variables, se registraron parámetros de intercambio de gases y fluorescencia de clorofila con un analizador de gas de vía abierta portátil LI-COR 6400 XT, equipado con un fluorómetro de cámara de hojas 6400-40 (LI-COR, Lincoln, NE) que cubre un área foliar de 2 cm<sup>2</sup>. Las mediciones se realizaron sobre una planta por parcela, sobre la misma hoja que luego se tomó para el muestreo de morfología foliar y caracteres estomáticos desde las 11:00 hasta las 15:00 hs. El LI-COR 6400 XT se ajustó con una concentración de CO<sub>2</sub> de referencia de 400 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>, temperatura de hoja de 32°C y un nivel de radiación fotosintéticamente activa de 1800 μmol fotones m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>. Se registraron parámetros de intercambio de gases tales como: tasa de asimilación de carbono de hoja (A, μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>), conductancia estomática (gs, mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), transpiración (T, mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>). Además, se registró la relación de A y T como la eficiencia de intercambio gaseoso (A/T, μmol mmol<sup>-1</sup>) y se determinó la eficiencia intrínseca de uso de agua (EUAi), como la relación de A y gs. Los parámetros de fluorescencia incluyeron: rendimiento cuántico efectivo del PSII (ΦPSII), eficiencia de la energía capturada por los centros de reacción abiertos de PSII (Fv'/Fm'), y la fracción de los centros de reacción del PSII que están abiertos (qP) (Maxwell & Johnson, 2000).

Se realizaron dos cortes de biomasa de 0.50 m<sup>2</sup> sobre los surcos centrales en la cuarta y séptima semana después de la emergencia de las plantas. Se tomó peso fresco total, y luego a una submuestra de tres plantas, se las separó en hojas y tallos, a las hojas se les calculó área foliar, y luego, todo fue a estufa a 60°C hasta peso constante para calcular el peso seco. Con estas mediciones se calculó la tasa de asimilación neta (TAN, g.m<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup>), una medida de la actividad fotosintética del cultivo integrada durante el período en cuestión, mediante la siguiente relación:

$$TAN = \left( \frac{PS_2 - PS_1}{AF_2 - AF_1} \right) \left( \frac{\log AF_2 - \log AF_1}{t_2 - t_1} \right)$$

Donde  $PS_2$  y  $PS_1$  son peso seco,  $AF_2$  y  $AF_1$  son el área foliar, log es el logaritmo natural del área foliar y  $t_2$  y  $t_1$  son tiempo (2 y 1, valor final-semana 7 de muestreo- e inicial-semana 4 de muestreo- en todos los casos).

Se realizaron muestreos de agua al inicio y al final del ensayo para determinar el consumo de agua. El contenido hídrico del suelo se determinó mediante el método de humedad gravimétrica (HG). Para esto se tomó un muestra de suelo en cada parcela, se determinó el peso inicial y se llevó a estufa a 105 °C, hasta su peso constante. Los muestreos se realizaron a siete diferentes profundidades de la capa de suelo (0-20, 20-40, 40-60, 60-80, 80-120, 120-160 y 160-200). Los resultados se expresaron en gramos de agua por cada gramo de suelo seco calculado según la siguiente ecuación:

$$HG = (Msh - Mss)/Mss$$

Siendo  $Msh$  la masa de suelo húmedo en gramos y  $Mss$  la masa de suelo seco en gramos.

Para poder estimar la lámina de agua disponible (LAD) se transformaron las determinaciones de HG en humedad volumétrica (HV), multiplicando la HG por la densidad aparente del suelo ( $dap$ ), que en el caso de los suelos de la EEA INTA Manfredi es de 1.25 g/cm<sup>3</sup> y por la profundidad de la capa de suelo expresada en mm.

$$LAD = HG * dap * profundidad (mm)$$

Se realizó el cálculo de consumo de agua (CA) como la diferencia de disponibilidad de agua al inicio y final del ensayo, sumando las precipitaciones y riegos.

$$CA = (\blacktriangle LAD) + Ll + R$$

Donde  $\Delta LAD$  es la diferencia de lámina de agua disponible al final e inicio,  $Ll$  es el agua de lluvia y  $R$  es el agua de riego.

Por último, se estimó la eficiencia de uso de agua (EUA) como la biomasa final dividida por el consumo de agua.

### Análisis Estadístico

Los datos se analizaron a través del software R (R Core Team, 2022). Para el análisis univariado, se estimaron las estadísticas descriptivas para cada variable a partir de ANOVA y se determinaron los coeficientes de correlación de Spearman entre ellas. Además, se utilizó un modelo lineal para analizar las diferencias entre genotipos y entre grupos “ALTO” y “BAJO” para las distintas variables, utilizando el siguiente modelo:

$$Y_{ijkl} = \mu + T_i + G_{(i)j} + B_k + \varepsilon_l$$

Donde  $Y$  es la variable respuesta,  $\mu$  es la media general,  $T$  es el grupo,  $G$  es el genotipo anidado a grupo,  $B$  es el bloque (repetición) y  $\varepsilon$  es el error.

Para el análisis multivariado, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) a partir de las medias de mínimos cuadrados de cada genotipo, a fin caracterizarlos en forma integral. Esto permitió identificar cuáles son los atributos fenotípicos que tienen una mayor contribución a la variabilidad y determinar la diferenciación de los genotipos contrastantes.

## RESULTADOS

En este último estudio, los genotipos seleccionados por su comportamiento diferencial en parámetros fotosintéticos y en contenido de clorofila, presentaron una variación altamente significativa ( $p < 0.001$ ) para ALT, y significativa ( $p < 0.01$ - $p < 0.05$ ) para SPAD, A,  $F_v'/F_m'$ , AE, TE, AFE, AH, gs,  $\phi PSII$ , DE\_Ad y DET. A su vez, el modelo utilizado permitió diferenciar las variables que explicaron las diferencias entre ambos grupos contrastantes (Tabla 11).

El grupo considerado ALTO presentó valores mayores a los del BAJO para las tres variables de intercambio gaseoso (A, gs, T). Estas diferencias se observaron también en uno de los parámetros de fluorescencia de clorofila ( $Fv'/Fm'$ ).

La mayoría de las variables de morfología de hoja presentaron valores superiores en el grupo ALTO, mientras que AFE fue menor en este grupo. El contenido de clorofila (SPAD) fue un 7% superior en el grupo ALTO. Finalmente, las variables de caracteres estomáticos mostraron que el grupo ALTO presentó una mayor densidad y tamaño de estomas (DET, DE\_Ab y TE) comparado con el BAJO.

La densidad estomática fue significativamente mayor en la superficie abaxial comparada con la adaxial, con una diferencia de 19 a 39% entre genotipos, sin observarse diferencias significativas entre grupos.

El análisis de correlación fenotípica reveló que la mayoría de las variables en este estudio se correlacionaron significativamente con al menos otra variable (Figura 15). Las variables de morfología de hoja se correlacionaron entre sí de manera positiva (ATH, LH, AH, PSH, NH) al igual que con la TAH, y de manera negativa con el AFE. Los caracteres estomáticos, por su lado, se correlacionaron entre sí de manera positiva y negativa, a excepción del tamaño de estoma que no se correlacionó con ninguna de las variables estomáticas. Existieron correlaciones entre variables de morfología de hoja y caracteres estomáticos de manera positiva, a excepción del AE y DE\_Ad que no se correlacionaron con ninguna de las variables.

En cuanto a los parámetros de intercambio gaseoso y fluorescencia de clorofila se correlacionaron entre sí, a excepción de A/T que solo se correlacionó con gs ( $r=-0.43$ ), T ( $r=-0.56$ ) de manera negativa, y con EUAi ( $r=0.55$ ) de manera positiva. La correlación negativa y significativa entre A/T y T, y la correlación no significativa entre A y A/T, indica que la relación está determinada principalmente por la variación en T, es decir, que genotipos con valores similares de A, pueden tener distintos niveles de T, y, por lo tanto, A/T. También existió una correlación importante entre A y  $Fv'/Fm'$  ( $r=0.84$ )

Se detectaron asociaciones positivas entre A y gs ( $R^2=0.88$ ), observando que genotipos con mayor gs alcanzaron mayores tasas de A. La EUAi se relacionó de manera negativa con gs ( $R^2=0.82$ ), al igual que con A ( $R^2=0.54$ ), pero esta última fue más débil (Figura 16), lo que sugiere que la EUAi se asoció principalmente con cambios en gs en lugar de A.

Tanto los parámetros de intercambio gaseoso como los de fluorescencia se correlacionaron con la gran mayoría de los caracteres estomáticos, a excepción de A/T que solo se correlacionó con DE\_Ad. Una de las correlaciones más importantes a destacar es la que se dio entre gs con DET ( $r=0.54$ ) y DE\_Ab ( $r=0.66$ ), y entre A con DET ( $r=0.67$ ) y DE\_Ab ( $r=0.76$ ).

Por otro lado, la ALT se correlacionó de manera negativa con SPAD ( $r=-0.47$ ), al igual que los años de ensayo a campo, y a su vez con LH ( $r=0.39$ ) y AE ( $r=-0.44$ ). No hubo correlaciones significativas con los parámetros de intercambio gaseoso y fluorescencia de clorofila. En tanto que SPAD solo se correlacionó con una de las variables estomáticas (DE\_Ab), y con todas las variables de morfología de hoja de manera positiva (ATH, LH, AH, PSH, NH), incluida la TAH y de manera negativa con AFE ( $r=-0.83$ ). Con respecto a las correlaciones con los parámetros de intercambio gaseoso, la asociación solo fue con A ( $r=0.47$ ), y con qP de los de fluorescencia de clorofila ( $r=-0.39$ ).

La variable consumo de agua se correlacionó con SPAD ( $r=0.61$ ), con caracteres estomáticos tales como LE ( $r=0.77$ ) y TE ( $r=0.67$ ), y además con todas las variables de morfología de hoja a excepción de NH. Se observaron dos correlaciones negativas con parámetros de fluorescencia de clorofila ( $\phi$ PSII  $r=-0.56$  y qP  $r=-0.72$ ).

Tanto la variable TAN como la EUA se correlacionaron entre sí ( $r=0.87$ ), y a su vez con LE y TE, y con todas las variables de morfología de hoja. Con respecto a los parámetros de intercambio gaseoso y fluorescencia, la TAN se correlacionó con qP ( $r=-0.49$ ) y la EUA con A/T ( $r=-0.47$ ).

En el análisis de componentes principales se pudo observar que los grupos de genotipos contrastantes seleccionados por el índice de selección (ALTO y BAJO) mantuvieron esa misma clasificación, ya que se agruparon, el grupo ALTO en el cuadrante superior izquierdo y los genotipos considerados BAJO se agruparon en el cuadrante inferior derecho (Figura 17). Las primeras dos componentes explicaron el 60.5% de la variabilidad total (CP1= 37.3%-CP2=23.2%). La primera componente estuvo explicada por variables de intercambio gaseoso (A, gs, T) y fluorescencia de clorofila ( $F_v'/F_m'$  y  $\phi$ PSII), al igual que algunas variables de morfología de hoja como AH, ATH y LH. La segunda componente estuvo explicada por AFE, SPAD y algunos caracteres estomáticos como TE, LE y AE y en menor medida, pero de igual importancia por ALT y qP.

El grupo de genotipos considerado ALTO se asoció principalmente a los caracteres de intercambio gaseoso, fluorescencia de clorofila y a caracteres estomáticos, mientras que el grupo BAJO a las variables TAN, EUAi y AFE.

Tabla 11: Análisis de la varianza y estadísticas descriptivas. Nivel de significancia  $p < 0.05$

VARIABLE	GENOTIPOS										GRUPO		p-value		CV (%)
	RTx 430	SC1471	SC413	BTx 623	PLAINS MAN	Tx 2737	SC790	SC305	SC1494	K037	ALTO	BAJO	Genotipo	Grupo	
ALT (cm)	35.83 <sup>a</sup>	33.83 <sup>c</sup>	49 <sup>abc</sup>	32.66 <sup>c</sup>	37.66 <sup>bc</sup>	34.33 <sup>c</sup>	44.66 <sup>abc</sup>	66.5 <sup>a</sup>	61.16 <sup>ab</sup>	40 <sup>bc</sup>	37.8	49.3	***	***	14.2
SPAD	46.65 <sup>a</sup>	45.91 <sup>a</sup>	44.7 <sup>a</sup>	46.55 <sup>a</sup>	46.1 <sup>a</sup>	44.14 <sup>ab</sup>	46.80 <sup>a</sup>	38.92 <sup>b</sup>	42.39 <sup>ab</sup>	41.95 <sup>ab</sup>	46.0	42.8	**	***	3.3
AFE (cm <sup>2</sup> .g)	205.57 <sup>b</sup>	216.39 <sup>ab</sup>	212.80 <sup>ab</sup>	210.33 <sup>b</sup>	214.49 <sup>ab</sup>	196.28 <sup>b</sup>	219.78 <sup>ab</sup>	260.87 <sup>a</sup>	217.94 <sup>ab</sup>	220.99 <sup>ab</sup>	211.9	223.2	*	ns	5.9
LH (cm)	58.22	55.81	58.07	57.42	54.66	54.36	53.38	55.54	55.29	52.00	56.8	54.1	ns	ns	9.7
AH (cm)	7.61 <sup>a</sup>	8.03 <sup>a</sup>	7.78 <sup>a</sup>	6.97 <sup>ab</sup>	7.48 <sup>a</sup>	7.65 <sup>a</sup>	6.41 <sup>ab</sup>	6.43 <sup>ab</sup>	6.55 <sup>ab</sup>	5.34 <sup>b</sup>	7.6	6.5	*	***	7.1
PSH (g)	1.57	1.57	1.69	1.39	1.39	1.58	1.18	1.00	1.33	1.01	1.5	1.2	ns	*	17.8
NH	14.67	14.67	14.33	12.67	14.33	14.67	13.33	14.00	13.33	13.67	14.1	13.8	ns	ns	5.5
ATH (cm <sup>2</sup> )	322.52	333.75	357.13	292.45	297.37	310.69	259.21	259.59	281.78	223.75	320.6	267.0	ns	*	13.9
TAH (hoja.TT-1)	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.020	0.019	ns	ns	9.6
A (μmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	57.66 <sup>ab</sup>	70.57 <sup>a</sup>	59.78 <sup>ab</sup>	53.28 <sup>b</sup>	59.24 <sup>ab</sup>	53.44 <sup>b</sup>	56.51 <sup>ab</sup>	54.82 <sup>b</sup>	51.63 <sup>b</sup>	45.95 <sup>b</sup>	60.1	52.5	**	***	6.5
gs (mol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	0.34 <sup>b</sup>	0.52 <sup>a</sup>	0.38 <sup>ab</sup>	0.33 <sup>b</sup>	0.38 <sup>ab</sup>	0.30 <sup>b</sup>	0.34 <sup>b</sup>	0.35 <sup>ab</sup>	0.32 <sup>b</sup>	0.28 <sup>b</sup>	0.39	0.32	*	**	12.9
T (mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	9.72	12.22	10.59	9.50	10.82	9.37	9.89	9.90	9.38	8.73	10.6	9.5	ns	**	8.5
A/T (μmol mmol <sup>-1</sup> )	5.93	5.80	5.65	5.61	5.48	5.74	5.73	5.65	5.54	5.33	5.7	5.6	ns	ns	3.9
Fv/Fm'	0.42 <sup>a</sup>	0.45 <sup>a</sup>	0.44 <sup>a</sup>	0.42 <sup>a</sup>	0.42 <sup>a</sup>	0.43 <sup>a</sup>	0.40 <sup>ab</sup>	0.42 <sup>a</sup>	0.42 <sup>a</sup>	0.36 <sup>b</sup>	0.43	0.40	**	**	3.5
φPSII	0.25 <sup>ab</sup>	0.29 <sup>a</sup>	0.25 <sup>ab</sup>	0.23 <sup>b</sup>	0.25 <sup>ab</sup>	0.23 <sup>ab</sup>	0.23 <sup>ab</sup>	0.26 <sup>ab</sup>	0.24 <sup>ab</sup>	0.22 <sup>b</sup>	0.25	0.24	*	ns	6.6
qP	0.59	0.64	0.57	0.54	0.61	0.55	0.58	0.62	0.60	0.61	0.59	0.59	ns	ns	5.2
EUAi (μmol mol <sup>-1</sup> )	169.94	136.00	160.14	164.26	154.99	177.75	165.56	160.62	164.38	164.39	157.1	166.5	ns	ns	6.8
CA (mm)	201.20	179.89	191.15	198.22	194.03	154.47	209.50	202.83	186.83	184.56	192.9	187.6	ns	ns	8.3
DE_Ad (mm <sup>2</sup> )	72.48 <sup>ab</sup>	82.67 <sup>ab</sup>	109.52 <sup>a</sup>	82.82 <sup>ab</sup>	64.89 <sup>b</sup>	75.33 <sup>ab</sup>	102.43 <sup>ab</sup>	87.51 <sup>ab</sup>	78.13 <sup>ab</sup>	82.56 <sup>ab</sup>	82.5	85.2	*	ns	12.2
DE_Ab (mm <sup>2</sup> )	107.39	113.50	143.92	113.53	107.14	104.99	127.67	122.16	99.76	102.23	117.1	111.4	ns	ns	12.9
DET (mm <sup>2</sup> )	179.87	196.17	253.44	196.36	172.02	180.32	230.11	209.67	177.88	184.79	199.6	196.6	*	ns	11.2
LE (μm)	439.21	380.80	387.73	372.68	366.25	425.24	401.58	338.75	392.18	387.50	389.33	389.05	ns	ns	7.4
AE (μm)	221.02 <sup>a</sup>	188.05 <sup>ab</sup>	193.83 <sup>ab</sup>	194.01 <sup>ab</sup>	210.41 <sup>ab</sup>	234.88 <sup>a</sup>	190.79 <sup>ab</sup>	167.52 <sup>b</sup>	198.42 <sup>ab</sup>	201.23 <sup>ab</sup>	201.5	198.6	**	ns	6.0
NE_Ad	12.33 <sup>ab</sup>	14	18.67 <sup>a</sup>	14 <sup>ab</sup>	11 <sup>b</sup>	13 <sup>ab</sup>	17.67 <sup>ab</sup>	15 <sup>ab</sup>	13.33 <sup>ab</sup>	14 <sup>ab</sup>	14.0	14.6	**	ns	12.1
NE_Ab	18.33	19.33	24.67	19.33	18.33	18.00	21.67	20.67	17.00	17.33	20	19	ns	ns	12.8
TE (μm <sup>2</sup> )	97825.3 <sup>a</sup>	71538.2 <sup>ab</sup>	75488.8 <sup>ab</sup>	72331.3 <sup>ab</sup>	77318.1 <sup>ab</sup>	99880.9 <sup>a</sup>	76604.6 <sup>ab</sup>	56559.7 <sup>b</sup>	77662.6 <sup>ab</sup>	77737.7 <sup>ab</sup>	78900.3	77689.1	**	ns	10.8
TAN (g.m <sup>-2</sup> . día <sup>-1</sup> )			3.73	3.55	3.30		3.43	3.33	3.54	3.89	3.53	3.55	ns	ns	21.1
EUA (g.m <sup>2</sup> /mm)			3.94	3.13	4.02		3.34	3.46	4.33	3.14	3.69	3.57	ns	ns	19

Letras distintas indican diferencias significativas. ALT: altura de planta, cm; SPAD: contenido de clorofila en hoja; TAH: tasa de aparición de hojas, hoja.día<sup>-1</sup>; LH: largo de hoja, cm; AH: ancho de hoja, cm; ATH: área total de hoja, cm<sup>2</sup>; PSH: peso seco de hoja, g; AFE: área foliar específica, cm<sup>2</sup>.g; NH: número de hojas; DE\_Ad: densidad estomática adaxial, mm; DE\_Ab: densidad estomática abaxial, mm; AE: ancho de estoma, μm; LE: largo de estoma, μm; NE\_Ad: número de estoma adaxial; NE\_Ab: número de estoma abaxial; TE: tamaño de estoma, μm<sup>2</sup>; A: tasa de asimilación de carbono de hoja, μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>; gs: conductancia estomática, mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>; T: transpiración, mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>; A/T: eficiencia de intercambio gaseoso, μmol mmol<sup>-1</sup>; EUAi: eficiencia intrínseca de uso de agua, μmol mol<sup>-1</sup>; EUA: eficiencia de uso de agua, g.m<sup>-2</sup>/mm; Fv/Fm': eficiencia de energía capturada por los centros de reacción abiertos del PSII; φPSII: rendimiento cuántico efectivo del PSII; qP: fracción de los centros de reacción del PSII que están abiertos; TAN: tasa de asimilación neta, g.m<sup>-2</sup>.día<sup>-1</sup>. CV: coeficiente de variación; ns: no significativo. (\*) $p < 0.05$ ; (\*\*)  $p < 0.001$ ; (\*\*\*)  $p < 0.0001$ .

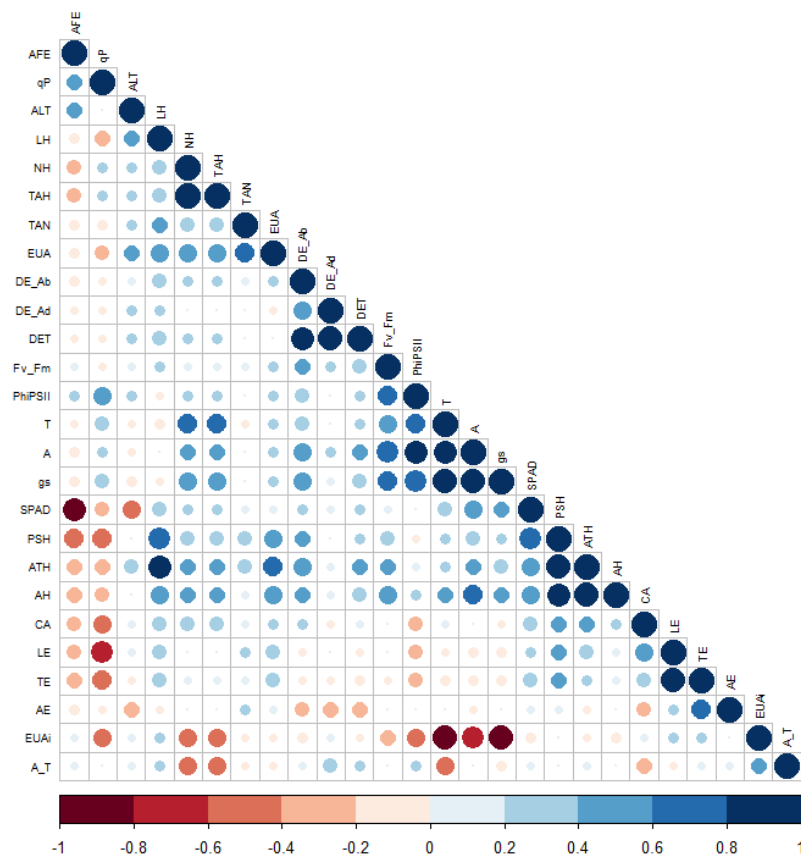


Figura 15: Coeficientes de correlación de Spearman (nivel de significancia  $p < 0.05$ ) para el año 4 para las variables ALT: altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja; LE: largo de estoma; AE: ancho de estoma; TE: tamaño de estoma; DE\_Ad: densidad estomática adaxial; DE\_Ab: densidad estomática abaxial; DET: densidad estomática total; ATH: área total de hoja; LH: largo de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; TAH: tasa de aparición de hoja; NH: número de hoja; A: tasa de asimilación de carbono de hoja; gs: conductancia estomática; T: transpiración; A/T: eficiencia de intercambio gaseoso;  $\phi$ PSII: rendimiento cuántico efectivo del PSII;  $F_v/F_m$ : eficiencia de la energía capturada por los centros de reacción abiertos de PSII; qP: fracción de los centros de reacción del PSII que están abiertos; EUAi: eficiencia de uso de agua intrínseca; TAN: tasa de asimilación neta; CA: consumo de agua; EUA: eficiencia de uso de agua.

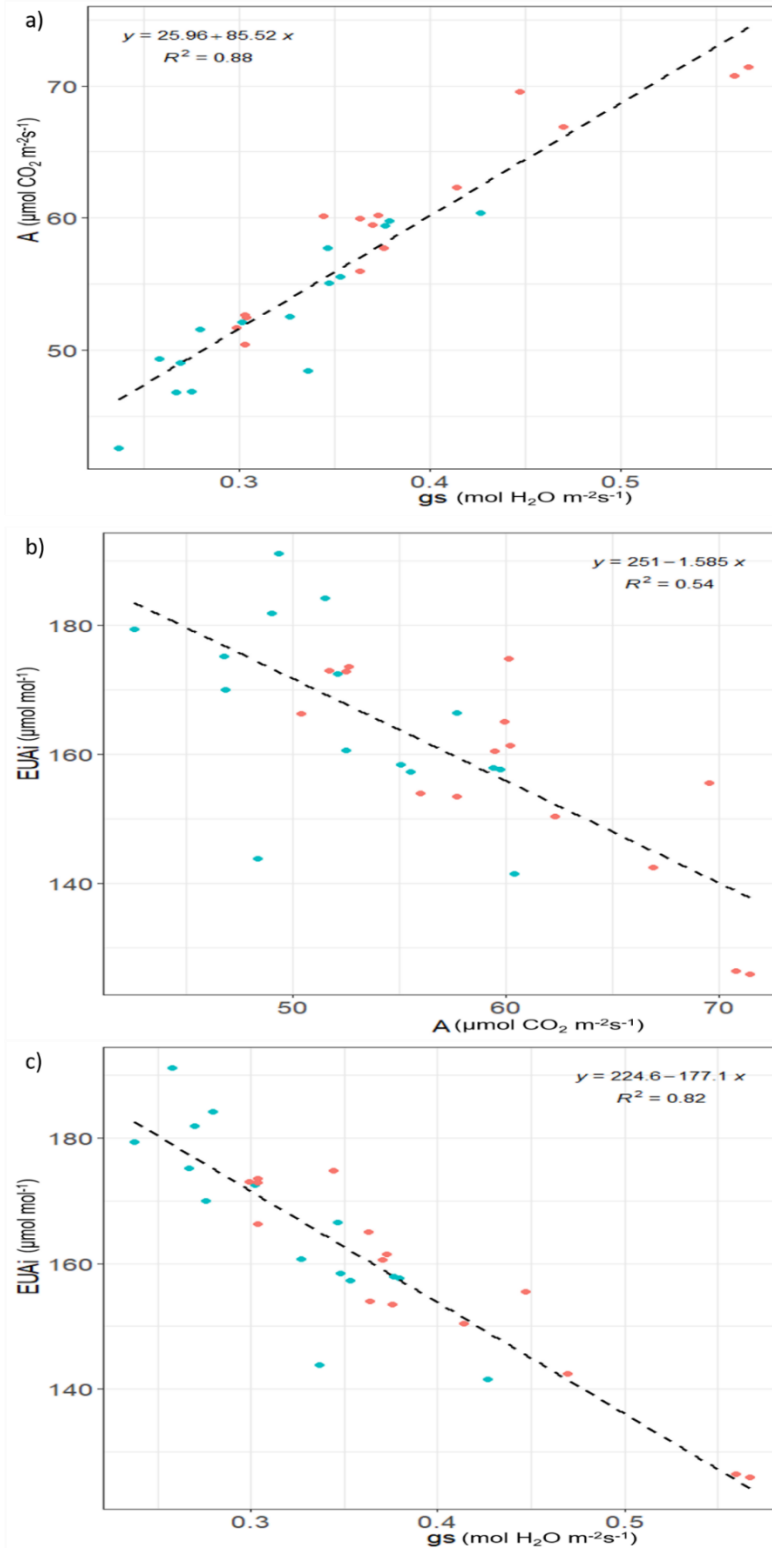


Figura 16: Gráficos de dispersión que representan las relaciones entre rasgos relacionados con el intercambio de gases. **a)** Relación entre la conductancia estomática ( $g_s$ ) y la tasa de fotosíntesis neta ( $A$ ). **b)** Relación entre  $A$  y la eficiencia intrínseca de uso de agua ( $EUA_i$ ). **c)** Relación entre  $g_s$  y  $EUA_i$ . Los círculos rojos indican el grupo ALTO y círculos celestes el grupo BAJO. La línea negra intermitente indica la tendencia del modelo lineal. Se inserta en los gráficos la ecuación y los valores de  $R^2$ .

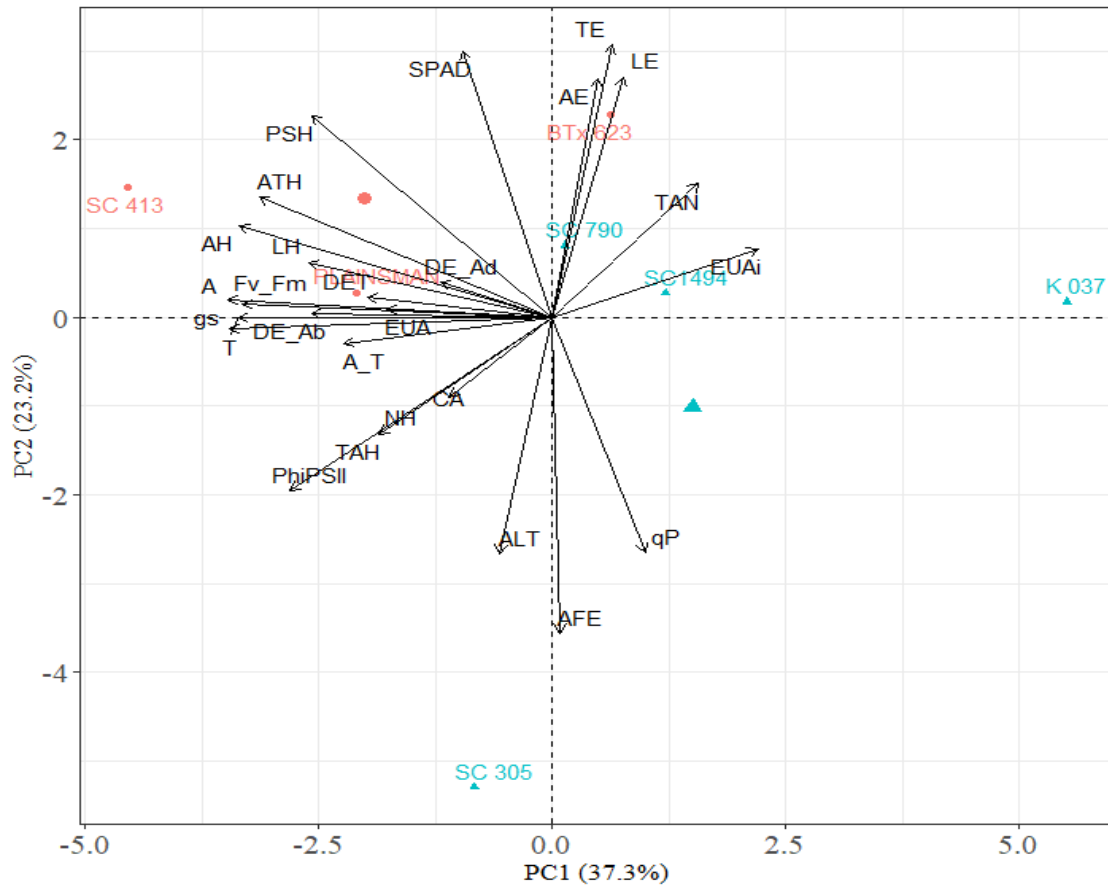


Figura 17: Análisis de componentes principales (ACP) de los genotipos contrastantes evaluados en función de caracteres fenotípicos. PC1: componente principal 1, PC2: componente principal 2, ALT: altura; SPAD: contenido de clorofila en hoja; LE: largo de estoma; AE: ancho de estoma; TE: tamaño de estoma; DE\_Ad: densidad estomática adaxial; DE\_Ab: densidad estomática abaxial; DET: densidad estomática total; ATH: área total de hoja; LH: largo de hoja; AH: ancho de hoja; PSH: peso seco de hoja; AFE: área foliar específica; TAH: tasa de aparición de hoja; NH: número de hoja; A: tasa de asimilación de carbono de hoja; gs: conductancia estomática; T: transpiración; A/T: eficiencia de intercambio gaseoso;  $\phi$ PSII: rendimiento cuántico efectivo del PSII; Fv/Fm': eficiencia de la energía capturada por los centros de reacción abiertos de PSII; qP: fracción de los centros de reacción del PSII que están abiertos; EUAi: eficiencia de uso de agua intrínseca; TAN: tasa de asimilación neta; CA: consumo de agua; EUA: eficiencia de uso de agua. Los círculos rojos indican el grupo ALTO y triángulos celestes el grupo BAJO.

## DISCUSIÓN

En este estudio, se utilizaron genotipos contrastantes en caracteres de fluorescencia de clorofila y contenido de clorofila en hoja, para evaluar la relación entre la anatomía de la hoja y la fotosíntesis y el uso de agua de agua en sorgo. Se encontró una variación fenotípica significativa para gran parte de los caracteres medidos (ALT, SPAD, AH, A, T, Fv/Fm',  $\phi$ PSII, EUAi, DE\_Ad, AE\_Ad, NE\_Ad y TE\_Ad). Las tasas netas de asimilación de carbono determinadas por intercambio de gases (A) variaron entre 45.9 y 59.8  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (a excepción de uno de los genotipos), valores dentro del rango esperado según estudios previos en sorgo (Balota et

al., 2008; Henderson et al., 1998; Kidambi et al., 1990; Peng & Krieg, 1992). En estudios previos, Balota et al. (2008) y Salas Fernandez et al. (2015) encontraron respuestas similares en algunas de las líneas de sorgo utilizadas en este ensayo. De este modo, estos autores reportaron que los genotipos RTx 430 y BTx 623 del grupo ALTO fueron los de mayor A, mientras que para el genotipo Tx 2737 (grupo BAJO) se reportaron los valores más bajos, en ambos casos en coincidencia con nuestro estudio.

Los grupos estudiados también presentaron diferencias en caracteres de morfología de hojas y estomas. Los genotipos del grupo ALTO tuvieron los mayores valores de caracteres estomáticos como DE y NE\_Ab, en coincidencia con lo reportado en otros autores (Bheemanahalli et al., 2021; Ferguson et al., 2021). Por otro lado, el grupo ALTO presentó mayores valores de AH, en coincidencia con lo reportado por (Pan et al., 2022), quienes identificaron que genotipos con valores altos de gs poseen hojas más anchas.

Los valores observados para  $Fv'/Fm'$ , qP y  $\phi PSII$  en este trabajo fueron similares a los valores previamente reportados de  $Fv'/Fm'$  (~0.45), qP (~0.60) y  $\phi PSII$  (~0.30) para algunas líneas de sorgo (Cousins et al., 2002; Salas Fernandez et al., 2015). La alta correlación entre A y la fluorescencia de clorofila ( $Fv'/Fm'$ , qP y  $\phi PSII$ ) es esperable, ya que los parámetros de fluorescencia investigados proporcionan información específica sobre el rendimiento y la eficiencia del PSII (Baker, 2008). También se esperaban correlaciones altas entre algunos de estos parámetros de fluorescencia ( $Fv'/Fm'$  y  $\phi PSII$ ,  $r=0.70$  y qP y  $\phi PSII$ ,  $r=0.77$ ), considerando que el número de centros de reacción de PSII abiertos, la proporción de fotones utilizados para la fotoquímica del PSII y el flujo lineal de electrones describen diferentes aspectos de una funcionalidad PSII común (Maxwell & Johnson, 2000). Estas mismas correlaciones también fueron reportadas por otros autores (Ortiz et al., 2017; Salas Fernandez et al., 2015). Existió una correlación importante entre A y  $Fv'/Fm'$  ( $r=0.84$ ), lo que permite el uso de esta última variable para determinar de manera indirecta la tasa de fotosíntesis.

Se detectó una variación de DE mayor en la superficie abaxial que la adaxial, y esto coincide con trabajos realizados en varios cultivos (Bertolino et al., 2019; Liang et al., 1975). Varios estudios han reportado una relación positiva entre DE y gs (Muchow & Sinclair, 1989; Pearce et al., 2006), en coincidencia con este estudio, ya que los estomas son quienes regulan la tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> y vapor de agua entre las hojas y la atmósfera (Franks & Beerling, 2009).

Se detectó una asociación positiva entre A y gs. Esto es consistente con estudios previos en sorgo (Ferguson et al., 2021; Ortiz et al., 2017; Pan et al., 2022; Peng & Krieg, 1992; Salas Fernandez et al., 2015), maíz (Xie et al., 2021), arroz (Panda et al., 2018), y algunas otras especies (Cano et al., 2019; Faralli et al., 2019), donde se estableció que genotipos con mayor gs alcanzan mayores tasas de A. Particularmente la variación observada en EUAi estuvo más asociada a la variación en gs que a la variación en A. En coincidencia con estos resultados, Ohsumi et al. (2007) observaron que los cambios en la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> están asociados en gran medida con variaciones en gs utilizando distintas variedades de arroz.

A diferencia de otros estudios realizados en sorgo (Ferguson et al., 2021; Pan et al., 2022), en este estudio se observaron correlaciones significativas entre los caracteres estomáticos como DE y TE con los caracteres de intercambio gaseoso y fluorescencia de clorofila.

Se ha determinado que la forma de la hoja refleja una serie de compensaciones entre múltiples variables, incluida la captura de luz, el intercambio de gases y la amortiguación de temperatura (Nunes-Nesi et al., 2016). Pan et al. (2022) reportaron correlaciones significativas entre el AH y parámetros como A, gs, y EUAi, al igual que en este estudio.

La tasa de asimilación neta es una medida de la eficiencia fotosintética promedio ya que mide la ganancia neta de asimilados por unidad de área foliar y por unidad de tiempo. Esta tasa es alta cuando las plantas son pequeñas y sus hojas están expuestas a la luz solar directa. En varios cultivos se ha utilizado este tipo de medición, en el caso de soja, la TAN se la asocio con la tasa de crecimiento del cultivo (Kelly et al., 2021), en el caso del girasol, esta variable se relacionó positivamente con el rendimiento, ya que por cada unidad de aumento en la tasa de asimilación neta, se obtiene un incremento en la producción de semilla (Morales Morales et al., 2015). En nuestros estudios se reportaron una mayor correlación con las variables de morfología de hoja, tamaño de estoma y las variables de consumo de agua y eficiencia de uso de agua.

## CONCLUSIÓN

En este estudio se realizó un análisis de líneas de sorgo contrastantes en fotosíntesis seleccionadas previamente a través de un índice de selección por fluorescencia de clorofila y

contenido de clorofila en hoja. Los resultados en las variables medidas, los análisis de modelos mixtos y las correlaciones entre caracteres, permitieron confirmar las diferencias entre grupos.

Los genotipos del grupo ALTO presentaron mayores valores en parámetros fotosintéticos, contenido de clorofila, morfología de hojas, número y densidad de estomas comparados con los del grupo BAJO. Sin embargo, no se encontraron diferencias entre grupos en eficiencia de uso de agua.

Las asociaciones entre parámetros permitieron distinguir las interrelaciones entre variables asociadas a las diferencias entre grupos contrastantes. Entre ellas, se destaca la fuerte asociación entre la densidad de estomas y parámetros fotosintéticos ( $A$  y  $g_s$ ), lo que resalta la utilidad de las variables estomáticas como método indirecto de selección. Otra fuerte asociación se dio entre el AH y las variables de parámetros fotosintéticos lo que también permite ser un carácter importante para ser utilizado como método de selección para los programas de mejoramiento.

La correlación positiva encontrada en nuestro ensayo entre ancho de hoja (AH) y  $g_s$ , la mayor dependencia de EUAi en  $g_s$  que en  $A$ , y la correlación negativa entre AH y EUAi, revelaron caminos prometedores para mejorar la EUAi en cultivos C4.

## CONCLUSIÓN GENERAL

El presente trabajo de tesis propuso caracterizar la variabilidad fenotípica en un panel de más de 300 genotipos de sorgo a través de variables fotosintéticas y morfológicas a nivel de planta y hoja, y a su vez, aportar al entendimiento de sus bases genéticas. Para este panel de asociación de sorgo se encontró suficiente variabilidad en la mayoría de las variables fenotípicas. Se hallaron importantes correlaciones entre variables de crecimiento como ALT y variables de contenido de clorofila como SPAD, y entre variables de morfología de hoja y caracteres estomáticos. Es así que estos ensayos que exploran gran diversidad refuerzan la importancia de tener en cuenta estas correlaciones para el estudio de ideotipos para un mayor crecimiento y eficiencia de uso de agua en sorgo. La gran variabilidad fenotípica que posee este panel nos permite además de seleccionar caracteres de interés agronómico, mapear regiones genómicas asociadas a dichos caracteres fenotípicos mediante el mapeo por asociación de genoma completo.

Se utilizó la variabilidad natural del cultivo de sorgo para investigar simultáneamente caracteres de arquitectura de planta, morfología de hoja, contenido de clorofila, caracteres estomáticos y parámetros de fluorescencia de clorofila, algunos de ellos altamente correlacionados. Los resultados de nuestros estudios se compararon con regiones genómicas previamente identificadas a través de mapeo por asociación y estudios de mapeo de QTL en un análisis conjunto de ambos ensayos a campo. Este estudio permitió identificar regiones genómicas con efectos significativos sobre los caracteres bajo estudio. Algunas de estas regiones coinciden con otras previamente informadas por otros autores. Además, se detectaron regiones que controlan más de un carácter, fenómeno que podría deberse a la pleiotropía. Los resultados indicaron asociaciones consistentes para altura de planta, contenido de clorofila en hoja, ancho de hoja y largo de estoma, lo cual es útil en los programas de mejoramiento para diseñar y seleccionar el mejor ideotipo de sorgo para cada ambiente y sistema productivo.

El análisis factorial múltiple demostró ser una metodología de gran versatilidad para el tratamiento de información de tres vías. Los resultados que se obtienen con este método poseen información mucho más completa comparada con técnicas tradicionales como el análisis de componentes principales, en lo que se refiere a la interpretación del efecto del año y sus interacciones. Además, esta metodología permitió, a través de un índice de selección, mantener

la variabilidad fenotípica y genotípica de una gran población de sorgo, a su vez, observar que variables resultan más sensibles a los cambios ambientales. La variabilidad fenotípica se mantuvo en el ensayo de invernadero, al igual que las correlaciones entre variables, demostrando el poder del análisis multivariado utilizado para reducir este gran panel.

La validación de marcadores permitió demostrar que tanto al reducir la población, como al cambiar el tipo de ambiente, los SNPs significativos se detectaron en un gran porcentaje, y se mantuvieron dos marcadores, *S6\_42744899* y *S9\_57236778*, que son los que se encuentran cerca de genes de mayor efecto que controlan principalmente la altura de planta.

A partir de los resultados obtenidos, se concluye que la versión reducida del panel de asociación de sorgo desarrollada en el presente estudio permite realizar ensayos con una menor cantidad de parcelas, manteniendo su utilidad para el mapeo de regiones genómicas asociadas a caracteres de interés.

Por último, se realizó un análisis detallado de líneas de sorgo contrastantes en fotosíntesis seleccionadas previamente a través de un índice de selección por fluorescencia de clorofila y contenido de clorofila en hoja. Los resultados en las variables medidas, los análisis de modelos mixtos y las correlaciones entre caracteres, permitieron confirmar las diferencias entre grupos. Los genotipos del grupo ALTO presentaron mayores valores en parámetros fotosintéticos, contenido de clorofila, morfología de hojas, número y densidad de estomas comparados con los del grupo BAJO. Sin embargo, no se encontraron diferencias entre grupos en eficiencia de uso de agua. Las asociaciones entre parámetros permitieron distinguir las interrelaciones entre variables asociadas a las diferencias entre grupos contrastantes. Entre ellas, se destaca la fuerte asociación entre la densidad de estomas y parámetros fotosintéticos ( $A$  y  $g_s$ ), lo que resalta la utilidad de las variables estomáticas como método indirecto de selección. Otra fuerte asociación se dio entre el AH, un carácter altamente heredable, y las variables de parámetros fotosintéticos. Esto sugiere que la variable AH puede ser un carácter importante para ser utilizado como método de selección en programas de mejoramiento. La correlación positiva encontrada en nuestro ensayo entre ancho de hoja (AH) y  $g_s$ , la mayor dependencia de  $EUA_i$  en  $g_s$  que en  $A$ , y la correlación negativa entre AH y  $EUA_i$ , revelan caminos prometedores para mejorar la  $EUA_i$  en cultivos C4.

Se ha informado que una mayor densidad estomática está correlacionada con estomas más pequeños, y que además los estomas más pequeños responden más rápidamente a las señales

ambientales cambiantes, una prioridad futura podría ser la selección de cultivares con estas características anatómicas o la identificación de regiones genómicas que correspondan a dichos rasgos de interés.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abdi, H. (2007). RV Coefficient and Congruence Coefficient. In *Encyclopedia of Measurement and Statistics* (pp. 1–10).
- Atwell, S., Huang, Y. S., Vilhjálmsson, B. J., Willems, G., Horton, M., Li, Y., Meng, D., Platt, A., Tarone, A. M., Hu, T. T., Jiang, R., Mulyati, N. W., Zhang, X., Amer, M. A., Baxter, I., Brachi, B., Chory, J., Dean, C., Debieu, M., ... Nordborg, M. (2010). Genome-wide association study of 107 phenotypes in *Arabidopsis thaliana* inbred lines. *Nature*, *465*(7298), 627–631. <https://doi.org/10.1038/nature08800>
- Bai, C., Wang, C., Wang, P., Zhu, Z., Cong, L., Li, D., Liu, Y., Zheng, W., & Lu, X. (2017). QTL mapping of agronomically important traits in sorghum (*Sorghum bicolor* L.). *Euphytica*, *213*(12), 285. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-2075-1>
- Baird, A. S., Taylor, S. H., Pasquet-Kok, J., Vuong, C., Zhang, Y., Watcharamongkol, T., Scoffoni, C., Edwards, E. J., Christin, P.-A., Osborne, C. P., & Sack, L. (2021). Developmental and biophysical determinants of grass leaf size worldwide. *Nature*, *592*(7853), 242–247. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03370-0>
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, *59*, 89–113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- Balota, M., Payne, W. A., Rooney, W., & Rosenow, D. (2008). Gas Exchange and Transpiration Ratio in Sorghum. *Crop Science*, *48*(6), 2361–2371. <https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci2008.01.0051>
- Bertolino, L. T., Caine, R. S., & Gray, J. E. (2019). Impact of Stomatal Density and Morphology on Water-Use Efficiency in a Changing World. *Frontiers in Plant Science*, *10*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00225>
- Bheemanahalli, R., Wang, C., Bashir, E., Chiluwal, A., Pokharel, M., Perumal, R., Moghimi, N., Ostmeier, T., Caragea, D., & Jagadish, S. V. K. (2021). Classical phenotyping and deep learning concur on genetic control of stomatal density and area in sorghum. *Plant Physiology*, *186*(3), 1562–1579. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab174>
- Bouchet, S., Olatoye, M. O., Marla, S. R., Perumal, R., Tesso, T., Yu, J., Tuinstra, M., & Morris,

- G. P. (2017). Increased Power To Dissect Adaptive Traits in Global Sorghum Diversity Using a Nested Association Mapping Population. *Genetics*, 206(2), 573–585. <https://doi.org/10.1534/genetics.116.198499>
- Boyles, R. E., Pfeiffer, B. K., Cooper, E. A., Zielinski, K. J., Myers, M. T., Rooney, W. L., & Kresovich, S. (2017). Quantitative Trait Loci Mapping of Agronomic and Yield Traits in Two Grain Sorghum Biparental Families. *Crop Science*, 57(5), 2443–2456. <https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci2016.12.0988>
- Bradbury, P. J., Zhang, Z., Kroon, D. E., Casstevens, T. M., Ramdoss, Y., & Buckler, E. S. (2007). TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics*, 23(19), 2633–2635. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm308>
- Breizman, M. W., Bao, Y., Tang, L., Schnable, P. S., & Salas-Fernandez, M. G. (2019). Linkage disequilibrium mapping of high-throughput image-derived descriptors of plant architecture traits under field conditions. *Field Crops Research*, 244, 107619. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107619>
- Briggs, L. J., & Shantz, H. L. (1913). *The water requirement of plants* (Issues 284–285). US Government Printing Office.
- Brown, P. J., Klein, P. E., Bortiri, E., Acharya, C. B., Rooney, W. L., & Kresovich, S. (2006). Inheritance of inflorescence architecture in sorghum. *Theoretical and Applied Genetics*, 113(5), 931–942. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0352-9>
- Brown, P. J., Rooney, W. L., Franks, C., Kresovich, S., Grzybowski, M. W., Zwiener, M., Jin, H., Wijewardane, N. K., Atefi, A., Naldrett, M. J., Alvarez, S., Ge, Y., Schnable, J. C., Mantilla-Perez, M. B., Bao, Y., Tang, L., Schnable, P. S., Salas-Fernandez, M. G., Zhang, D., ... Paterson, A. H. (2008). Efficient Mapping of Plant Height Quantitative Trait Loci in a Sorghum Association Population With Introgressed Dwarfing Genes. *BMC Plant Biology*, 184(1), 629–637. <https://doi.org/10.1104/pp.20.00632>
- Cano, F. J., Sharwood, R. E., Cousins, A. B., & Ghannoum, O. (2019). The role of leaf width and conductances to CO<sub>2</sub> in determining water use efficiency in C<sub>4</sub> grasses. *New Phytologist*, 223(3), 1280–1295. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/nph.15920>
- Casa, A. M., Pressoir, G., Brown, P. J., Mitchell, S. E., Rooney, W. L., Tuinstra, M. R., Franks,

- C. D., & Kresovich, S. (2008). Community Resources and Strategies for Association Mapping in Sorghum. *Crop Science*, 48(1), 30–40. <https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci2007.02.0080>
- Chen, J., Xin, Z., & Laza, H. (2019). Registration of BTx623dw5, a New Sorghum Dwarf Mutant. *Journal of Plant Registrations*, 13(2), 254–257. <https://doi.org/https://doi.org/10.3198/jpr2018.09.0058crgs>
- Cousins, A. B., Adam, N. R., Wall, G. W., Kimball, B. A., Pinter Jr, P. J., Ottman, M. J., Leavitt, S. W., & Webber, A. N. (2002). Photosystem II energy use, non-photochemical quenching and the xanthophyll cycle in Sorghumbicolor grown under drought and free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) conditions. *Plant, Cell & Environment*, 25(11), 1551–1559. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00935.x>
- Crasta, O. R., Xu, W. W., Rosenow, D. T., Mullet, J., & Nguyen, H. T. (1999). Mapping of post-flowering drought resistance traits in grain sorghum: association between QTLs influencing premature senescence and maturity. *Molecular and General Genetics MGG*, 262(3), 579–588. <https://doi.org/10.1007/s004380051120>
- Del Medico, A. P., Cabodevila, V. G., Vitelleschi, M. S., & Pratta, G. R. (2019). Multivariate estimate of heritability for quality traits in tomatoes by the multiple factor analysis. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 54. <https://doi.org/10.1590/S1678-3921.pab2019.v54.00064>
- Del Medico, A. P., Cabodevila, V. G., Vitelleschi, M. S., & Pratta, G. R. (2020). Characterization of tomato generations according to a three-way data analysis. *Bragantia*, 79(1), 8–18. <https://doi.org/10.1590/1678-4499.20190047>
- Del Medico, A. P., Ermini, J. L., Tenaglia, G., Lavalle, A., Vitelleschi, M. S., & Pratta, G. R. (2018). ANÁLISIS FACTORIAL MÚLTIPLE PARA LA CARACTERIZACIÓN DE PLANTAS DE BANANA SEGÚN EL AMBIENTE DE CRECIMIENTO INICIAL. *Saber y Saber Hacer Con Estadística: XLVI Coloquio Argentino de Estadística-XLVI CAE y 4ta Jornada de Educación Estadística*, 159–160.
- Del Medico, A. P., Keim, C., Romero, H., Pratta, G. R., & Tenaglia, G. C. (2021). Mejoramiento genético de banana en Argentina. *Agromensajes de La Facultad 60 : 14-20. (Agosto 2021)*. <http://hdl.handle.net/20.500.12123/10346>

- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C. W. (2011). *InfoStat* (versión 24). Universidad Nacional de Córdoba. <http://www.infostat.com.ar/>
- Duncan, W. G., Loomis, R. S., Williams, W. A., & Hanau, R. (1967). A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia*, *38*(4), 181–205.
- Dwyer, L. M., Tollenaar, M., & Houwing, L. (1991). A nondestructive method to monitor leaf greenness in corn. *Canadian Journal of Plant Science*, *71*(2), 505–509. <https://doi.org/10.4141/cjps91-070>
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011). A Robust, Simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species. *PLOS ONE*, *6*(5), e19379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>
- Escofier, B., & Pagès, J. (1992). *Análisis factoriales simples y múltiples: objetivos, métodos e interpretación*. Universidad del País Vasco Bilbao.
- Evanno, G., Regnaut, S., & Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology*, *14*(8), 2611–2620. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Evans, J. R. (1999). Leaf anatomy enables more equal access to light and CO<sub>2</sub> between chloroplasts. *New Phytologist*, *143*(1), 93–104. <https://doi.org/DOI:10.1046/j.1469-8137.1999.00440.x>
- Faralli, M., Matthews, J., & Lawson, T. (2019). Exploiting natural variation and genetic manipulation of stomatal conductance for crop improvement. *Current Opinion in Plant Biology*, *49*, 1–7. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.01.003>
- Felderhoff, T. J., Murray, S. C., Klein, P. E., Sharma, A., Hamblin, M. T., Kresovich, S., Vermerris, W., & Rooney, W. L. (2012). QTLs for Energy-related Traits in a Sweet × Grain Sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] Mapping Population. *Crop Science*, *52*(5), 2040–2049. <https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci2011.11.0618>
- Feltus, F. A., Hart, G. E., Schertz, K. F., Casa, A. M., Kresovich, S., Abraham, S., Klein, P. E., Brown, P. J., & Paterson, A. H. (2006). Alignment of genetic maps and QTLs between

- inter- and intra-specific sorghum populations. *Theoretical and Applied Genetics*, *112*(7), 1295–1305. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0232-3>
- Ferguson, J. N., Fernandes, S. B., Monier, B., Miller, N. D., Allen, D., Dmitrieva, A., Schmuker, P., Lozano, R., Valluru, R., Buckler, E. S., Gore, M. A., Brown, P. J., Spalding, E. P., & Leakey, A. D. B. (2021). Machine learning-enabled phenotyping for GWAS and TWAS of WUE traits in 869 field-grown sorghum accessions. *Plant Physiology*, *187*(3), 1481–1500. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab346>
- Fiedler, K., Bekele, W. A., Duensing, R., Gründig, S., Snowdon, R., Stützel, H., Zacharias, A., & Uptmoor, R. (2014). Genetic dissection of temperature-dependent sorghum growth during juvenile development. *Theoretical and Applied Genetics*, *127*(9), 1935–1948. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2350-7>
- Fiedler, K., Bekele, W. A., Matschegewski, C., Snowdon, R., Wieckhorst, S., Zacharias, A., & Uptmoor, R. (2016). Cold tolerance during juvenile development in sorghum: a comparative analysis by genomewide association and linkage mapping. *Plant Breeding*, *135*(5), 598–606. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/pbr.12394>
- Flint-Garcia, S. A., Thornsberry, J. M., & Buckler, E. S. (2003). Structure of Linkage Disequilibrium in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, *54*(1), 357–374. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.031902.134907>
- Franks, P. J., & Beerling, D. J. (2009). Maximum leaf conductance driven by CO<sub>2</sub> effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(25), 10343–10347. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904209106>
- Franks, P. J., & Farquhar, G. D. (2007). The Mechanical Diversity of Stomata and Its Significance in Gas-Exchange Control. *Plant Physiology*, *143*(1), 78–87. <https://doi.org/10.1104/pp.106.089367>
- Fu, Y., Xu, G., Chen, H., Wang, X., Chen, Q., Huang, C., Li, D., Xu, D., Tian, J., Wu, W., Lu, S., Li, C., & Tian, F. (2019). QTL mapping for leaf morphology traits in a large maize-teosinte population. *Molecular Breeding*, *39*(7), 103. <https://doi.org/10.1007/s11032-019-1012-5>
- Geetika, G., van Oosterom, E. J., George-Jaeggli, B., Mortlock, M. Y., Deifel, K. S., McLean,

- G., & Hammer, G. L. (2019). Genotypic variation in whole-plant transpiration efficiency in sorghum only partly aligns with variation in stomatal conductance. *Functional Plant Biology*, *46*(12), 1072–1089. <https://doi.org/10.1071/FP18177>
- Gelli, M., Konda, A. R., Liu, K., Zhang, C., Clemente, T. E., Holding, D. R., & Dweikat, I. M. (2017). Validation of QTL mapping and transcriptome profiling for identification of candidate genes associated with nitrogen stress tolerance in sorghum. *BMC Plant Biology*, *17*(1), 123. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1064-9>
- Gelli, M., Mitchell, S. E., Liu, K., Clemente, T. E., Weeks, D. P., Zhang, C., Holding, D. R., & Dweikat, I. M. (2016). Mapping QTLs and association of differentially expressed gene transcripts for multiple agronomic traits under different nitrogen levels in sorghum. *BMC Plant Biology*, *16*(1), 16. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0696-x>
- Ghannoum, O., Evans, J. R., & von Caemmerer, S. (2011). Nitrogen and Water Use Efficiency of C4 Plants. In A. S. Raghavendra & R. F. Sage (Eds.), *C4 Photosynthesis and Related CO2 Concentrating Mechanisms* (pp. 129–146). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-9407-0\\_8](https://doi.org/10.1007/978-90-481-9407-0_8)
- Giunta, F., Motzo, R., & Deidda, M. (2002). SPAD readings and associated leaf traits in durum wheat, barley and triticale cultivars. *Euphytica*, *125*(2), 197–205. <https://doi.org/10.1023/A:1015878719389>
- Greenland, D. J., Gregory, P. J., Nye, P. H., & Evans, L. T. (1997). Adapting and improving crops: the endless task. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *352*(1356), 901–906. <https://doi.org/10.1098/rstb.1997.0069>
- Grzybowski, M. W., Zwiener, M., Jin, H., Wijewardane, N. K., Atefi, A., Naldrett, M. J., Alvarez, S., Ge, Y., & Schnable, J. C. (2022). Variation in morpho-physiological and metabolic responses to low nitrogen stress across the sorghum association panel. *BMC Plant Biology*, *22*(1), 433. <https://doi.org/10.1186/s12870-022-03823-2>
- Guan, Y., Wang, H., Qin, L., Zhang, H., Yang, Y., Gao, F., Li, R., & Wang, H. (2011). QTL mapping of bio-energy related traits in Sorghum. *Euphytica*, *182*(3), 431–440. <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0528-5>
- Guindo, D., Teme, N., Vaksmann, M., Doumbia, M., Vilmus, I., Guitton, B., Sissoko, A.,

- Mestres, C., Davrieux, F., Fliedel, G., Kouressy, M., Courtois, B., & Rami, J.-F. (2019). Quantitative trait loci for sorghum grain morphology and quality traits: Toward breeding for a traditional food preparation of West-Africa. *Journal of Cereal Science*, *85*, 256–272. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jcs.2018.11.012>
- Hardy, O. J., & Vekemans, X. (2002). spagedi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*, *2*(4), 618–620. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x>
- Harris, K., Subudhi, P. K., Borrell, A., Jordan, D., Rosenow, D., Nguyen, H., Klein, P., Klein, R., & Mullet, J. (2007). Sorghum stay-green QTL individually reduce post-flowering drought-induced leaf senescence. *Journal of Experimental Botany*, *58*(2), 327–338. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl225>
- Hart, G. E., Schertz, K. F., Peng, Y., & Syed, N. H. (2001). Genetic mapping of Sorghum bicolor (L.) Moench QTLs that control variation in tillering and other morphological characters. *Theoretical and Applied Genetics*, *103*(8), 1232–1242. <https://doi.org/10.1007/s001220100582>
- Henderson, C. R. (1975). Best Linear Unbiased Estimation and Prediction under a Selection Model. *Biometrics*, *31*(2), 423–447. <https://doi.org/10.2307/2529430>
- Henderson, S., Caemmerer, S. von, Farquhar, G. D., Wade, L., & Hammer, G. (1998). Correlation between carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in lines of the C<sub>4</sub> species Sorghum bicolor in the glasshouse and the field. *Functional Plant Biology*, *25*(1), 111–123. <https://doi.org/10.1071/PP95033>
- Hetherington, A. M., & Woodward, F. I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, *424*(6951), 901–908. <https://doi.org/10.1038/nature01843>
- Higgins, R. H., Thurber, C. S., Assaranurak, I., & Brown, P. J. (2014). Multiparental Mapping of Plant Height and Flowering Time QTL in Partially Isogenic Sorghum Families. *G3 Genes/Genomes/Genetics*, *4*(9), 1593–1602. <https://doi.org/10.1534/g3.114.013318>
- Hilley, J., Truong, S., Olson, S., Morishige, D., & Mullet, J. (2016a). Identification of Dw1, a Regulator of Sorghum Stem Internode Length. *PLOS ONE*, *11*(3), e0151271. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151271>

- Hilley, J., Truong, S., Olson, S., Morishige, D., & Mullet, J. (2016b). Identification of Dw1, a Regulator of Sorghum Stem Internode Length. *PLOS ONE*, *11*(3), e0151271. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151271>
- Huang, X., Wei, X., Sang, T., Zhao, Q., Feng, Q., Zhao, Y., Li, C., Zhu, C., Lu, T., Zhang, Z., Li, M., Fan, D., Guo, Y., Wang, A., Wang, L., Deng, L., Li, W., Lu, Y., Weng, Q., ... Han, B. (2010). Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. *Nature Genetics*, *42*(11), 961–967. <https://doi.org/10.1038/ng.695>
- IPCC. (2022). *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. <https://doi.org/doi:10.1017/9781009325844>
- Kapanigowda, M. H., Payne, W. A., Rooney, W. L., Mullet, J. E., & Balota, M. (2014). Quantitative trait locus mapping of the transpiration ratio related to preflowering drought tolerance in sorghum (*Sorghum bicolor*). *Functional Plant Biology*, *41*(11), 1049–1065. <https://doi.org/10.1071/FP13363>
- Kelly, S. J., Cano, M. G., Fanello, D. D., Tambussi, E. A., & Guiamet, J. J. (2021). Extended photoperiods after flowering increase the rate of dry matter production and nitrogen assimilation in mid maturing soybean cultivars. *Field Crops Research*, *265*, 108104. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108104>
- Kharel, R., Ghimire, S., Ojha, B., Koirala, K. B., Kharel, R., Ghimire, S. K., Ojha, B. R., & Koirala, K. B. (2017). Estimation of Genetic Parameters, Correlation and Path Coefficient Analysis of Different Genotypes of Maize (*Zea Mays* L.). *International Journal of Agriculture Innovations and Research*, *6*(1), 2319–2333. <https://www.researchgate.net/publication/344387240>
- Kidambi, S. P., Krieg, D. R., & Nguen, H. T. (1990). Parental influences on gas exchange rates in grain sorghum. *Euphytica*, *50*(2), 139–146. <https://doi.org/10.1007/BF00023637>
- Kimber, C. T. (2000). Origins of domesticated sorghum and its early diffusion to China and India. *Sorghum: Origin, History, Technology, and Production* (Smith, CW and Frederiksen, RA Eds.) Pp, 3–97.
- Kong, W., Jin, H., Franks, C. D., Kim, C., Bandopadhyay, R., Rana, M. K., Auckland, S. A.,

- Goff, V. H., Rainville, L. K., Burow, G. B., Woodfin, C., Burke, J. J., & Paterson, A. H. (2013). Genetic Analysis of Recombinant Inbred Lines for Sorghum bicolor × Sorghum propinquum. *G3 Genes/Genomes/Genetics*, 3(1), 101–108. <https://doi.org/10.1534/g3.112.004499>
- Kong, W., Kim, C., Zhang, D., Guo, H., Tan, X., Jin, H., Zhou, C., Shuang, L., Goff, V., Sezen, U., Pierce, G., Compton, R., Lemke, C., Robertson, J., Rainville, L., Auckland, S., & Paterson, A. H. (2018). Genotyping by Sequencing of 393 Sorghum bicolor BTx623 × IS3620C Recombinant Inbred Lines Improves Sensitivity and Resolution of QTL Detection. *G3 Genes/Genomes/Genetics*, 8(8), 2563–2572. <https://doi.org/10.1534/g3.118.200173>
- Langridge, P., Lagudah, E. S., Holton, T. A., Appels, R., Sharp, P. J., & Chalmers, K. J. (2001). Trends in genetic and genome analyses in wheat: a review. *Australian Journal of Agricultural Research*, 52(12), 1043–1077. <https://doi.org/10.1071/AR01082>
- Lawson, T., & Blatt, M. R. (2014). Stomatal Size, Speed, and Responsiveness Impact on Photosynthesis and Water Use Efficiency. *Plant Physiology*, 164(4), 1556–1570. <https://doi.org/10.1104/pp.114.237107>
- Lawson, T., James, W., & Weyers, J. (1998). A surrogate measure of stomatal aperture. *Journal of Experimental Botany*, 49(325), 1397–1403. <https://doi.org/10.1093/jxb/49.325.1397>
- Lawson, T., & Weyers, J. (1999). Spatial and temporal variation in gas exchange over the lower surface of Phaseolus vulgaris L. primary leaves. *Journal of Experimental Botany*, 50(337), 1381–1391. <https://doi.org/10.1093/jxb/50.337.1381>
- Leakey, A. D. B. (2009). Rising atmospheric carbon dioxide concentration and the future of C4 crops for food and fuel. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1666), 2333–2343. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1517>
- Leakey, A. D. B., Ferguson, J. N., Pignon, C. P., Wu, A., Jin, Z., Hammer, G. L., & Lobell, D. B. (2019). Water Use Efficiency as a Constraint and Target for Improving the Resilience and Productivity of C3 and C4 Crops. *Annual Review of Plant Biology*, 70(1), 781–808. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040305>
- Li, Q., Lu, X., Wang, C., Shen, L., Dai, L., He, J., Yang, L., Li, P., Hong, Y., Zhang, Q., Dong,

- G., Hu, J., Zhang, G., Ren, D., Gao, Z., Guo, L., Qian, Q., Zhu, L., & Zeng, D. (2022). Genome-wide association study and transcriptome analysis reveal new QTL and candidate genes for nitrogen-deficiency tolerance in rice. *The Crop Journal*, *10*(4), 942–951. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.12.006>
- Li, X., Li, X., Fridman, E., Tesso, T. T., & Yu, J. (2015). Dissecting repulsion linkage in the dwarfing gene Dw3 region for sorghum plant height provides insights into heterosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(38), 11823–11828. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509229112>
- Liang, G. H., Dayton, A. D., Chu, C. C., & Casady, A. J. (1975). Heritability of Stomatal Density and Distribution on Leaves of Grain Sorghum1. *Crop Science*, *15*(4), crops1975.0011183X001500040034x. <https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci1975.0011183X001500040034x>
- Lin, Y. R., Schertz, K. F., & Paterson, A. H. (1995). Comparative analysis of QTLs affecting plant height and maturity across the Poaceae, in reference to an interspecific sorghum population. *Genetics*, *141*(1), 391–411. <https://doi.org/10.1093/genetics/141.1.391>
- Liu, H., Liu, H., Zhou, L., & Lin, Z. (2019). Genetic Architecture of domestication- and improvement-related traits using a population derived from *Sorghum virgatum* and *Sorghum bicolor*. *Plant Science*, *283*, 135–146. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.02.013>
- Loiselle, B. A., Sork, V. L., Nason, J., & Graham, C. (1995). Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *PSYCHOTRIA OFFICINALIS* (RuBIACEAE). *American Journal of Botany*, *82*(11), 1420–1425. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb12679.x>
- Long, S. P., Zhu, X.-G., NAIDU, S. L., & ORT, D. R. (2006). Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant, Cell & Environment*, *29*(3), 315–330. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01493.x>
- Luo, F., Pei, Z., Zhao, X., Liu, H., Jiang, Y., & Sun, S. (2020). Genome-Wide Association Study for Plant Architecture and Bioenergy Traits in Diverse Sorghum and Sudangrass Germplasm. In *Agronomy* (Vol. 10, Issue 10). <https://doi.org/10.3390/agronomy10101602>

- Mace, E., Innes, D., Hunt, C., Wang, X., Tao, Y., Baxter, J., Hassall, M., Hathorn, A., & Jordan, D. (2019). The Sorghum QTL Atlas: a powerful tool for trait dissection, comparative genomics and crop improvement. *Theoretical and Applied Genetics*, *132*(3), 751–766. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3212-5>
- Mace, E. S., Hunt, C. H., & Jordan, D. R. (2013). Supermodels: sorghum and maize provide mutual insight into the genetics of flowering time. *Theoretical and Applied Genetics*, *126*(5), 1377–1395. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2059-z>
- Mace, E. S., Singh, V., Van Oosterom, E. J., Hammer, G. L., Hunt, C. H., & Jordan, D. R. (2012). QTL for nodal root angle in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) co-locate with QTL for traits associated with drought adaptation. *Theoretical and Applied Genetics*, *124*(1), 97–109. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1690-9>
- Madhusudhana, R., & Patil, J. V. (2013). A major QTL for plant height is linked with bloom locus in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Euphytica*, *191*(2), 259–268. <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0812-z>
- Mantilla-Perez, M. B., Bao, Y., Tang, L., Schnable, P. S., & Salas-Fernandez, M. G. (2020). Toward “Smart Canopy” Sorghum: Discovery of the Genetic Control of Leaf Angle Across Layers. *Plant Physiology*, *184*(4), 1927–1940. <https://doi.org/10.1104/pp.20.00632>
- Mantilla Perez, M. B., Zhao, J., Yin, Y., Hu, J., & Salas Fernandez, M. G. (2014). Association mapping of brassinosteroid candidate genes and plant architecture in a diverse panel of *Sorghum bicolor*. *Theoretical and Applied Genetics*, *127*(12), 2645–2662. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2405-9>
- Marla, S. R., Burow, G., Chopra, R., Hayes, C., Olatoye, M. O., Felderhoff, T., Hu, Z., Raymundo, R., Perumal, R., & Morris, G. P. (2019). Genetic Architecture of Chilling Tolerance in Sorghum Dissected with a Nested Association Mapping Population. *G3 Genes/Genomes/Genetics*, *9*(12), 4045–4057. <https://doi.org/10.1534/g3.119.400353>
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, *51*(345), 659–668. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- McCormick, R. F., Truong, S. K., & Mullet, J. E. (2016). 3D Sorghum Reconstructions from

- Depth Images Identify QTL Regulating Shoot Architecture . *Plant Physiology*, *172*(2), 823–834. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00948>
- Miao, C., Xu, Y., Liu, S., Schnable, P. S., & Schnable, J. C. (2020). Increased Power and Accuracy of Causal Locus Identification in Time Series Genome-wide Association in Sorghum . *Plant Physiology*, *183*(4), 1898–1909. <https://doi.org/10.1104/pp.20.00277>
- Minimassom, P. N., Nofou, O., Hamidou, T., Mahamadou, S., Ljupcho, J., Mukhtar, A. G. A., & Djibril, Y. (2020). Sorghum mutation breeding for tolerance to water deficit under climate change. *Journal of Plant Breeding and Crop Science*, *12*(3), 192–199. <https://doi.org/10.5897/jpbcs2020.0886>
- Mocoeur, A., Zhang, Y.-M., Liu, Z.-Q., Shen, X., Zhang, L.-M., Rasmussen, S. K., & Jing, H.-C. (2015). Stability and genetic control of morphological, biomass and biofuel traits under temperate maritime and continental conditions in sweet sorghum (*Sorghum bicolor*). *Theoretical and Applied Genetics*, *128*(9), 1685–1701. <https://doi.org/10.1007/s00122-015-2538-5>
- Morales Morales, E. J., Morales-Rosales, E. J., Díaz-López, E., Cruz-Luna, A. J., Medina-Arias, N., & Guerrero-De La Cruz, M. (2015). Tasa de asimilación neta y rendimiento de girasol en función de urea y urea de liberación lenta. *Agrociencia*, *49*(2), 163–176.
- Morris, G. P., Ramu, P., Deshpande, S. P., Hash, C. T., Shah, T., Upadhyaya, H. D., Riera-Lizarazu, O., Brown, P. J., Acharya, C. B., Mitchell, S. E., Harriman, J., Glaubitz, J. C., Buckler, E. S., & Kresovich, S. (2013). Population genomic and genome-wide association studies of agroclimatic traits in sorghum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(2), 453–458. <https://doi.org/10.1073/pnas.1215985110>
- Muchow, R. C., & Sinclair, T. R. (1989). Epidermal conductance, stomatal density and stomatal size among genotypes of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Plant, Cell & Environment*, *12*(4), 425–431. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1989.tb01958.x>
- Multani, D. S., Briggs, S. P., Chamberlin, M. A., Blakeslee, J. J., Murphy, A. S., & Johal, G. S. (2003). Loss of an MDR Transporter in Compact Stalks of Maize br2 and Sorghum dw3 Mutants. *Science*, *302*(5642), 81–84. <https://doi.org/10.1126/science.1086072>
- Mural, R. V., Grzybowski, M., Miao, C., Damke, A., Sapkota, S., Boyles, R. E., Salas

- Fernandez, M. G., Schnable, P. S., Sigmon, B., Kresovich, S., & Schnable, J. C. (2021). Meta-analysis identifies pleiotropic loci controlling phenotypic trade-offs in sorghum. *Genetics*, *218*(3), iyab087. <https://doi.org/10.1093/genetics/iyab087>
- Nagaraja Reddy, R., Madhusudhana, R., Murali Mohan, S., Chakravarthi, D. V. N., Mehtre, S. P., Seetharama, N., & Patil, J. V. (2013). Mapping QTL for grain yield and other agronomic traits in post-rainy sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Theoretical and Applied Genetics*, *126*(8), 1921–1939. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2107-8>
- Newell, M. A., Asoro, F. G., Scott, M. P., White, P. J., Beavis, W. D., & Jannink, J.-L. (2012). Genome-wide association study for oat (*Avena sativa* L.) beta-glucan concentration using germplasm of worldwide origin. *Theoretical and Applied Genetics*, *125*(8), 1687–1696. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1945-0>
- Nunes-Nesi, A., Nascimento, V. de L., de Oliveira Silva, F. M., Zsögön, A., Araújo, W. L., & Sulpice, R. (2016). Natural genetic variation for morphological and molecular determinants of plant growth and yield. *Journal of Experimental Botany*, *67*(10), 2989–3001. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw124>
- Ohsumi, A., Kanemura, T., Homma, K., Horie, T., & Shiraiwa, T. (2007). Genotypic variation of stomatal conductance in relation to stomatal density and length in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Production Science*, *10*(3), 322–328. <https://doi.org/10.1626/pps.10.322>
- Örcen et al. (2013). Variation in stomatal traits based on plant growth parameters in Corn (*Zea mays* L.). *Annals of Biological Research*, *4*(11), 25–29.
- Ortiz, D., Hu, J., & Salas Fernandez, M. G. (2017). Genetic architecture of photosynthesis in *Sorghum bicolor* under non-stress and cold stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, *68*(16), 4545–4557. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx276>
- Osmond, C. B., Björkman, O., & Anderson, D. J. (1980). *Physiological processes in plant ecology: toward a synthesis with Atriplex*. Springer Science & Business Media.
- Pagès, J. (2004). Multiple factor analysis: Main features and application to sensory data. *Revista Colombiana de Estadística*, *27*(1), 1–26.
- Pan, L., George-Jaeggli, B., Borrell, A., Jordan, D., Koller, F., Al-Salman, Y., Ghannoum, O., & Cano, F. J. (2022). Coordination of stomata and vein patterns with leaf width underpins

- water-use efficiency in a C4 crop. *Plant, Cell & Environment*, 45(6), 1612–1630. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/pce.14225>
- Panda, D., Mahakhud, A., Mohanty, B., Mishra, S. S., & Barik, J. (2018). Genotypic variation of photosynthetic gas exchange and stomatal traits in some traditional rice (*Oryza sativa* L.) landraces from Koraput, India for crop improvement. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 24(5), 973–983. <https://doi.org/10.1007/s12298-018-0542-3>
- Pasam, R. K., Sharma, R., Malosetti, M., van Eeuwijk, F. A., Haseneyer, G., Kilian, B., & Graner, A. (2012). Genome-wide association studies for agronomical traits in a world wide spring barley collection. *BMC Plant Biology*, 12(1), 16. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-16>
- Paterson, A. H., Bowers, J. E., Bruggmann, R., Dubchak, I., Grimwood, J., Gundlach, H., Haberer, G., Hellsten, U., Mitros, T., Poliakov, A., Schmutz, J., Spannagl, M., Tang, H., Wang, X., Wicker, T., Bharti, A. K., Chapman, J., Feltus, F. A., Gowik, U., ... Rokhsar, D. S. (2009). The Sorghum bicolor genome and the diversification of grasses. *Nature*, 457(7229), 551–556. <https://doi.org/10.1038/nature07723>
- Pearce, D. W., Millard, S., Bray, D. F., & Rood, S. B. (2006). Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology*, 26(2), 211–218. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.2.211>
- Peng, S., García, F. V., Laza, R. C., & Cassman, K. G. (1993). Adjustment for Specific Leaf Weight Improves Chlorophyll Meter's Estimate of Rice Leaf Nitrogen Concentration. *Agronomy Journal*, 85(5), 987–990. <https://doi.org/https://doi.org/10.2134/agronj1993.00021962008500050005x>
- Peng, S., & Krieg, D. R. (1992). Gas Exchange Traits and Their Relationship to Water Use Efficiency of Grain Sorghum. *Crop Science*, 32(2), [crops1992.0011183X003200020022x](https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci1992.0011183X003200020022x). <https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci1992.0011183X003200020022x>
- Peng, S., Krieg, D. R., & Girma, F. S. (1991). Leaf photosynthetic rate is correlated with biomass and grain production in grain sorghum lines. *Photosynthesis Research*, 28(1), 1–7. <https://doi.org/10.1007/BF00027171>

- Pereira, M. G., & Lee, M. (1995). Identification of genomic regions affecting plant height in sorghum and maize. *Theoretical and Applied Genetics*, *90*(3), 380–388. <https://doi.org/10.1007/BF00221980>
- Pham, A.-T., Maurer, A., Pillen, K., Brien, C., Dowling, K., Berger, B., Eglinton, J. K., & March, T. J. (2019). Genome-wide association of barley plant growth under drought stress using a nested association mapping population. *BMC Plant Biology*, *19*(1), 134. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1723-0>
- Phuong, N., Stützel, H., & Uptmoor, R. (2013). Quantitative trait loci associated to agronomic traits and yield components in a Sorghum bicolor L. Moench RIL population cultivated under pre-flowering drought and well-watered conditions. *Agricultural Sciences*, *04*(12), 781–791. <https://doi.org/10.4236/as.2013.412107>
- Pritchard, J. K., Stephens, M., Rosenberg, N. A., & Donnelly, P. (2000). Association Mapping in Structured Populations. *The American Journal of Human Genetics*, *67*(1), 170–181. <https://doi.org/https://doi.org/10.1086/302959>
- Quinby, J. R., & Karper, R. E. (1953). Inheritance of height in sorghum. In *Abstracts of the Annual Meetings of the American Society of Agronomy, Dallas, Texas 1953*.
- R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing* (4.1.3 2022). <https://www.r-project.org/>
- Rama Reddy, N. R., Ragimasalawada, M., Sabbavarapu, M. M., Nadoor, S., & Patil, J. V. (2014). Detection and validation of stay-green QTL in post-rainy sorghum involving widely adapted cultivar, M35-1 and a popular stay-green genotype B35. *BMC Genomics*, *15*(1), 909. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-909>
- Ramalingam, A. P., Mohanavel, W., Kambale, R., Rajagopalan, V. R., Marla, S. R., Prasad, P. V. V., Muthurajan, R., & Perumal, R. (2023). Pilot-scale genome-wide association mapping in diverse sorghum germplasms identified novel genetic loci linked to major agronomic, root and stomatal traits. *Scientific Reports*, *13*(1), 21917. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-48758-2>
- Rami, J.-F., Dufour, P., Trouche, G., Fliedel, G., Mestres, C., Davrieux, F., Blanchard, P., & Hamon, P. (1998). Quantitative trait loci for grain quality, productivity, morphological and

- agronomical traits in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench). *Theoretical and Applied Genetics*, 97(4), 605–616. <https://doi.org/10.1007/s001220050936>
- Ritter, K. B., Jordan, D. R., Chapman, S. C., Godwin, I. D., Mace, E. S., & Lynne McIntyre, C. (2008). Identification of QTL for sugar-related traits in a sweet × grain sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) recombinant inbred population. *Molecular Breeding*, 22(3), 367–384. <https://doi.org/10.1007/s11032-008-9182-6>
- Rooney, W. L., Blumenthal, J., Bean, B., & Mullet, J. E. (2007). Designing sorghum as a dedicated bioenergy feedstock. *Biofuels, Bioproducts and Biorefining*, 1(2), 147–157. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/bbb.15>
- Ruchika Bhardwaj Meenakshi Goyal, R. S. S. (2017). Correlation among fodder yield, quality and morpho-physiological traits under contrasting environments in sorghum. *Electronic Journal of Plant Breeding*, 8(3 SE-Research Note). <https://www.ejplantbreeding.org/index.php/EJPB/article/view/1787>
- Salas Fernandez, M. G., Strand, K., Hamblin, M. T., Westgate, M., Heaton, E., & Kresovich, S. (2015). Genetic analysis and phenotypic characterization of leaf photosynthetic capacity in a sorghum (*Sorghum* spp.) diversity panel. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 62(6), 939–950. <https://doi.org/10.1007/s10722-014-0202-6>
- Sangma Bangbol, H. (2013). *Genetic characterization of flowering time in sorghum*. The University of Queensland.
- Shehzad, T., & Okuno, K. (2015). QTL mapping for yield and yield-contributing traits in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) with genome-based SSR markers. *Euphytica*, 203(1), 17–31. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1243-9>
- Shiringani, A. L., & Friedt, W. (2011). QTL for fibre-related traits in grain × sweet sorghum as a tool for the enhancement of sorghum as a biomass crop. *Theoretical and Applied Genetics*, 123(6), 999. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1642-4>
- Shiringani, A. L., Frisch, M., & Friedt, W. (2010). Genetic mapping of QTLs for sugar-related traits in a RIL population of *Sorghum bicolor* L. Moench. *Theoretical and Applied Genetics*, 121(2), 323–336. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1312-y>
- Srinivas, G., Satish, K., Madhusudhana, R., Nagaraja Reddy, R., Murali Mohan, S., &

- Seetharama, N. (2009). Identification of quantitative trait loci for agronomically important traits and their association with genic-microsatellite markers in sorghum. *Theoretical and Applied Genetics*, *118*(8), 1439–1454. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-0993-6>
- Storey, J. D., & Tibshirani, R. (2003). Statistical significance for genomewide studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*(16), 9440–9445. <https://doi.org/10.1073/pnas.1530509100>
- Subudhi, P. K., Rosenow, D. T., & Nguyen, H. T. (2000). Quantitative trait loci for the stay green trait in sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench): consistency across genetic backgrounds and environments. *Theoretical and Applied Genetics*, *101*(5), 733–741. <https://doi.org/10.1007/s001220051538>
- Sukumaran, S., Li, X., Li, X., Zhu, C., Bai, G., Perumal, R., Tuinstra, M. R., Prasad, P. V. V., Mitchell, S. E., Tesso, T. T., & Yu, J. (2016). QTL Mapping for Grain Yield, Flowering Time, and Stay-Green Traits in Sorghum with Genotyping-by-Sequencing Markers. *Crop Science*, *56*(4), 1429–1442. <https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci2015.02.0097>
- Takai, T., Yonemaru, J., Kaidai, H., & Kasuga, S. (2012). Quantitative trait locus analysis for days-to-heading and morphological traits in an RIL population derived from an extremely late flowering F1 hybrid of sorghum. *Euphytica*, *187*(3), 411–420. <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0727-8>
- Tang, X., Gong, R., Sun, W., Zhang, C., & Yu, S. (2018). Genetic dissection and validation of candidate genes for flag leaf size in rice (*Oryza sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, *131*(4), 801–815. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-3036-8>
- Thomas, H., & Howarth, C. J. (2000). Five ways to stay green. *Journal of Experimental Botany*, *51*(suppl\_1), 329–337. [https://doi.org/10.1093/jexbot/51.suppl\\_1.329](https://doi.org/10.1093/jexbot/51.suppl_1.329)
- Tian, F., Bradbury, P. J., Brown, P. J., Hung, H., Sun, Q., Flint-Garcia, S., Rocheford, T. R., McMullen, M. D., Holland, J. B., & Buckler, E. S. (2011). Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population. *Nature Genetics*, *43*(2), 159–162. <https://doi.org/10.1038/ng.746>
- Uchino, H., Watanabe, T., Ramu, K., Sahrawat, K. L., Marimuthu, S., Wani, S. P., & Ito, O. (2013). CALIBRATING CHLOROPHYLL METER (SPAD-502) READING BY

SPECIFIC LEAF AREA FOR ESTIMATING LEAF NITROGEN CONCENTRATION IN SWEET SORGHUM. *Journal of Plant Nutrition*, 36(10), 1640–1646. <https://doi.org/10.1080/01904167.2013.799190>

- Upadhyaya, H. D., Wang, Y.-H., Sharma, S., Singh, S., & Hasenstein, K. H. (2012). SSR markers linked to kernel weight and tiller number in sorghum identified by association mapping. *Euphytica*, 187(3), 401–410. <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0726-9>
- Valin, H., Sands, R. D., van der Mensbrugge, D., Nelson, G. C., Ahammad, H., Blanc, E., Bodirsky, B., Fujimori, S., Hasegawa, T., Havlik, P., Heyhoe, E., Kyle, P., Mason-D’Croz, D., Paltsev, S., Rolinski, S., Tabeau, A., van Meijl, H., von Lampe, M., & Willenbockel, D. (2014). The future of food demand: understanding differences in global economic models. *Agricultural Economics*, 45(1), 51–67. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/agec.12089>
- van Oosterom, E. J., Borrell, A. K., Chapman, S. C., Broad, I. J., & Hammer, G. L. (2010). Functional dynamics of the nitrogen balance of sorghum: I. N demand of vegetative plant parts. *Field Crops Research*, 115(1), 19–28. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.09.018>
- Vitelleschi, M. S., & Chavasa, V. (2015). Análisis factorial múltiple para la caracterización de variedades de trigo pan en diferentes ambientes. *Revista FABICIB*, 19, 113–120.
- Wang, H.-L., Zhang, H.-W., Du, R.-H., Chen, G.-L., Liu, B., Yang, Y.-B., Qin, L., Cheng, E.-Y., Liu, Q., & Guan, Y.-A. (2016). Identification and validation of QTLs controlling multiple traits in sorghum. *Crop and Pasture Science*, 67(2), 193–203. <https://doi.org/10.1071/CP15239>
- Wang, S., Huang, D., Zhu, Q., Li, B., Xu, C., Zhu, H., & Zhang, Q. (2021). Agronomic traits and ionomics influence on Cd accumulation in various sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) genotypes. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 214, 112019. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112019>
- Wang, X., Mace, E., Hunt, C., Cruickshank, A., Henzell, R., Parkes, H., & Jordan, D. (2014). Two distinct classes of QTL determine rust resistance in sorghum. *BMC Plant Biology*, 14(1), 366. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0366-4>

- Wang, Y.-H., Bible, P., Loganantharaj, R., & Upadhyaya, H. D. (2012). Identification of SSR markers associated with height using pool-based genome-wide association mapping in sorghum. *Molecular Breeding*, *30*(1), 281–292. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9617-3>
- Wright, I. J., Reich, P. B., & Westoby, M. (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, *15*(4), 423–434. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00542.x>
- Xie, J., Fernandes, S. B., Mayfield-Jones, D., Erice, G., Choi, M., E Lipka, A., & Leakey, A. D. B. (2021). Optical topometry and machine learning to rapidly phenotype stomatal patterning traits for maize QTL mapping. *Plant Physiology*, *187*(3), 1462–1480. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab299>
- Xu, W., Rosenow, D. T., & Nguyen, H. T. (2000). Stay green trait in grain sorghum: relationship between visual rating and leaf chlorophyll concentration. *Plant Breeding*, *119*(4), 365–367. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2000.00506.x>
- Yamaguchi, M., Fujimoto, H., Hirano, K., Araki-Nakamura, S., Ohmae-Shinohara, K., Fujii, A., Tsunashima, M., Song, X. J., Ito, Y., Nagae, R., Wu, J., Mizuno, H., Yonemaru, J., Matsumoto, T., Kitano, H., Matsuoka, M., Kasuga, S., & Sazuka, T. (2016). Sorghum Dw1, an agronomically important gene for lodging resistance, encodes a novel protein involved in cell proliferation. *Scientific Reports*, *6*(1), 28366. <https://doi.org/10.1038/srep28366>
- Yamamoto, A., Nakamura, T., Adu-Gyamfi, J. J., & Saigusa, M. (2002). RELATIONSHIP BETWEEN CHLOROPHYLL CONTENT IN LEAVES OF SORGHUM AND PIGEONPEA DETERMINED BY EXTRACTION METHOD AND BY CHLOROPHYLL METER (SPAD-502). *Journal of Plant Nutrition*, *25*(10), 2295–2301. <https://doi.org/10.1081/PLN-120014076>
- Yu, J., & Buckler, E. S. (2006). Genetic association mapping and genome organization of maize. *Current Opinion in Biotechnology*, *17*(2), 155–160. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.copbio.2006.02.003>
- Yu, J., Pressoir, G., Briggs, W. H., Vroh Bi, I., Yamasaki, M., Doebley, J. F., McMullen, M.

- D., Gaut, B. S., Nielsen, D. M., Holland, J. B., Kresovich, S., & Buckler, E. S. (2006). A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nature Genetics*, 38(2), 203–208. <https://doi.org/10.1038/ng1702>
- Zhang, D., Kong, W., Robertson, J., Goff, V. H., Epps, E., Kerr, A., Mills, G., Cromwell, J., Lugin, Y., Phillips, C., & Paterson, A. H. (2015). Genetic analysis of inflorescence and plant height components in sorghum (Panicoidae) and comparative genetics with rice (Oryzoidae). *BMC Plant Biology*, 15(1), 107. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0477-6>
- Zhang, Q., Peng, S., & Li, Y. (2019). Increase rate of light-induced stomatal conductance is related to stomatal size in the genus *Oryza*. *Journal of Experimental Botany*, 70(19), 5259–5269. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz267>
- Zhang, Y., Wan, J., He, L., Lan, H., & Li, L. (2019). Genome-Wide Association Analysis of Plant Height Using the Maize F1 Population. *Plants*, 8(10). <https://doi.org/10.3390/plants8100432>
- Zhang, Z., Ersoz, E., Lai, C.-Q., Todhunter, R. J., Tiwari, H. K., Gore, M. A., Bradbury, P. J., Yu, J., Arnett, D. K., Ordovas, J. M., & Buckler, E. S. (2010). Mixed linear model approach adapted for genome-wide association studies. *Nature Genetics*, 42(4), 355–360. <https://doi.org/10.1038/ng.546>
- Zhao, J., Mantilla Perez, M. B., Hu, J., & Salas Fernandez, M. G. (2016). Genome-Wide Association Study for Nine Plant Architecture Traits in Sorghum. *The Plant Genome*, 9(2), plantgenome2015.06.0044. <https://doi.org/https://doi.org/10.3835/plantgenome2015.06.0044>
- Zhao, K., Tung, C.-W., Eizenga, G. C., Wright, M. H., Ali, M. L., Price, A. H., Norton, G. J., Islam, M. R., Reynolds, A., Mezey, J., McClung, A. M., Bustamante, C. D., & McCouch, S. R. (2011). Genome-wide association mapping reveals a rich genetic architecture of complex traits in *Oryza sativa*. *Nature Communications*, 2(1), 467. <https://doi.org/10.1038/ncomms1467>
- Zhao XiaoQiang, Z. X., Fang Peng, F. P., Zhang JinWen, Z. J., & Peng YunLing, P. Y. (2018). QTL mapping for six ear leaf architecture traits under water-stressed and well-watered conditions in maize (*Zea mays* L.). *Plant Breeding*, 137(1 PP-Berlin), 60–72. <https://doi.org/10.1111/pbr.12559>

- Zhi, X., Hammer, G., Borrell, A., Tao, Y., Wu, A., Hunt, C., van Oosterom, E., Massey-Reed, S. R., Cruickshank, A., Potgieter, A. B., Jordan, D., Mace, E., & George-Jaeggli, B. (2022). Genetic basis of sorghum leaf width and its potential as a surrogate for transpiration efficiency. *Theoretical and Applied Genetics*, *135*(9), 3057–3071. <https://doi.org/10.1007/s00122-022-04167-z>
- Zhu, C., Gore, M., Buckler, E. S., & Yu, J. (2008). Status and Prospects of Association Mapping in Plants. *The Plant Genome*, *1*(1). <https://doi.org/https://doi.org/10.3835/plantgenome2008.02.0089>
- Zhu, X.-G., Long, S. P., & Ort, D. R. (2010). Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annual Review of Plant Biology*, *61*, 235–261. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112206>
- Zhu, X.-G., Song QingFeng, S. Q., & Ort, D. R. (2012). Elements of a dynamic systems model of canopy photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, *15*(3 PP-Amsterdam), 237–244. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.01.010>
- Zou, G., Zhai, G., Feng, Q., Yan, S., Wang, A., Zhao, Q., Shao, J., Zhang, Z., Zou, J., Han, B., & Tao, Y. (2012). Identification of QTLs for eight agronomically important traits using an ultra-high-density map based on SNPs generated from high-throughput sequencing in sorghum under contrasting photoperiods. *Journal of Experimental Botany*, *63*(15), 5451–5462. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers205>
- Zuliani, P., Bramardi, S. J., Lavalle, A., & Defacio, R. (2012). Maize landraces characterization using Generalized procrustes analysis and Multiple factor analysis | Caracterización de poblaciones nativas de maíz mediante análisis de procrustes generalizado y análisis factorial múltiple. *Revista de La Facultad de Ciencias Agrarias*, *44*(1), 49–64.

## ANEXO

Tabla I: Líneas de trabajo utilizadas en los ensayos

<i>PI</i>	<i>Nombre</i>	<i>Nombre SC</i>	<i>Nombre SAP</i>	<i>Otro PI</i>	<i>Raza</i>	<i>País</i>	<i>Tipo de germoplasma</i>
<i>PI 34911</i>	F.C.I. 4201		SAP-61			United States	traditional cultivar-landrace
<i>PI 48770</i>	WHITE KAFIR		SAP-375			South Africa	cultivar
<i>PI 152651</i>	Feterita Geshaish		SAP-59			Sudan	cultivar
<i>PI 276837</i>	IS12661 (SC170 orig)	SC170	SAP-391			Ethiopia	
<i>PI 533750</i>	K.3 Perimanjial Irungu Cholam	SC214	SAP-204		bicolor	India	breeding-research material
<i>PI 533752</i>	54. K.94 (Witchweed res.)	SC103	SAP-127		caudatum	S. Africa	breeding-research material
<i>PI 533754</i>	Ankolib Khafif	SC309	SAP-219		bicolor	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533755</i>	Feterita Gondal	SC55	SAP-265	PI152662	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533757</i>	Monshal	SC64	SAP-300	PI152736	kafir-caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533758</i>	IS 18684,Nyithin	SC423	SAP-246		caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533759</i>	Mugbash 56/56	SC118	SAP-152	PI267459	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533760</i>	Zera White	SC120	SAP-153	PI267474	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533761</i>		SC333	SAP-230		caudatum	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 533762</i>	Tambroro 7	SC425	SAP-248		durra-caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533766</i>	No. 4 Hadoui	SC265	SAP-211		guinea	W. Volta	breeding-research material
<i>PI 533769</i>	290 Feterita Shendi 2	SC420	SAP-245		kafir-caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533776</i>	KA 3	SC370	SAP-411			Nigeria	
<i>PI 533785</i>	SO 16	SC299	SAP-215		guinea	Nigeria	breeding-research material
<i>PI 533788</i>	Feterita Fuyoumi	SC53	SAP-263		durra-caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533792</i>	No. 1 Gambela	SC108	SAP-140		caudatum	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 533794</i>	No. 5 Gambela	SC110	SAP-143		caudatum	Ethiopia	breeding-research material

<i>PI 533799</i>	Unnamed-R4, B4	SC173	SAP-404		Ethiopia	
<i>PI 533800</i>	IS12666C, Unnamed-R4, B6	SC175	SAP-196	caudatum	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 533807</i>	Bankum	SC223	SAP-206	kafir-caudatum	Nigeria	breeding-research material
<i>PI 533810</i>	Karad 2-7-11	SC199	SAP-199	durra	India	breeding-research material
<i>PI 533814</i>	N.9 Cherukupatcha Jonna	SC206	SAP-200	durra	India	breeding-research material
<i>PI 533821</i>	AS4660 Kikuma	SC322	SAP-223	caudatum	Tanzania	breeding-research material
<i>PI 533822</i>	AS4616 Balangira-Mwanza	SC418	SAP-243	kafir-caudatum	Tanzania	breeding-research material
<i>PI 533824</i>	Bonkum	SC331	SAP-409		Nigeria	
<i>PI 533833</i>	Sorghum Soroti	SC319	SAP-221	caudatum-bicolor	Uganda	breeding-research material
<i>PI 533838</i>	BA45 Faria Bonkum	SC329	SAP-408		Nigeria	
<i>PI 533839</i>	K037 Camjin	SC303 - Converted	SAP-217		Nigeria	breeding-research material
<i>PI 533841</i>	ZA41 Danye	SC261	SAP-407		Nigeria	
<i>PI 533842</i>	Nandyal	SC240	SAP-209	durra	India	breeding-research material
<i>PI 533843</i>	SV 34	SC241	SAP-405		India	
<i>PI 533845</i>	EC 18246 (preconverted)	SC243	SAP-406		Nepal	
<i>PI 533852</i>	Cholia Talijhari	SC450	SAP-414		India	
<i>PI 533855</i>	Chanan Singoo	SC317	SAP-220	guinea-bicolor	India	breeding-research material
<i>PI 533856</i>	Jola Nandyal	SC489	SAP-255	durra	India	breeding-research material
<i>PI 533863</i>	740 Oua Berr	SC320	SAP-222	kafir	Chad	breeding-research material
<i>PI 533866</i>	255 Tirter	SC411	SAP-240	caudatum-bicolor	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533869</i>	Msumbji SB 117	SC283	SAP-213	guinea	Tanzania	breeding-research material
<i>PI 533871</i>	M 1	SC566	SAP-272	caudatum	Nigeria	breeding-research material
<i>PI 533876</i>	KA 12 Janjari	SC563	SAP-270	caudatum	Nigeria	breeding-research material
<i>PI 533877</i>	KA 15 Yazgar Giwa	SC396	SAP-238	caudatum	Nigeria	breeding-research material
<i>PI 533878</i>	KA 21 Gajerar Kaura	SC372	SAP-412		Nigeria	
<i>PI 533882</i>	KO 61 Baragwan Doki	SC399	SAP-239	caudatum	Nigeria	breeding-research material
<i>PI 533901</i>	A-96	SC424	SAP-247	caudatum	Japan	breeding-research material

<i>PI 533902</i>	Orange No. 1, Baijo	SC6	SAP-282	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 533910</i>	Klor	SC56	SAP-268	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533911</i>	Kokla	SC58	SAP-277	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533912</i>	Mendo	SC63	SAP-296	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533913</i>	Nyan Dok	SC66	SAP-307	guinea-caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533919</i>	R1,4	SC124	SAP-161	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 533924</i>	R3,121	SC166	SAP-402		Ethiopia	
<i>PI 533927</i>	J.A.T.S. #67	SC224	SAP-207	bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 533936</i>	1903 AS 4633	SC603	SAP-284	guinea	Tanzania	breeding-research material
<i>PI 533937</i>	AS 4136 Masaka Luwemba	SC630	SAP-297	kafir	Zambia	breeding-research material
<i>PI 533938</i>	AS 5826 Holcus	SC558	SAP-267	caudatum	Zaire	breeding-research material
<i>PI 533939</i>	AS 4055 N Kambwa	SC557	SAP-266	caudatum	Mozambique	breeding-research material
<i>PI 533940</i>	AS 4601 Pawaga	SC614	SAP-289	bicolor	Tanzania	breeding-research material
<i>PI 533948</i>	Nebraska 6350	SC663	SAP-308	guinea-kafir	USA	breeding-research material
<i>PI 533955</i>	P 3749 Q2/5/62	SC648	SAP-303	kafir-caudatum	S. Africa	breeding-research material
<i>PI 533956</i>	MN 586 (preconverted)	SC623	SAP-291	durra-bicolor	Congo	breeding-research material
<i>PI 533957</i>	MN 707 (preconverted)	SC325	SAP-226	caudatum	USA	breeding-research material
<i>PI 533961</i>	Wit Lichtenburg DL/59/1530	SC121	SAP-156	caudatum	S. Africa	breeding-research material
<i>PI 533962</i>	Malwal Aweil	SC60	SAP-283	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533964</i>	Safara, Kordafan	SC803	SAP-331	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533965</i>	J-73	SC115	SAP-148	caudatum-bicolor	Uganda	breeding-research material
<i>PI 533967</i>	SB-283	SC805	SAP-332	caudatum	Uganda	breeding-research material
<i>PI 533970</i>	2033Z-3	SC708	SAP-319	caudatum	Uganda	breeding-research material
<i>PI 533972</i>	Dobbs	SC964	SAP-345	caudatum	Uganda	breeding-research material
<i>PI 533976</i>	Framiola DL/59/1539	SC655	SAP-305	kafir-caudatum	S. Africa	breeding-research material

<i>PI 533979</i>	Bulfontein White Kafir Corn DL/60/133	SC628	SAP-295	kafir	S. Africa	breeding-research material
<i>PI 533980</i>	(unknown)	SC572	SAP-275	kafir-caudatum	China	breeding-research material
<i>PI 533985</i>	Barking 119	SC701	SAP-315	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533986</i>	Huria White 621	SC334	SAP-231	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533987</i>	Kireniga 317	SC562	SAP-269	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533989</i>	Nyithin 259	SC798	SAP-330	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533991</i>	Sinidyil 177	SC748	SAP-324	guinea- caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533996</i>	Hamaisi 38	SC502	SAP-259	durra-caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 533997</i>	MN 1592 (preconverted)	SC465	SAP-251	guinea-durra	Arabia	breeding-research material
<i>PI 533998</i>	Brawley	SC949	SAP-344	bicolor	USA	breeding-research material
<i>PI 534009</i>	Yerra Jonna Goda	SC441	SAP-249	durra	India	breeding-research material
<i>PI 534021</i>	Jola Nandyal	SC587	SAP-278	durra	India	breeding-research material
<i>PI 534037</i>	6428 Sian	SC305	SAP-218	guinea- caudatum	Chad	breeding-research material
<i>PI 534054</i>	194 Kano	SC671	SAP-310	kafir-caudatum	Kenya	breeding-research material
<i>PI 534063</i>	Lekkite Bundi BO 36	SC553	SAP-415		Nigeria	
<i>PI 534070</i>	Ihera BE 25	SC279	SAP-212	guinea	Nigeria	breeding-research material
<i>PI 534075</i>	Kaura KA 24	SC348	SAP-232	caudatum	Nigeria	breeding-research material
<i>PI 534079</i>	Farin Bwankun PL 47	SC413	SAP-241	caudatum- bicolor	Nigeria	breeding-research material
<i>PI 534088</i>	Kanura Maima-saba ZA 6	SC382	SAP-236	caudatum	Nigeria	breeding-research material
<i>PI 534092</i>	Kaura Mai Masaba ZA 71	SC569	SAP-273	caudatum	Nigeria	breeding-research material
<i>PI 534096</i>	Malle SO 85	SC605	SAP-285	guinea	Kenya	breeding-research material
<i>PI 534097</i>	HG 6028	SC625	SAP-293	kafir	Japan	breeding-research material
<i>PI 534099</i>	A 84	SC704	SAP-317	caudatum	Japan	breeding-research material
<i>PI 534101</i>	A-106	SC725	SAP-321	caudatum	Japan	breeding-research material
<i>PI 534104</i>	EC 21360 G29	SC641	SAP-301	kafir-caudatum	Uganda	breeding-research material
<i>PI 534105</i>	EC 21361 G30	SC637	SAP-298	kafir-caudatum	Uganda	breeding-research material
<i>PI 534108</i>	EC 21428 SB 63	SC645	SAP-302	kafir-caudatum	Uganda	breeding-research material

<i>PI 534112</i>	EC 21463 STR 5/1	SC328	SAP-228	caudatum	Uganda	breeding-research material
<i>PI 534114</i>	Accho Karuho	SC574	SAP-276	caudatum	Pakistan	breeding-research material
<i>PI 534115</i>	Akwu	SC984	SAP-351	caudatum	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 534116</i>	Mashica	SC987	SAP-352	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 534117</i>	Mashica	SC991	SAP-353	bicolor	Uganda	breeding-research material
<i>PI 534123</i>	No. 25 Gobo, Kaichama Ethiopia	SC13	SAP-165	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 534124</i>	No. 28 Lyle, Marawa Ethiopia	SC15	SAP-191	guinea-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 534127</i>	No. 37 Ubi, Abelti Ethiopia	SC21	SAP-202	kafir-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 534128</i>	No. 65 Amelsie, Kimbolcha Ethiopia	SC23	SAP-208	durra	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 534132</i>	No. 59 Bekedjie, Kembolcha Ethiopia	SC33	SAP-229	durra	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 534135</i>	No. 64 Netch Addesho Ethiopia	SC38	SAP-235	durra	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 534137</i>	Budy	SC51	SAP-260	caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 534138</i>	Matchikah	SC62	SAP-416		Sudan	
<i>PI 534139</i>	Tuery 11	SC67	SAP-309	guinea- caudatum	Sudan	breeding-research material
<i>PI 534144</i>	No. 491 Kabutuwa	SC84	SAP-334	durra-caudatum	Uganda	breeding-research material
<i>PI 534145</i>	No. 902 Sorghum arundi	SC91	SAP-338	bicolor	Zimbabwe	breeding-research material
<i>PI 534148</i>	R1, 21	SC135	SAP-174	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 534155</i>	R3, 80	SC155	SAP-192	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 534157</i>	R4, B1	SC170	SAP-195	caudatum	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 534163</i>	Rexx	SC599	SAP-281	caudatum	USA	breeding-research material
<i>PI 534167</i>	F.R. Miller	SC998	SAP-420		Unknown	
<i>PI 540816</i>	Tx2882		SAP-369			inbred line
<i>PI 542718</i>	SAN CHI SAN		SAP-123			cultivar
<i>PI 548797</i>	Tx2891		SAP-370			inbred line
<i>PI 552856</i>	A/BTx626		SAP-33			inbred line

<i>PI 552861</i>	A/BTx631		SAP-34			inbred line
<i>PI 561071</i>	RTx436		SAP-121			inbred line
<i>PI 561073</i>	A/BTx635		SAP-35			inbred line
<i>PI 561472</i>	SURENO		SAP-363		Honduras	cultivar
<i>PI 564163</i>	BTx623		SAP-32			inbred line
<i>PI 564164</i>	RTX433		SAP-118			inbred line
<i>PI 564165</i>	RTX434		SAP-119			inbred line
<i>PI 576130</i>	ICSV 745		SAP-65		India	cultivar
<i>PI 576332</i>	AS 5200	SC609	SAP-287	bicolor	China	breeding-research material
<i>PI 576333</i>	Nebraska 6334	SC659	SAP-306	guinea-kafir	USA	breeding-research material
<i>PI 576339</i>	Bathoen White 57/51	SC673	SAP-312	kafir-caudatum	Zimbabwe	breeding-research material
<i>PI 576340</i>	Nkuli Swaziland	SC650	SAP-304	kafir-caudatum	S. Africa	breeding-research material
<i>PI 576345</i>	DL/60/99	SC627	SAP-294	kafir	S. Africa	breeding-research material
<i>PI 576347</i>	Purdue No. 81147-1	SC941	SAP-342	bicolor	USA	breeding-research material
<i>PI 576348</i>	Purdue No. 81160-1	SC937	SAP-341	bicolor	USA	breeding-research material
<i>PI 576349</i>	Purdue No 81186-2	SC942	SAP-343	bicolor	USA	breeding-research material
<i>PI 576350</i>	Purdue No. 81535-2 (x)	SC755	SAP-417		USA	
<i>PI 576352</i>	Marupantse	SC757	SAP-326	kafir-caudatum	Botswana	breeding-research material
<i>PI 576359</i>	Butivori	SC910	SAP-339	guinea-durra	India	breeding-research material
<i>PI 576364</i>	Chari Uri	SC782	SAP-328	caudatum	India	breeding-research material
<i>PI 576366</i>	Jowar Red Jankinagar	SC624	SAP-292	durra-bicolor	India	breeding-research material
<i>PI 576373</i>	A 112-3	SC749	SAP-325	caudatum-bicolor	Japan	breeding-research material
<i>PI 576375</i>	Col. No. R-71	SC1014	SAP-124	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 576376</i>	Col. No. R-214	SC1017	SAP-125	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 576380</i>	Mashica	SC982	SAP-350	caudatum	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 576381</i>	Mashica	SC1038	SAP-129	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
<i>PI 576385</i>	Line 410	SC1070	SAP-135		Nigeria	breeding-research material

PI 576386	E-51	SC970	SAP-347		Uganda	breeding-research material
PI 576387	Awanlek	SC1056	SAP-132		Sudan	breeding-research material
PI 576390	Kharuth Waragel	SC192	SAP-198	durra	India	breeding-research material
PI 576391	K.1 Irungu cholam	SC213	SAP-203	bicolor	India	breeding-research material
PI 576393	MN 708 (preconverted)	SC42	SAP-244	caudatum	Ethiopia	breeding-research material
PI 576394	Lambas	SC734	SAP-322	caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 576399	Kemurit White 558	SC323	SAP-224	caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 576418	ZA 92 Jana Dawa	SC1124	SAP-147	guinea	Nigeria	breeding-research material
PI 576422	No 221	SC1080	SAP-141	kafir	S. Africa	breeding-research material
PI 576425	Col. No. R-561	SC1155	SAP-150	durra/durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
PI 576426	Col. No. P-41	SC1033	SAP-128	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
PI 576428	Mashica	SC979	SAP-349	caudatum	Ethiopia	breeding-research material
PI 576435	Lula	SC1104	SAP-145	kafir-bicolor	Uganda	breeding-research material
PI 576437	AF-28	SC1203	SAP-155		Brazil	breeding-research material
PI 585295	Tx2907		SAP-113			inbred line
PI 595699	IC3443 (improved Ramkel)	SC929	SAP-340	durra	India	breeding-research material
PI 595702	Hoarkdoom 19/59	SC672	SAP-311	kafir-caudatum	Zimbabwe	breeding-research material
PI 595714	Gadam El Hamam	SC1079	SAP-139	caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 595718	No. 739 Dua Kerr	SC1246	SAP-162	kafir-caudatum	Chad	breeding-research material
PI 595720	Col. No. R-560	SC1154	SAP-149	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
PI 595739	Werakan	SC1055	SAP-131	caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 595740	Iwera #669	SC1057	SAP-133	caudatum	Uganda	breeding-research material
PI 595741	CE 83-174	SC1063	SAP-134	guinea	Senegal	breeding-research material
PI 595743	OR-1	SC1201	SAP-154	guinea-caudatum		breeding-research material
PI 595744	Cacho de Chevo	SC1211	SAP-157	kafir-caudatum	Guatemala	breeding-research material
PI 595745	Red Roasting Variety	SC1214	SAP-159	guinea-caudatum	Burkina Faso	breeding-research material
PI 597945	Giza 123 S100	SC855	SAP-336	durra	Egypt	breeding-research material
PI 597946	A-2789, S. Nervosum	SC606	SAP-286	guinea-bicolor	Prob. China	breeding-research material

PI 597949	Tella Jonna, Kagatha	SC1108	SAP-146	guinea	India	breeding-research material
PI 597950	Karkatia Salimpur	SC449	SAP-250	guinea-durra	India	breeding-research material
PI 597951	132 AB Farako-Ba	SC532	SAP-264	guinea	W. Volta	breeding-research material
PI 597952	Nagad White, Tozi 249	SC738	SAP-323	caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 597957	Col. No. P-104	SC1158	SAP-151	durra-bicolor	Ethiopia	breeding-research material
PI 597960	Line SK-MDW	SC1076	SAP-137	caudatum- bicolor	Nigeria	breeding-research material
PI 597961	Sorgho 137-62	SC1077	SAP-138	caudatum	Nigeria	breeding-research material
PI 597964	Nyaluwal, Tungo	SC1319	SAP-166	caudatum	Ethiopia	breeding-research material
PI 597965	CE90-16-3	SC1205	SAP-395		Senegal	
PI 597966	SL-PR-32650	SC1212	SAP-158	caudatum	Venezuela	breeding-research material
PI 597967	P967083	SC1320	SAP-167	caudatum	Ethiopia	breeding-research material
PI 597968	Col. El Obeid 8-1, Korky	SC1321	SAP-168	guinea- caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 597971	Col. El Obeid 8-8, Nachatt Ahmar	SC1328	SAP-170	caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 597972	Col. El Obeid 8-9, Gadumel Tatil	SC1329	SAP-398		Sudan	
PI 597973	Col. El Obeid 8-10, Marg Herchir Aswad	SC1330	SAP-171	durra-bicolor	Sudan	breeding-research material
PI 597976	CSM-388	SC1337	SAP-172	guinea	Mali	breeding-research material
PI 597980	CSM-90	SC1345	SAP-173	caudatum	Mali	breeding-research material
PI 597982	Shot Damon #3-2, N. Black	SC1356	SAP-175	caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 598069	RTx2909		SAP-371			breeding-research material
PI 601816	ICSV 400		SAP-63		Mali	cultivar
PI 609456			SAP-386		Mali	
PI 613536	KS 115		SAP-74			breeding-research material
PI 629034	RTx437		SAP-122			inbred line
PI 629059	BTx2928		SAP-24			inbred line

<i>PI 641849</i>	WACONIA	SAP-374	breeding-research material
<i>PI 641874</i>	DAY MILO	SAP-387	
<i>PI 642992</i>	Standard Early Hegari	SAP-55	cultivar
<i>PI 651492</i>	COWLEY	SAP-48	inbred line
<i>PI 651496</i>	RIO	SAP-105	breeding-research material
<i>PI 653616</i>	WRAY	SAP-377	inbred line
<i>PI 655970</i>	Standard Blackhull Kafir	SAP-361	cultivar
<i>PI 655971</i>	STANDARD WHITE MILO	SAP-385	
<i>PI 655972</i>	PINK KAFIR	SAP-95	cultivar
<i>PI 655973</i>	SPUR FETERITA	SAP-359	cultivar
<i>PI 655974</i>	TEXAS BLACKHULL KAFIR	SAP-364	cultivar
<i>PI 655975</i>	WHEATLAND	SAP-378	
<i>PI 655976</i>	RED KAFIR	SAP-104	cultivar
<i>PI 655977</i>	TAM2566	SAP-107	inbred line
<i>PI 655978</i>	Tx2737	SAP-110	inbred line
<i>PI 655979</i>	Tx2741	SAP-366	inbred line
<i>PI 655980</i>	Tx2785	SAP-368	breeding-research material

<i>PI 655981</i>		SAP-50	cultivar
<i>PI 655982</i>	BQL33	SAP-380	
<i>PI 655985</i>	PLAINSMAN	SAP-97	cultivar
<i>PI 655986</i>	CAPROCK	SAP-41	cultivar
<i>PI 655987</i>	MARTIN	SAP-82	cultivar
<i>PI 655988</i>	COMBINE KAFIR-60	SAP-47	cultivar
<i>PI 655989</i>	REDBINE-60	SAP-103	cultivar
<i>PI 655990</i>	COMBINE 7078	SAP-46	cultivar
<i>PI 655991</i>	TX 378 (REDLAN) B LINE	SAP-27	inbred line
<i>PI 655992</i>	TX 3197 (COMB KAFIR 60) B LINE	SAP-26	inbred line
<i>PI 655993</i>	TX 399(DALHART RES WHTLND)B LN	SAP-28	inbred line
<i>PI 655994</i>	WILEY	SAP-376	breeding-research material
<i>PI 655995</i>	DEER	SAP-51	breeding-research material
<i>PI 655996</i>	RTx430	SAP-115	inbred line
<i>PI 655997</i>	R TX 431	SAP-116	inbred line
<i>PI 655998</i>	KS19	SAP-75	inbred line
<i>PI 655999</i>	TX2784	SAP-367	breeding-research material
<i>PI 656000</i>	RTx432	SAP-117	inbred line
<i>PI 656003</i>	B AZ9504	SAP-20	inbred line
<i>PI 656004</i>	RTX435	SAP-120	inbred line
<i>PI 656011</i>	90EON328	SAP-11	cultivar

<i>PI 656012</i>	90M	SAP-12	breeding-research material
<i>PI 656013</i>	94Q63	SAP-14	cultivar
<i>PI 656014</i>	Acme Broomcorn	SAP-15	breeding-research material
<i>PI 656015</i>	Ajabsido	SAP-16	cultivar
<i>PI 656016</i>	B KS66	SAP-18	inbred line
<i>PI 656017</i>	100M	SAP-2	breeding-research material
<i>PI 656018</i>	BTx2752	SAP-23	inbred line
<i>PI 656019</i>	BTx3042	SAP-25	inbred line
<i>PI 656022</i>	BTx615	SAP-30	inbred line
<i>PI 656023</i>	Segaolane	SAP-354	
<i>PI 656024</i>	SEPON82	SAP-355	cultivar
<i>PI 656025</i>	Shan Qui Red	SAP-356	cultivar
<i>PI 656026</i>	SOBERANO	SAP-357	cultivar
<i>PI 656027</i>	SRN39	SAP-360	cultivar
<i>PI 656028</i>	Town	SAP-365	cultivar
<i>PI 656029</i>	BTx642	SAP-37	inbred line
<i>PI 656030</i>	58M	SAP-4	breeding-research material
<i>PI 656031</i>	CE151-262-A1	SAP-42	
<i>PI 656032</i>	CE260-12-1-1	SAP-43	
<i>PI 656033</i>	60M	SAP-5	breeding-research material
<i>PI 656034</i>	Dorado	SAP-53	cultivar
<i>PI 656035</i>	El Mota	SAP-57	cultivar
<i>PI 656036</i>	ICSV 1089BF	SAP-62	cultivar
<i>PI 656037</i>	ICSV 401	SAP-64	cultivar
<i>PI 656038</i>	IS 8525(J)	SAP-67	cultivar
<i>PI 656041</i>	80M	SAP-7	breeding-research material
<i>PI 656042</i>	NSA440 - KARPER	SAP-71	cultivar
<i>PI 656043</i>	KAT83369	SAP-72	cultivar
<i>PI 656044</i>	Kuyuma	SAP-76	cultivar

PI 656046	LianTang Ai		SAP-78			cultivar
PI 656047	M35-1		SAP-79			cultivar
PI 656048	Malisor 84-7		SAP-81			cultivar
PI 656049	Marupantse		SAP-83			cultivar
PI 656050	Mota Maradi		SAP-84			cultivar
PI 656051	MR732		SAP-85			cultivar
PI 656052	N250B		SAP-86			inbred line
PI 656053	N290B		SAP-89			inbred line
PI 656055	P-721		SAP-91			cultivar
PI 656056	P850029		SAP-92			breeding-research material
PI 656058	P9517		SAP-94			inbred line
PI 656059	Pinolero 1		SAP-96			cultivar
PI 656062	96CD635		SAP-379			
PI 656063	BQL41		SAP-381			
PI 656064	Chiragon-2		SAP-384			
PI 656065	Koro Kollo		SAP-388			
PI 656066	Lakahiri		SAP-389			
PI 656068		SAP-392			United States	
PI 656070		SC748-5	SAP-394			
PI 656071		SC1019	SAP-126	caudatum	Ethiopia	breeding-research material
PI 656072	Mashila	SC1047	SAP-130	durra	Ethiopia	breeding-research material
PI 656074	(USA 1959)	SC1218	SAP-160	guinea-caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 656075	FC 4544, Tarrano, SU 33	SC1251	SAP-163	caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 656076		SC1271	SAP-164	caudatum	Ethiopia	breeding-research material
PI 656077	Col#279	SC1416	SAP-176	durra-bicolor	Niger	breeding-research material
PI 656078	Hamba Biba	SC1424	SAP-177	kafir-durra	Mali	breeding-research material
PI 656079	CSM-205	SC1426	SAP-178	guinea	Mali	breeding-research material
PI 656080		SC1429	SAP-179	guinea	Zimbabwe	breeding-research material
PI 656081	Kinte Wuleng	SC1439	SAP-180	guinea	Gambia	breeding-research material

PI 656082	Unnamed-R1,J179	SC145	SAP-182		bicolor	Ethiopia	breeding-research material
PI 656083		SC1451	SAP-183		caudatum	Malawi	breeding-research material
PI 656085	Safra	SC1465	SAP-185			No.Kordofan,Sudan	breeding-research material
PI 656086	Beit Eltour	SC1471	SAP-186		durra-bicolor	No.Kordofan,Sudan	breeding-research material
PI 656087	Eish Jabal	SC1476	SAP-187			No.Kordofan,Sudan	breeding-research material
PI 656089	SS58	SC1489	SAP-189		durra	Somalia	breeding-research material
PI 656090	Aduholio	SC1494	SAP-190	PI570380	guinea-caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 656093	BE 34	SC295	SAP-214		guinea	Nigeria	breeding-research material
PI 656094	Bank Oumano Ziamri Fing	SC301	SAP-216		guinea	Mali	breeding-research material
PI 656095	Kaura	SC373	SAP-234		caudatum	Nigeria	breeding-research material
PI 656096	Dawa U. A. R. Busari	SC391	SAP-237		caudatum	Egypt	breeding-research material
PI 656100	Shenoli Local	SC500	SAP-258		durra	India	breeding-research material
PI 656101	NG104	SC525	SAP-262		guinea	Nigeria	breeding-research material
PI 656102	Magbago Felula	SC59	SAP-279	PI152719	caudatum-bicolor	Sudan	breeding-research material
PI 656103	Tsinan	SC610	SAP-288		bicolor	China	breeding-research material
PI 656104	Anji	SC621	SAP-290		bicolor	India	breeding-research material
PI 656105	EC 21359G28	SC639	SAP-299		kafir-caudatum	India	breeding-research material
PI 656106	EC 21471 STR 5/18	SC695	SAP-314		caudatum	Tanzania	breeding-research material
PI 656107	Fanda 128	SC702	SAP-316		caudatum	Sudan	breeding-research material
PI 656108	Desi	SC833	SAP-333		durra	India	breeding-research material
PI 656109	Kayiki No.475A	SC85	SAP-335	PI154896	caudatum-bicolor	Uganda	breeding-research material
PI 656110	S-50-74	SC968	SAP-346		durra-bicolor	Zimbaboue (Rhodesia)	breeding-research material
PI 656111	Millo Blanco	SC971	SAP-348		kafir-durra	Puerto Rico	breeding-research material
PI 656112		SC1215	SAP-396			Niger	
PI 656113		SC1277	SAP-397			India	
PI 656114	Unnamed-R1,20	SC134	SAP-399			Ethiopia	

<i>PI 656115</i>	Bachara	SC1440	SAP-400	Gambia
<i>PI 656116</i>	SweetSorg/chewing/mkt	SC1506	SAP-401	Mali
<i>PI 656117</i>	Unnamed-R4,B3	SC172	SAP-403	Ethiopia
<i>PI 656118</i>	AS4641	SC332	SAP-410	India
<i>PI 656119</i>	Kaura Dantsen Kura	SC386	SAP-413	Nigeria
<i>PI 656120</i>	Gangari Raishan	SC790	SAP-418	India
<i>PI 656121</i>		SC947	SAP-419	India

Tabla II: Mediciones de temperatura media ( $T_m$ , °C), radiación (Rad, MJ m<sup>-2</sup>) y precipitaciones (PP, mm) en los dos años de ensayo en los meses de Noviembre (Nov), Diciembre (Dic), Enero (Ene), Febrero (Feb) y Marzo (Mar), y las medias históricas de 25 años.

<i>Año</i>	<b>Nov</b>	<b>Dic</b>	<b>Ene</b>	<b>Feb</b>	<b>Mar</b>	<b>Media</b>	<b>Suma</b>
	<b>PP (mm)</b>						
<i>2018-2019</i>	137	59	303	67	164		<b>730</b>
<i>2019-2020</i>	97	119	27	108	107		<b>458</b>
<i>Media histórica</i>	101	119	120	100	99		<b>539</b>
	<b>T<sub>m</sub> (°C)</b>						
<i>2018-2019</i>	21.6	23.4	23	21.6	18.7	<b>21.6</b>	
<i>2019-2020</i>	22.8	23.8	23.9	21.5	21.6	<b>22.7</b>	
<i>Media histórica</i>	21	22.8	23.3	21.7	19.9	<b>21.7</b>	
	<b>Rad (MJ m<sup>-2</sup>)</b>						
<i>2018-2019</i>	20.1	19.7	18.5	20.6	14.3	<b>18.6</b>	
<i>2019-2020</i>	20.9	19.7	22	19.8	16.2	<b>19.7</b>	
<i>Media histórica</i>	21.3	22.03	22.2	19.7	21.7	<b>21.3</b>	

Tabla III: Resumen de las regiones genómicas significativas por variable y por cromosoma

<i>Variable</i>	<i>Cromosoma</i>	<i>Región</i>	<i>Posición Física (inicial-final)</i>	<i>Dist bp</i>	<i>N°marcadores</i>
<i>AH</i>	1	1.1	67625913		1
		1.2	68337892		1
		1.3	68548902		1
		1.4	70034437		1
		1.5	70038442		1
		1.6	(70443351-70443353)	2	2
	2	2.1	7997952		1
		2.2	11707146		1
		2.3	58755389		1
		2.4	58910932		1

ALT

	2.5	(63998893-63998925)	32	2
3	3.1	58178902		1
4	4.1	64116461		1
5	5.1	56602510		1
	5.2	345243		1
6	6.1	47299013		1
7	7.1	(55188119-55192577)	4458	6
	7.2	59896609		1
	7.3	(60583993-60584024)	31	3
8	8.1	31071020		1
10	10.1	10131550		1
6	6.1	(13884102-13895477)	11375	3
	6.2	5555135		1
	6.3	5565958		1
	6.4	5659391		1
	6.5	5702778		1
	6.6	5786044		1
	6.7	(6685154-6685195)	41	2
	6.8	7714116		1
	6.9	9377324		1
	6.10	(4294269-4297433)	3164	4
	6.11	14033994		1
	6.12	25948269		1
	6.13	26336659		1
	6.14	29076439		1
	6.15	(30842690-31548816)	706126	2
	6.16	32228555		1
	6.17	(32273975-32273976)	1	2
	6.18	(32571266-32680120)	108854	2
	6.19	(32759716-33733645)	973929	8
	6.20	(35914043-36623846)	709803	4
	6.21	(36628658-37689278)	1060620	4
	6.22	39106643		1
	6.23	(39106820-39106844)	24	2
	6.24	39193320		1
	6.25	41232829		1
	6.26	42138323		1
	6.27	42168438		1
	6.28	42235104		1
	6.29	(42258173-42312370)	54197	4
	6.30	(42646427-42646433)	6	2
	6.31	(42647443-42647458)	15	2
	6.32	(42648497-42726564)	78067	11
	6.33	42736361		1

	6.34	(42736415-42750973)	14558	4
	6.35	(42781162-42782695)	1533	3
	6.36	(42900880-43161279)	260399	2
	6.37	43221581		1
	6.38	44514232		1
	6.39	44585706		1
	6.40	44740245		1
	6.41	(44786783-44786824)	41	2
	6.42	44944493		1
	6.43	44959724		1
	6.44	45401242		1
	6.45	45444462		1
	6.46	45528432		1
	6.47	45971634		1
	6.48	46053843		1
	6.49	46066888		1
9	9.1	55948799		1
	9.2	56152890		1
	9.3	56209061		1
	9.4	56209062		1
	9.5	57712210		1
	9.6	56292349		1
	9.7	56375715		1
	9.8	58279046		1
	9.9	56529380		1
	9.10	59025216		1
	9.11	(56646280-56662310)	16030	5
	9.12	56670033		1
	9.13	(56670162-56674080)	3918	3
	9.14	(56694623-56694902)	279	3
	9.15	(56698031-56727144)	29113	4
	9.16	56740230		1
	9.17	56746746		1
	9.18	(56765899-56773009)	7110	2
	9.19	56786250		1
	9.20	56829593		1
	9.21	(56874838-56874994)	156	2
	9.22	(56876040-56876065)	25	2
	9.23	(56877026-56886680)	9654	2
	9.24	56918857		1
	9.25	(56928196-56928197)	1	2
	9.26	(56933187-56940888)	7701	3
	9.27	(57104013-57156108)	52095	3
	9.28	(57168549-57175732)	7183	8

9.29	57185867		1
9.30	(57222599-57223079)	480	2
9.31	57231983		1
9.32	(57231987-57240634)	8647	5
9.33	57241084		1
9.34	57241116		1
9.35	57272115		1
9.36	57272294		1
9.37	57272296		1
9.38	57280879		1
9.39	57323507		1
9.40	(57337415-57343667)	6252	2
9.41	57349099		1
9.42	(57383556-57495375)	111819	6
9.43	(57503483-57503495)	12	3
9.44	(57605944-57606285)	341	8
9.45	57634742		1
9.46	57641496		1
9.47	57688381		1
9.48	(57696784-57697023)	239	3
9.49	(57702399-57702406)	7	2
9.50	(56209061-56245159)	36098	3
9.51	57782914		1
9.52	57782968		1
9.53	(57793559-57793560)	1	2
9.54	(57812562-57812578)	16	3
9.55	57812797		1
9.56	57816733		1
9.57	57817990		1
9.58	(57827873-57827956)	83	2
9.59	57828470		1
9.60	57828578		1
9.61	(57858797-57881057)	22260	4
9.62	57888594		1
9.63	57905790		1
9.64	57916680		1
9.65	57941871		1
9.66	57954631		1
9.67	57962910		1
9.68	57975385		1
9.69	(57983074-57983092)	18	2
9.70	57989565		1
9.71	(58005175-58005178)	3	4
9.72	58005289		1

	9.73	(58023378-58023385)	7	2	
	9.74	(58045040-58045582)	542	2	
	9.75	58078439		1	
	9.76	(58085686-58097143)	11457	2	
	9.77	58100825		1	
	9.78	58123978		1	
	9.79	(58241455-58266548)	25093	5	
	9.80	(56420796-56523574)	102778	6	
	9.81	58331590		1	
	9.82	58338727		1	
	9.83	(58341355-58419663)	78308	5	
	9.84	58432256		1	
	9.85	58432544		1	
	9.86	58432570		1	
	9.87	58432571		1	
	9.88	58433323		1	
	9.89	58481456		1	
	9.90	(58509245-58509247)	2	2	
	9.91	(58539830-58617056)	77226	2	
	9.92	(58690753-58690760)	7	2	
	9.93	58732620		1	
	9.94	(58766762-58778466)	11704	3	
	9.95	58788293		1	
	9.96	(58790930-58889403)	98473	4	
	9.97	58927171		1	
	9.98	(58939568-58943363)	3795	2	
	9.99	59010379		1	
	9.100	(56533089-56643769)	110680	4	
	9.101	59025883		1	
	9.102	59027801		1	
	9.103	59030912		1	
	9.104	59369385		1	
	9.105	(59490880-59490882)	2	3	
ATH	1	1.1	2427586	1	
		1.2	13829802	1	
		1.3	15916328	1	
		1.4	20745843	1	
		1.5	21637665	1	
		1.6	25056036	1	
		1.7	48756812	1	
		1.8	(50638881-50638925)	44	2
		1.9	56070752		1
		1.10	63827179		1
		1.11	(67557883-67625913)	68030	3

	1.12	67713019		1
	1.13	68548902		1
	1.14	(69779358-69779382)	24	2
	1.15	70034731		1
	1.16	70038442		1
	1.17	72789403		1
2	2.1	6124920		1
	2.2	7997952		1
	2.3	9687265		1
	2.4	9701016		1
	2.5	13124370		1
	2.6	(14804712-14804715)	3	2
	2.7	(21072388-21072390)	2	3
	2.8	(58755389-58755867)	478	3
	2.9	58867252		1
	2.10	58885137		1
	2.11	58910932		1
	2.12	(59157949-59157965)	16	2
	2.13	(61041365-61042288)	923	3
	2.14	61466682		1
	2.15	(62291719-62703374)	411655	3
3	3.1	3346365		1
	3.2	3513440		1
	3.3	5679246		1
	3.4	(11542201-11669363)	127162	2
	3.5	(11669979-11670265)	286	3
	3.6	(11670426-11671602)	1176	3
	3.7	(11887666-11887794)	128	4
	3.8	15940162		1
	3.9	52129673		1
	3.10	52557993		1
	3.11	52665397		1
	3.12	54339882		1
	3.13	57096099		1
	3.14	57873028		1
	3.15	58178902		1
	3.16	58179189		1
	3.17	58240946		1
	3.18	(59297457-59297460)	3	3
	3.19	(60206773-60206774)	1	2
	3.20	60207160		1
	3.21	62723895		1
	3.22	62746406		1
	3.23	(65360399-65360430)	31	2

	3.24	65677741		1
4	4.1	9998353		1
	4.2	16115566		1
	4.3	(62289745-62289768)	23	3
5	5.1	5814957		1
	5.2	(12444694-12444739)	45	3
	5.3	12518749		1
	5.4	56602510		1
	5.5	57298922		1
	5.6	58586762		1
6	6.1	(455650-575137)	119487	2
	6.2	47299491		1
	6.3	49879870		1
	6.4	50009545		1
	6.5	50675607		1
	6.6	50717576		1
	6.7	59569816		1
	6.8	(60711865-60721204)	9339	2
7	7.1	(1743955-1745406)	1451	4
	7.2	(4820548-4820549)	1	2
	7.3	7601151		1
	7.4	9680495		1
	7.5	(13343242-13343261)	19	2
	7.6	(54852763-55150045)	297282	3
	7.7	(55156277-55192577)	36300	8
	7.8	(55198507-55229509)	31002	5
	7.9	(55242122-55242287)	165	6
	7.10	(55319595-55319596)	1	2
	7.11	(55444709-55575741)	131032	4
	7.12	(55890540-55890608)	68	2
	7.13	(55891819-55892589)	770	4
	7.14	59896609		1
	7.15	(60583993-60584024)	31	3
	7.16	62708978		1
	7.17	62812059		1
	7.18	62832976		1
8	8.1	1160739		1
	8.2	2517293		1
	8.3	(2558558-2558584)	26	3
	8.4	2568258		1
	8.5	(15934892-33315651)	17380759	3
	8.6	34297094		1
	8.7	34699084		1
	8.8	47637482		1

	8.9	51248489		1	
	8.10	51261362		1	
9	9.1	11730470		1	
	9.2	8210758		1	
	9.3	(9331342-9331640)	298	5	
	9.4	10799944		1	
	9.5	10866093		1	
	9.6	10866182		1	
	9.7	11063538		1	
	9.8	11103738		1	
	9.9	(11705486-11712866)	7380	3	
	9.10	(1880179-1880216)	37	2	
	9.11	11814280		1	
	9.12	11814282		1	
	9.13	(11926597-11976880)	50283	2	
	9.14	(12628817-12810947)	182130	3	
	9.15	(13046266-13852644)	806378	10	
	9.16	14210072		1	
	9.17	(14622630-15415371)	792741	3	
10	10.1	2705830		1	
	10.2	3493892		1	
	10.3	4177418		1	
	10.4	4252401		1	
	10.5	9931671		1	
	10.6	10131550		1	
	10.7	11551440		1	
	10.8	45416517		1	
	10.9	49279934		1	
	10.10	54577859		1	
	10.11	(56552757-56552784)	27	3	
	10.12	56565645		1	
	10.13	56571786		1	
DAF	1	1.1	6693744	1	
LE	1	1.1	8578512	1	
		1.2	9013291	1	
		1.3	11213341	1	
		1.4	19151814	1	
		1.5	56245570	1	
		1.6	56931414	1	
		1.7	(57017200-57017608)	408	2
		1.8	(57154998-57154999)	1	2
		1.9	57320123		1
		1.10	57541113		1
		1.11	(57690950-57690951)	1	2

	1.12	(59989961-60333194)	343233	3
	1.13	(60366086-60369464)	3378	3
	1.14	60507887		1
	1.15	60509063		1
	1.16	(60510238-60516040)	5802	4
	1.17	(60771612-60877134)	105522	7
	1.18	(60974150-61056941)	82791	2
	1.19	61694019		1
2	2.1	482655		1
3	3.1	50875952		1
	3.2	51340080		1
	3.3	62355840		1
5	5.1	9834347		1
	5.2	55791166		1
6	6.1	30356464		1
	6.2	61124711		1
	6.3	44898648		1
	6.4	48010215		1
8	8.1	10847821		1
	8.2	2780391		1
9	9.1	56996337		1
	9.2	46619711		1
	9.3	47150560		1
	9.4	47824502		1
	9.5	58105706		1
	9.6	56681125		1
	9.7	(56889749-56889753)	4	2
	9.8	(56918857-56937015)	18158	2
	9.9	56955256		1
	9.10	58889403		1
	9.11	(57168549-57175732)	7183	8
	9.12	57185867		1
	9.13	(57222599-57223079)	480	2
	9.14	57231983		1
	9.15	(57231987-57240634)	8647	4
	9.16	57241084		1
	9.17	57241116		1
	9.18	57266896		1
	9.19	57272115		1
	9.20	57272294		1
	9.21	57272296		1
	9.22	57280880		1
	9.23	57359946		1
	9.24	57383556		1

9.25	57386387		1
9.26	(57476677-57495375)	18698	2
9.27	(57605944-57606285)	341	2
9.28	57688381		1
9.29	57697023		1
9.30	(57702399-57702406)	7	2
9.31	57766417		1
9.32	57782968		1
9.33	(57793559-57793560)	1	2
9.34	57812562		1
9.35	57816733		1
9.36	57827956		1
9.37	57828470		1
9.38	57836978		1
9.39	(57858797-57869220)	10423	2
9.40	(57878871-57888594)	9723	3
9.41	57916680		1
9.42	57962910		1
9.43	57969110		1
9.44	57975385		1
9.45	(57983074-57983092)	18	2
9.46	57983575		1
9.47	(58005175-58005178)	3	4
9.48	58045040		1
9.49	(58085686-58097143)	11457	2
9.50	(49102925-49102929)	4	2
9.51	58119175		1
9.52	58123978		1
9.53	(58149513-58149528)	15	2
9.54	58158124		1
9.55	58201638		1
9.56	(58241455-58241944)	489	3
9.57	58241971		1
9.58	58242119		1
9.59	58246510		1
9.60	58266548		1
9.61	58272209		1
9.62	58286429		1
9.63	58331590		1
9.64	(58338726-58338727)	1	2
9.65	58341355		1
9.66	58343198		1
9.67	58345051		1
9.68	58353411		1

9.69	58353412		1
9.70	58368984		1
9.71	58373621		1
9.72	58390055		1
9.73	(58419483-58419663)	180	3
9.74	(58428678-58432149)	3471	3
9.75	(58432544-58432571)	27	3
9.76	58433323		1
9.77	58445767		1
9.78	(58468035-58474391)	6356	7
9.79	58539830		1
9.80	(58576573-58576605)	32	4
9.81	(58600625-58617056)	16431	2
9.82	58626721		1
9.83	(58635684-58635685)	1	2
9.84	(58658192-58658214)	22	3
9.85	(58690753-58690809)	56	2
9.86	(58713837-58713982)	145	4
9.87	(58715033-58726270)	11237	4
9.88	(58726757-58732620)	5863	3
9.89	58757625		1
9.90	58758417		1
9.91	(58766762-58778466)	11704	3
9.92	(58788023-58788032)	9	2
9.93	58788293		1
9.94	(58790930-58792107)	1177	2
9.95	58792367		1
9.96	(58799730-58800651)	921	2
9.97	58821537		1
9.98	58856803		1
9.99	(58862494-58862497)	3	3
9.100	(45582860-45584207)	1347	4
9.101	58927171		1
9.102	(58939522-58944727)	5205	4
9.103	58951376		1
9.104	59010379		1
9.105	59025216		1
9.106	59025883		1
9.107	59027801		1
9.108	59029249		1
9.109	(59030912-59068090)	37178	2
9.110	59096731		1
9.111	59332526		1
9.112	59369385		1

PSH

1	1.1	70034731		1
	1.2	7102799		1
	1.3	7120504		1
	1.5	15936667		1
	1.6	(16714920-16714964)	44	2
	1.7	61898363		1
	1.8	61922780		1
	1.9	63827179		1
	1.10	(6482857-6509388)	26531	3
2	2.1	7286927		1
	2.2	7997952		1
	2.3	9557630		1
	2.4	9687265		1
	2.5	9557630		1
	2.6	(9692974-9700964)	7990	2
	2.7	(23446958-29322701)	5875743	2
	2.8	33371302		1
	2.9	58755389		1
	2.10	58910932		1
	2.11	62291719		1
	2.12	70328926		1
	2.13	74431957		1
3	3.1	940798		1
	3.2	3346259		1
	3.3	3513440		1
	3.4	(3671523-3671528)	5	2
	3.5	5679246		1
	3.6	9563292		1
	3.7	(11887666-11887697)	31	2
	3.8	11887698		1
	3.9	15940162		1
	3.10	51503345		1
	3.11	52721744		1
	3.12	57873028		1
	3.13	(60206773-60206774)	1	2
	3.14	60207160		1
	3.15	62746406		1
	3.16	65677741		1
	3.17	71755720		1
4	4.1	8412262		1
	4.2	14833184		1
	4.3	14873865		1
	4.4	(16112104-16115566)	3462	2
	4.5	16265936		1

	4.6	50532699		1
	4.7	51112203		1
	4.8	52205989		1
	4.9	(62289745-62289768)	23	3
	4.10	62293592		1
	4.11	62296247		1
	4.12	(62465131-62725094)	259963	2
5	5.1	5814957		1
	5.2	12518749		1
	5.3	13746451		1
	5.4	(41818212-41818230)	18	2
	5.5	42733192		1
	5.6	44030198		1
	5.7	(44333162-44333175)	13	2
	5.8	44333784		1
	5.9	57298922		1
	5.10	58586762		1
	5.11	59009562		1
6	6.1	49879870		1
	6.2	50009545		1
	6.3	50675607		1
	6.4	50717576		1
	6.5	(51247742-51247743)	1	2
	6.6	(51564122-51565097)	975	5
	6.7	54580134		1
	6.8	54584809		1
7	7.1	542573		1
	7.2	9680495		1
	7.3	55192577		1
	7.4	55890540		1
	7.5	(55891819-55891832)	13	3
	7.6	60584015		1
	7.7	62812059		1
	7.8	62832976		1
8	8.1	30541065		1
	8.2	(15903302-17388444)	1485142	15
	8.3	(17819446-17973100)	153654	3
	8.4	(18359166-23659762)	5300596	4
	8.5	23664457		1
	8.6	(23772122-28084060)	4311938	24
	8.7	28249383		1
	8.8	(28261233-29590857)	1329624	5
	8.9	(29849185-30374731)	525546	4
	8.10	(5029702-5029717)	15	2

	8.11	(30579125-30865100)	285975	3
	8.12	(31108429-31760042)	651613	3
	8.13	31889624		1
	8.14	(32110104-34238487)	2128383	35
	8.15	34297094		1
	8.16	(34540405-36944611)	2404206	21
	8.17	51230933		1
	8.18	51261362		1
	8.19	53189850		1
9	9.1	50063958		1
	9.2	11307488		1
	9.3	11712866		1
	9.4	11730470		1
	9.5	11814280		1
	9.6	(12628817-13917203)	1288386	4
	9.7	14210072		1
	9.8	14622630		1
	9.9	(50063691-50063713)	22	2
	9.10	(1880179-1880216)	37	2
	9.11	56646260		1
10	10.1	56046534		1
	10.2	(4154683-4217476)	62793	10
	10.3	(4252273-4268088)	15815	6
	10.4	5970998		1
	10.5	(9667220-9667226)	6	2
	10.6	9896981		1
	10.7	10131550		1
	10.8	11551440		1
	10.9	45416517		1
	10.10	(1032941-1032956)	15	2
	10.11	(56552757-56552784)	27	3
	10.12	57331300		1
	10.13	60208090		1
SPAD	1	1.1	55675240	1
		1.2	6551974	1
		1.3	6635189	1
		1.4	(7098046-7098048)	2
		1.5	(7902877-7902925)	48
		1.6	12951679	1
		1.7	12954135	1
		1.8	52345182	1
		1.9	(54152743-54152775)	32
		1.10	(6498918-6524760)	25842
		1.11	65356170	1

	1.12	(70892658-70892662)	4	2
	1.13	(72437626-72437731)	105	2
	1.14	72518900		1
	1.15	73005777		1
2	2.1	5058709		1
	2.2	(57234702-57234709)	7	2
	2.3	(59739359-59739367)	8	2
	2.4	60811894		1
	2.5	66111576		1
	2.6	(66111576-66111590)	14	2
	2.7	67794524		1
	2.8	(72994263-72994264)	1	2
	2.9	73824495		1
	2.10	73905746		1
3	3.1	3537242		1
	3.2	(3711810-3730024)	18214	3
	3.3	(3775538-3779098)	3560	3
	3.4	4253332		1
	3.5	(9396333-9396347)	14	2
	3.6	32782941		1
	3.7	45505953		1
	3.8	(52829630-52829631)	1	2
	3.9	(58252277-58252288)	11	3
	3.10	60060955		1
	3.11	61306058		1
	3.12	72483494		1
	3.13	(72971286-72971287)	1	2
4	4.1	2029310		1
	4.2	2280095		1
	4.3	3271214		1
	4.4	3271269		1
	4.5	7159090		1
	4.6	(12498059-12502727)	4668	2
	4.7	41639553		1
	4.8	52367570		1
	4.9	52383234		1
	4.10	52453017		1
	4.11	52740396		1
	4.12	57540416		1
	4.13	57638732		1
	4.14	59490606		1
	4.15	59504459		1
	4.16	(61329453-61452326)	122873	4
	4.17	62800680		1

	4.18	62831116		1
	4.19	66894508		1
5	5.1	(5325489-5325536)	47	3
	5.2	14447432		1
	5.3	49933029		1
	5.4	(51650912-51681107)	30195	7
	5.5	53938937		1
	5.6	(61173597-61173618)	21	3
6	6.1	(51587247-51587254)	7	2
	6.2	1581627		1
	6.3	4692378		1
	6.4	5376127		1
	6.5	5555135		1
	6.6	5707143		1
	6.7	5744754		1
	6.8	5942316		1
	6.9	6981219		1
	6.10	(928930-930383)	1453	4
	6.11	60280593		1
7	7.1	1254868		1
	7.2	1780917		1
	7.3	(1790668-1790706)	38	2
	7.4	2265411		1
	7.5	5010639		1
8	8.1	6324900		1
	8.2	14556347		1
	8.3	(31067692-31067706)	14	2
9	9.1	53715546		1
	9.2	54405731		1
	9.3	54432468		1
	9.4	54835680		1
	9.5	56152890		1
	9.6	56261752		1
	9.7	56286113		1
	9.8	(57606105-57606285)	180	5
	9.9	57688381		1
	9.10	57697023		1
	9.11	(57812562-57812578)	16	3
	9.12	57812797		1
	9.13	57816733		1
	9.14	57827956		1
	9.15	(57828190-57828194)	4	2
	9.16	(57828470-57858797)	30327	2
	9.17	(57905790-57905791)	1	2

9.18	57914568		1
9.19	57916680		1
9.20	57937552		1
9.21	57975385		1
9.22	(57983074-57983092)	18	2
9.23	57983380		1
9.24	57983575		1
9.25	(58005175-58005178)	3	4
9.26	(58005289-58015107)	9818	3
9.27	(58023378-58023385)	7	2
9.28	58045582		1
9.29	(58063615-58070919)	7304	4
9.30	58078439		1
9.31	58085686		1
9.32	58085791		1
9.33	58097143		1
9.34	58100825		1
9.35	58123978		1
9.36	(58241455-58368984)	127529	7
9.37	58415559		1
9.38	(58419483-58432256)	12773	3
9.39	58432570		1
9.40	58433323		1
9.41	(58445767-58617056)	171289	6
9.42	(58641978-58641991)	13	2
9.43	(58655768-58659195)	3427	9
9.44	58659254		1
9.45	(58690753-58690760)	7	2
9.46	(58726583-58726600)	17	2
9.47	58727347		1
9.48	(58738913-58768273)	29360	2
9.49	(58773454-58799730)	26276	4
9.50	58827385		1
9.51	58889403		1
9.52	58925640		1
9.53	(58939522-58958533)	19011	5
9.54	58982678		1
9.55	59010379		1
9.56	59025216		1
9.57	59025380		1
9.58	59027801		1
9.59	59179521		1
9.60	59369385		1
9.61	(59490881-59490882)	1	2

10	10.1	3608329		1
	10.2	(9776344-9776357)	13	3
	10.3	9941092		1
	10.4	(50878658-50878663)	5	2

ALT: altura; AH: ancho de hoja; ATH: área total de hoja; DAF; días a floración; LE: largo de estoma; PSH: peso seco de hoja; SPAD: contenido de clorofila en hoja.

**Tabla IV:** Resumen de QTL previamente informados para SNP y/o regiones genómicas significativas solapadas para más de una variable.

<i>Variable (Descripción del QTL)</i>	<i>SNP/Regiones solapadas para más de una variable</i>	<i>Cromosoma</i>	<i>QTL</i>	<i>Posición</i>	<i>Publicación</i>
<i>Largo Hoja Altura</i>	63827179	1	QLFLN1.6	63730903-73833847	(Shehzad & Okuno, 2015)
			QHGHT1.13	(61558260-64376080)	(Rami et al., 1998)
			QHGHT1.14	(62257336-64728992)	(Hart et al., 2001)
			QHGHT1.15	(62107582-65118338)	(Feltus et al., 2006)
			QHGHT1.21	(62033877-67131942)	(Mocoeur et al., 2015)
			QHGHT1.24	(61024647-65123323)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT1.25	(61118349-64856223)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT1.26	(61835950-64327852)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT1.29	(60528311-64162304)	(Boyles et al., 2017)
<i>Días a floración Largo Hoja Altura</i>	68548902	1	QDTFL1.33	60740224-64139980	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QLFLN1.6	63730903-73833847	(Shehzad & Okuno, 2015)
			QHGHT1.17	(67672770-71078685)	c
<i>Largo Hoja Altura</i>	70034731	1	QHGHT1.18	(68364678-73833847)	(Lin et al., 1995)
			QLFLN1.6	63730903-73833847	(Shehzad & Okuno, 2015)
			QHGHT1.17	(67672770-71078685)	(Wang et al., 2014)
<i>Largo Hoja Altura</i>	70038442	1	QHGHT1.18	(68364678-73833847)	(Lin et al., 1995)
			QLFLN1.6	63730903-73833847	(Shehzad & Okuno, 2015)
			QHGHT1.17	(67672770-71078685)	(Wang et al., 2014)
<i>Altura</i>	(62291719-62703374)	2	QHGHT1.18	(68364678-73833847)	(Lin et al., 1995)
			QHGHT2.1	(61634104-62377310)	(Shiringani & Friedt, 2011)
<i>Días a floración</i>			QHGHT2.13	(60125558-66698138)	(Liu et al., 2019)
			QDTFL2.38	62213313-63573158	(Sukumaran et al., 2016)
			QDTFL2.39	61954080-63797932	(Sukumaran et al., 2016)
			QDTFL2.40	62111426-63764819	(Sukumaran et al., 2016)
			QDTFL2.41	62271273-63611810	(Sukumaran et al., 2016)

			QDTFL2.44	62055635-71572760	(Liu et al., 2019)
<i>Días a floración</i>	7997952	2	QDTFL2.2	6426700-9576631	(Sangma Bangbol, 2013)
<i>Ancho Hoja</i>	9687265	2	QLFWD2.1	9552482-9829705	(Feltus et al., 2006)
<i>Largo Hoja</i>	3513440	3	QLFLN3.2	404291-3652084	(Shehzad & Okuno, 2015)
<i>Altura</i>			QHGHT3.3	(1967968-4553223)	(Feltus et al., 2006)
<i>Días a floración</i>			QDTFL3.2	404291-3768047	(Srinivas et al., 2009)
<i>Altura</i>	5679246	3	QHGHT3.4	(3959109-6396806)	(Phuong et al., 2013)
			QHGHT3.5	(3792856-6697425)	(Hart et al., 2001)
<i>Altura</i>	(11887666-11887794)	3	QHGHT3.7	(10354026-11895506)	(Phuong et al., 2013)
			QHGHT3.8	(11043827-16052133)	(Shiringani & Friedt, 2011)
<i>Días a floración</i>			QDTFL3.14	11752366-13023237	(Mace et al., 2013)
<i>Altura</i>	15940162	3	QHGHT3.8	(11043827-16052133)	(Shiringani & Friedt, 2011)
<i>Días a floración</i>			QDTFL3.15	15647701-52512798	(Sangma Bangbol, 2013)
<i>Contenido de clorofila en hoja</i>	57873028	3	QCHLC3.26	56562540-58041185	(Sukumaran et al., 2016)
<i>Altura</i>			QHGHT3.10	(57793678-58261463)	(Ritter et al., 2008)
<i>Altura</i>	58178902	3	QHGHT3.10	(57793678-58261463)	(Ritter et al., 2008)
<i>Ancho Hoja</i>	(60206773-60206774)	3	QLFWD3.2	58381019-74438890	(Shehzad & Okuno, 2015)
<i>Altura</i>			QHGHT3.11	(58314673-62626494)	(Lin et al., 1995)
			QHGHT3.17	(59087766-62457980)	(Bai et al., 2017)
<i>Ancho Hoja</i>	60207160	3	QLFWD3.2	58381019-74438890	(Shehzad & Okuno, 2015)
<i>Altura</i>			QHGHT3.11	(58314673-62626494)	(Lin et al., 1995)
			QHGHT3.17	(59087766-62457980)	(Bai et al., 2017)
<i>Ancho Hoja</i>	62746406	3	QLFWD3.2	58381019-74438890	(Shehzad & Okuno, 2015)
			QLFWD3.3	60756964-74438890	(Shehzad & Okuno, 2015)
<i>Altura</i>			QHGHT3.14	(61314757-63726062)	(Phuong et al., 2013)
			QHGHT3.15	(61714180-64228168)	(Wang et al., 2014)
<i>Días a floración</i>			QDTFL3.22	60398533-62932848	(Feltus et al., 2006)
<i>Ancho Hoja</i>	65677741	3	QLFWD3.2	58381019-74438890	(Shehzad & Okuno, 2015)
			QLFWD3.3	60756964-74438890	(Shehzad & Okuno, 2015)

<i>Altura</i>			QHGHT3.18	(64952215-69252315)	(Bai et al., 2017)
<i>Días a floración</i>			QDTFL3.23	64780651-67770131	(Shiringani et al., 2010)
			QDTFL3.24	64228168-68263000	(Mace et al., 2013)
			QDTFL3.25	62147822-69635825	(Sangma Bangbol, 2013)
			QDTFL3.37	58987252-70985113	(Guindo et al., 2019)
<i>Área total de hoja</i>	(62289745-62289768)	4	QLFAR4.7	61591272-63399672	(McCormick et al., 2016)
			QLFAR4.8	59981001-63399672	(McCormick et al., 2016)
			QLFAR4.9	60176936-63399672	(McCormick et al., 2016)
<i>Largo Hoja</i>			QLFLN4.4	61428475-63399672	(McCormick et al., 2016)
<i>Ancho Hoja</i>			QLFWD4.1	59981001-63399672	(McCormick et al., 2016)
			QLFWD4.2	59981001-63399672	(McCormick et al., 2016)
<i>Ancho Hoja</i>	5814957	5	QLFWD5.1	0-6870129	(Shehzad & Okuno, 2015)
<i>Contenido de clorofila en hoja</i>	12518749	5	QCHLC5.9	12341389-47113209	(Sukumaran et al., 2016)
<i>Altura</i>			QHGHT5.6	(11655202-43925618)	(Shiringani et al., 2010)
<i>Días a floración</i>			QDTFL5.6	10474452-13417147	(Wang et al., 2014)
<i>Días a floración</i>	56602510	5	QDTFL5.9	46116810-57417310	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL5.10	56435017-57420556	(Srinivas et al., 2009)
			QDTFL5.11	56306419-57420606	(Srinivas et al., 2009)
<i>Días a floración</i>	57298922	5	QDTFL5.9	46116810-57417310	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL5.10	56435017-57420556	(Srinivas et al., 2009)
			QDTFL5.11	56306419-57420606	(Srinivas et al., 2009)
<i>Días a floración</i>	58586762	5	QDTFL5.12	57730237-60192833	(Phuong et al., 2013)
			QDTFL5.13	57925585-60318344	(Phuong et al., 2013)
<i>Área total de hoja</i>	5555135	6	QLFAR6.4	4250074-27161240	(Phuong et al., 2013)
<i>Altura</i>			QHGHT6.14	(4209332-45849530)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT6.5	(3133340-17230846)	(Brown et al., 2006)
			QHGHT6.6	(3456522-22181845)	(Feltus et al., 2006)
			QHGHT6.79	(4293124-39625817)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT6.84	(4249806-45970154)	(Bai et al., 2017)

<i>Días a floración</i>			QDTFL6.11	4282442-7261806	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL6.64	4427642-39007151	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL6.65	4427642-39007151	(Zhang et al., 2015)
<i>Ancho Hoja</i>	49879870	6	QLFWD6.2	49373577-57124350	(McCormick et al., 2016)
<i>Altura</i>			QHGHT6.62	(49467408-54724501)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT6.85	(45970903-52281438)	(Bai et al., 2017)
<i>Días a floración</i>			QDTFL6.49	47790703-49945124	(Srinivas et al., 2009)
<i>Ancho Hoja</i>	50009545	6	QLFWD6.2	49373577-57124350	(McCormick et al., 2016)
<i>Altura</i>			QHGHT6.62	(49467408-54724501)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT6.85	(45970903-52281438)	(Bai et al., 2017)
<i>Ancho Hoja</i>	50675607	6	QLFWD6.2	49373577-57124350	(McCormick et al., 2016)
<i>Altura</i>			QHGHT6.62	(49467408-54724501)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT6.85	(45970903-52281438)	(Bai et al., 2017)
<i>Ancho Hoja</i>	50717576	6	QLFWD6.2	49373577-57124350	(McCormick et al., 2016)
<i>Altura</i>			QHGHT6.62	(49467408-54724501)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT6.85	(45970903-52281438)	(Bai et al., 2017)
<i>Altura</i>	9680495	7	QHGHT7.5	(8169882-54248418)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT7.13	(7293660-57928281)	(Shehzad & Okuno, 2015)
			QHGHT7.63	(7313081-56909660)	(Mocoeur et al., 2015)
<i>Días a floración</i>			QDTFL7.11	9448674-53589671	(Mace et al., 2013)
			QDTFL7.21	4196696-61081095	(Guindo et al., 2019)
<i>Altura</i>	(55890540-55890608)	7	QHGHT7.13	(7293660-57928281)	(Shehzad & Okuno, 2015)
			QHGHT7.14	(51098800-56392257)	(Madhusudhana & Patil, 2013)
			QHGHT7.17	(54861032-56187989)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT7.18	(54896258-56152747)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT7.19	(55432367-57715213)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT7.63	(7313081-56909660)	(Mocoeur et al., 2015)
			QHGHT7.66	(55206720-57820350)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT7.67	(55496099-57687919)	(Wang et al., 2016)

<i>Días a floración</i>			QHGHT7.77	(55665614-57325987)	(Boyles et al., 2017)
			QDTFL7.20	41081881-62025121	(Guindo et al., 2019)
			QDTFL7.21	4196696-61081095	(Guindo et al., 2019)
<i>Altura</i>	(55891819-55892589)	7	QHGHT7.13	(7293660-57928281)	(Shehzad & Okuno, 2015)
			QHGHT7.14	(51098800-56392257)	(Madhusudhana & Patil, 2013)
			QHGHT7.17	(54861032-56187989)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT7.18	(54896258-56152747)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT7.19	(55432367-57715213)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT7.63	(7313081-56909660)	(Mocoeur et al., 2015)
			QHGHT7.66	(55206720-57820350)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT7.67	(55496099-57687919)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT7.77	(55665614-57325987)	(Boyles et al., 2017)
			QDTFL7.20	41081881-62025121	(Guindo et al., 2019)
<i>Días a floración</i>			QDTFL7.21	4196696-61081095	(Guindo et al., 2019)
	59896609	7	QLFAR7.6	59733482-62458972	(Kapanigowda et al., 2014)
			QCHLC7.17	59459915-62444377	(Gelli et al., 2016)
QHGHT7.46			(59343341-60231260)	(Madhusudhana & Patil, 2013)	
<i>Contenido de clorofila en hoja</i>			QHGHT7.47	(59641845-60367928)	(Madhusudhana & Patil, 2013)
			QHGHT7.48	(59662133-60793977)	(Madhusudhana & Patil, 2013)
<i>Altura</i>			QHGHT7.76	(58940013-60089994)	(Yamaguchi et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL7.20	41081881-62025121	(Guindo et al., 2019)
			QDTFL7.21	4196696-61081095	(Guindo et al., 2019)
	<i>Peso seco de hoja</i>	(60583993-60584024)	7	QDLWT7.3	60496189-63149055
QLFAR7.6				59733482-62458972	(Kapanigowda et al., 2014)
QCHLC7.17				59459915-62444377	(Gelli et al., 2016)
<i>Contenido de clorofila en hoja</i>			QHGHT7.48	(59662133-60793977)	(Madhusudhana & Patil, 2013)
			QHGHT7.49	(60041842-60858818)	(Madhusudhana & Patil, 2013)
<i>Altura</i>			QHGHT7.50	(59845748-61080927)	(Madhusudhana & Patil, 2013)
<i>Días a floración</i>			QDTFL7.20	41081881-62025121	(Guindo et al., 2019)

			QDTFL7.21	4196696-61081095	(Guindo et al., 2019)
<i>Peso seco de hoja</i>	62812059	7	QDLWT7.3	60496189-63149055	(Kapanigowda et al., 2014)
<i>Ancho Hoja</i>			QLFWD7.2	61054596-63034224	(Feltus et al., 2006)
<i>Altura</i>			QHGHT7.56	(61005426-63191913)	(Feltus et al., 2006)
			QHGHT7.57	(60696136-64307977)	Parh 2005
<i>Peso seco de hoja</i>	62832976	7	QDLWT7.3	60496189-63149055	(Kapanigowda et al., 2014)
<i>Ancho Hoja</i>			QLFWD7.2	61054596-63034224	(Feltus et al., 2006)
<i>Altura</i>			QHGHT7.56	(61005426-63191913)	(Feltus et al., 2006)
			QHGHT7.57	(60696136-64307977)	Parh 2005
<i>Área total de hoja</i>	34297094	8	QLFAR8.13	12630815-49582266	(Mace et al., 2012)
<i>Largo Hoja</i>			QLFLN8.3	5080199-55459831	(Shehzad & Okuno, 2015)
<i>Altura</i>			QHGHT8.1	(4903179-50285275)	(Mocoeur et al., 2015)
			QHGHT8.2	(8197996-48953056)	(Shiringani et al., 2010)
<i>Días a floración</i>			QDTFL8.15	7163413-49654889	(Srinivas et al., 2009)
			QDTFL8.16	7374057-49576065	(Srinivas et al., 2009)
			QDTFL8.17	8271904-48858837	(Shiringani et al., 2010)
			QDTFL8.18	7883856-52002685	(Sangma Bangbol, 2013)
<i>Área total de hoja</i>	51261362	8	QLFAR8.14	49353125-51644704	(Mace et al., 2012)
<i>Largo Hoja</i>			QLFLN8.2	47835265-52567890	(Shehzad & Okuno, 2015)
			QLFLN8.3	5080199-55459831	(Shehzad & Okuno, 2015)
<i>Altura</i>			QHGHT8.4	(49197134-52016603)	(Shehzad & Okuno, 2015)
<i>Días a floración</i>			QDTFL8.18	7883856-52002685	(Sangma Bangbol, 2013)
			QDTFL8.19	47898389-52157595	(Wang et al., 2014)
			QDTFL8.20	47898389-52157595	(Wang et al., 2014)
			QDTFL8.21	47898389-52157595	(Wang et al., 2014)
			QDTFL8.22	49100211-51899196	(Kong et al., 2013)
			QDTFL8.32	36463214-55460251	(Guindo et al., 2019)
<i>Peso seco de hoja</i>	(1880179-1880216)	9	QDLWT9.2	1676285-2448026	(Kapanigowda et al., 2014)
<i>Altura</i>			QHGHT9.1	(1209251-2616651)	(Lin et al., 1995)

			QHGHT9.66	(415569-2313172)	(Mocoeur et al., 2015)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.7	1756069-2077349	(Brown et al., 2006)
<i>Días a floración</i>	11730470	9	QDTFL9.11	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.12	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.13	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.37	5169387-18891278	(Sukumaran et al., 2016)
<i>Días a floración</i>	11814280	9	QDTFL9.11	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.12	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.13	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.37	5169387-18891278	(Sukumaran et al., 2016)
<i>Altura</i>	(12628817-12810947)	9	QHGHT9.67	(12064052-16524790)	(Zhao et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.11	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.12	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.13	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.37	5169387-18891278	(Sukumaran et al., 2016)
<i>Altura</i>	14210072	9	QHGHT9.67	(12064052-16524790)	(Zhao et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.11	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.12	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.13	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.37	5169387-18891278	(Sukumaran et al., 2016)
<i>Altura</i>	(14622630-15415371)	9	QHGHT9.67	(12064052-16524790)	(Zhao et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.11	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.12	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.13	7119265-50871058	(Wang et al., 2014)
			QDTFL9.37	5169387-18891278	(Sukumaran et al., 2016)
<i>Contenido de clorofila en hoja</i>	56152890	9	QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
<i>Altura</i>			QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
			QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)

			QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.9	(56001053-56469411)	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
			QHGHT9.12	(56735055-56942282)	(Wang et al., 2014)
			QHGHT9.13	(56826072-56947934)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.14	(56826072-56947934)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.15	(56826072-56947934)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT9.17	(56854309-56976269)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.18	(56854309-56976269)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
			QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
			QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
<i>Días a floración</i>					
<i>Contenido de clorofila en hoja</i>	56918857	9			
<i>Altura</i>					
<i>Días a floración</i>					

*Contenido de clorofila en hoja*  
*Altura*

(57168549-  
57175732)

9

QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.22	(57047691-57169628)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.23	(57047691-57169628)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.24	(57047691-57169628)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.25	(57047691-57169628)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.26	(57047691-57169628)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.27	(57047691-57169628)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.28	(57047691-57169628)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.32	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.33	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.34	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.35	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.36	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.37	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.38	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.39	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.40	(57158029-57279911)	(Upadhyaya et al., 2012)b
QHGHT9.41	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.42	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)

				QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
				QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
				QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
				QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
				QHGHT9.68	(57115200-57236457)	(Zhao et al., 2016)
				QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
				QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
				QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
				QHGHT9.82	(57151252-57273187)	(Hilley et al., 2016)
				QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
				QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
				QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
				QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
				QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
				QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
				QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
				QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
				QHGHT9.32	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
				QHGHT9.33	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
				QHGHT9.34	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
				QHGHT9.35	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
				QHGHT9.36	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
<i>Días a floración</i>						
<i>Contenido de clorofila en hoja altura</i>	57185867	9				

*Días a floración*

*Contenido de clorofila en hoja*

*Altura*

(57222599-57223079)

9

QHGHT9.37	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.38	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.39	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.40	(57158029-57279911)	(Upadhyaya et al., 2012)b
QHGHT9.41	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.42	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.68	(57115200-57236457)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.69	(57176292-57297390)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
QHGHT9.82	(57151252-57273187)	(Hilley et al., 2016)
QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
QHGHT9.100	(57210215-57283376)	(Marla et al., 2019)
QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.32	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.33	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.34	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.35	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.36	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.37	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.38	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.39	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.40	(57158029-57279911)	(Upadhyaya et al., 2012)b
QHGHT9.41	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.42	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.43	(57215476-57337379)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.68	(57115200-57236457)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.69	(57176292-57297390)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
QHGHT9.82	(57151252-57273187)	(Hilley et al., 2016)
QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)

Contenido de clorofila en hoja  
Altura

57231983

9

QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
QHGHT9.100	(57210215-57283376)	(Marla et al., 2019)
QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.32	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.33	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.34	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.35	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.36	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.37	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.38	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.39	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.40	(57158029-57279911)	(Upadhyaya et al., 2012)b
QHGHT9.41	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.42	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.43	(57215476-57337379)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)

*Días a floración*

*Contenido de clorofila en hoja*  
*Altura*

(57231987-  
57240634)

9

QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.68	(57115200-57236457)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.69	(57176292-57297390)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
QHGHT9.82	(57151252-57273187)	(Hilley et al., 2016)
QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
QHGHT9.100	(57210215-57283376)	(Marla et al., 2019)
QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.32	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.33	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.34	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.35	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.36	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.37	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.38	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.39	(57115529-57236770)	(Higgins et al., 2014)

*Días a floración*

*Contenido de clorofila en hoja*

*Altura*

57241084

9

QHGHT9.40	(57158029-57279911)	(Upadhyaya et al., 2012)b
QHGHT9.41	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.42	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.43	(57215476-57337379)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.68	(57115200-57236457)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.69	(57176292-57297390)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
QHGHT9.82	(57151252-57273187)	(Hilley et al., 2016)
QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
QHGHT9.100	(57210215-57283376)	(Marla et al., 2019)
QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)

*Días a floración*

*Contenido de clorofila en hoja*

*Altura*

57241116

9

QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.40	(57158029-57279911)	(Upadhyaya et al., 2012)b
QHGHT9.41	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.42	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.43	(57215476-57337379)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.47	(57235666-57503398)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.69	(57176292-57297390)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
QHGHT9.82	(57151252-57273187)	(Hilley et al., 2016)
QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
QHGHT9.100	(57210215-57283376)	(Marla et al., 2019)
QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)

*Días a floración*

*Contenido de clorofila en hoja*

*Altura*

57272115

9

QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.40	(57158029-57279911)	(Upadhyaya et al., 2012)b
QHGHT9.41	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.42	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.43	(57215476-57337379)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.47	(57235666-57503398)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.69	(57176292-57297390)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
QHGHT9.82	(57151252-57273187)	(Hilley et al., 2016)
QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
QHGHT9.100	(57210215-57283376)	(Marla et al., 2019)
QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)

			QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT9.40	(57158029-57279911)	(Upadhyaya et al., 2012)b
			QHGHT9.41	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
			QHGHT9.42	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
			QHGHT9.43	(57215476-57337379)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.47	(57235666-57503398)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.69	(57176292-57297390)	(Zhao et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
			QHGHT9.82	(57151252-57273187)	(Hilley et al., 2016)
			QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
			QHGHT9.100	(57210215-57283376)	(Marla et al., 2019)
			QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
			QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
<i>Días a floración</i>					
<i>Contenido de clorofila en hoja</i>	57272294	9			
<i>Altura</i>					

*Días a floración*

*Contenido de clorofila en hoja*

*Altura*

57272296

9

QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.40	(57158029-57279911)	(Upadhyaya et al., 2012)b
QHGHT9.41	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.42	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.43	(57215476-57337379)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.47	(57235666-57503398)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.69	(57176292-57297390)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	
QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
QHGHT9.82	(57151252-57273187)	(Hilley et al., 2016)
QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QCHLC9.30	53290357-57303119	(Gelli et al., 2016)
QHGHT9.100	(57210215-57283376)	(Marla et al., 2019)
QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)

*Días a floración*

*Altura*

57383556

9

QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.40	(57158029-57279911)	(Upadhyaya et al., 2012)
QHGHT9.41	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.42	(57158041-57279923)	(Wang et al., 2012)
QHGHT9.43	(57215476-57337379)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.47	(57235666-57503398)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.69	(57176292-57297390)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
QHGHT9.82	(57151252-57273187)	(Hilley et al., 2016)
QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.16	(55586618-57492891)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.19	(55967524-57602978)	(Wang et al., 2014)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)

*Días a floración*

*Altura*

(57605944-  
57606285)

9

QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.29	(56734961-57515262)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.31	(56778481-57510167)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.43	(57215476-57337379)	(Higgins et al., 2014)
QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.47	(57235666-57503398)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.81	(56646977-57506971)	(Boyles et al., 2017)
QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.44	(56943184-57672377)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)

*Días a floración*

*Altura*

			QHGHT9.50	(57538503-57660420)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
			QDTFL9.15	51407791-57696111	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
57688381	9		QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)

*Días a floración*

QDTFL9.15 51407791-57696111 (Feltus et al., 2006)

QDTFL9.16 51394093-58216000 (Lin et al., 1995)

QDTFL9.33 56375715-59515431 (Zhang et al., 2015)

QDTFL9.34 56375715-59515431 (Zhang et al., 2015)

*Altura*

57697023

9

QHGHT9.20 (54238196-58286860) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.21 (54988751-58030085) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.30 (55761814-57887754) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.45 (56408007-58083257) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.46 (55370140-58509748) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.49 (57105814-57979016) (Takai et al., 2012)

QHGHT9.52 (57526946-58896859) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.56 (57111889-59622314) (Pereira & Lee, 1995)

QHGHT9.57 (57404663-59622314) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.61 (57351459-59622314) (Nagaraja Reddy et al., 2013)

QHGHT9.64 (54011658-59525224) (Zhang et al., 2015)

QHGHT9.65 (54011658-59525224) (Zhang et al., 2015)

QHGHT9.72 (57309623-58153654) (Wang et al., 2016)

QHGHT9.73 (57092475-58370802) (Wang et al., 2016)

QHGHT9.74 (56796303-58679467) (Wang et al., 2016)

*Días a floración*

QDTFL9.15 51407791-57696111 (Feltus et al., 2006)

QDTFL9.16 51394093-58216000 (Lin et al., 1995)

QDTFL9.33 56375715-59515431 (Zhang et al., 2015)

QDTFL9.34 56375715-59515431 (Zhang et al., 2015)

*Altura*

(57702399-  
57702406)

9

QHGHT9.20 (54238196-58286860) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.21 (54988751-58030085) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.30 (55761814-57887754) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.45 (56408007-58083257) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.46 (55370140-58509748) (Felderhoff et al., 2012)

QHGHT9.49 (57105814-57979016) (Takai et al., 2012)

				QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
				QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
				QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
				QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
				QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
				QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
				QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
<i>Días a floración</i>				QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
				QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
				QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	57782968	9		QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
				QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
				QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
				QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
				QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
				QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
				QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
				QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
				QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
<i>Días a floración</i>				QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)

<i>Altura</i>	(57793559-57793560)	9	QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)			
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	(57812562-57812578)	9	QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)

*Días a floración*

*Altura*

57812797

9

QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.70	(57775825-57898054)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.70	(57775825-57898054)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)

*Días a floración*

*Altura*

57816733

9

QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.70	(57775825-57898054)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)

*Días a floración*

*Altura*

57827956

9

QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)

*Días a floración*

*Altura*

(57828470-  
57858797)

9

QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.70	(57775825-57898054)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.70	(57775825-57898054)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)

*Días a floración*

*Altura*

(57858797-  
57869220)

9

QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.70	(57775825-57898054)	(Zhao et al., 2016)
QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)

*Días a floración*

*Altura*

(57905790-  
57905791)

9

QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.30	(55761814-57887754)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)

*Días a floración*

*Altura*

57916680

9

QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)

*Días a floración*

*Altura*

57962910

9

QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.49	(57105814-57979016)	(Takai et al., 2012)
QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)

*Días a floración*

*Altura*

57975385

9

			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	(57983074-57983092)	9	QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	57983575	9	QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)

*Días a floración*

*Altura*

			QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
(58005175-58005178)	9		QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.71	(57944241-58066463)	(Zhao et al., 2016)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)

<i>Días a floración</i>			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	(58005289-58015107)	9	QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.71	(57944241-58066463)	(Zhao et al., 2016)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			<i>Días a floración</i>		
		QDTFL9.16		51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
		QDTFL9.17		57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)
		QDTFL9.33		56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
		QDTFL9.34		56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	(58023378-58023385)	9	QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.21	(54988751-58030085)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.45	(56408007-58083257)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)

			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.71	(57944241-58066463)	(Zhao et al., 2016)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	58045040	9	QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.71	(57944241-58066463)	(Zhao et al., 2016)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)

<i>Altura</i>	58078439	9	QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.71	(57944241-58066463)	(Zhao et al., 2016)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	(58085686-58097143)	9	QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)

<i>Días a floración</i>			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)
			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	58100825	9	QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
			<i>Días a floración</i>		
QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)			
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			
QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)			
<i>Altura</i>	58123978	9	QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)
			QHGHT9.53	(58106774-58227924)	(Wang et al., 2014)
			QHGHT9.54	(58106774-58227924)	(Wang et al., 2014)
			QHGHT9.55	(58106774-58227924)	(Wang et al., 2014)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)

<i>Días a floración</i>			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)			
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)			
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)			
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)			
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)			
			QHGHT9.72	(57309623-58153654)	(Wang et al., 2016)			
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)			
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)			
			QDTFL9.16	51394093-58216000	(Lin et al., 1995)			
			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)			
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			
			<i>Altura</i>	(58241455-58241944)	9	QHGHT9.20	(54238196-58286860)	(Felderhoff et al., 2012)
QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)						
QHGHT9.51	(57775210-58242464)	(Guan et al., 2011)						
QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)						
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)						
QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)						
QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)						
QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)						
QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)						
QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)						
QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)						
<i>Días a floración</i>						QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)
						QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			
			<i>Altura</i>	58331590	9	QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
						QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)			

			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	58341355	9	QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.73	(57092475-58370802)	(Wang et al., 2016)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	(58419483-58419663)	9	QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	

<i>Días a floración</i>			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	(58432544-58474391)	9	QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	58432570	9	QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	58433323	9	QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)

<i>Días a floración</i>			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)	
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)	
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)	
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)	
			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)	
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)	
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)	
<i>Altura</i>	(58445767-58617056)	9	QHGHT9.46	(55370140-58509748)	(Felderhoff et al., 2012)	
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)	
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)	
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)	
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)	
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)	
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)	
<i>Días a floración</i>			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)	
			QDTFL9.17	57789296-58533017	(Feltus et al., 2006)	
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)	
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)	
	<i>Altura</i>	58539830	9	QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
				QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
				QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)	
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)	
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)	
			QHGHT9.74	(56796303-58679467)	(Wang et al., 2016)	
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)	
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)	
	<i>Altura</i>	(58690753-58690809)	9	QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)	

<i>Días a floración</i>			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.20	58577184-58734835	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.21	58606161-58783188	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.22	58606161-58783188	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.23	58606177-58783213	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.38	58643940-58847274	(Bouchet et al., 2017)
	<i>Altura</i>	(58766762-58778466)	9	QHGHT9.52	(57526946-58896859)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.58	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.59	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.60	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
<i>Días a floración</i>				QDTFL9.21	58606161-58783188
			QDTFL9.22	58606161-58783188	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.23	58606177-58783213	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.24	58721848-58930327	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.25	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.26	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.27	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)

<i>Altura</i>	58788293	9	QDTFL9.28	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)			
			QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)			
			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)			
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			
			QDTFL9.38	58643940-58847274	(Bouchet et al., 2017)			
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)			
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)			
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)			
			QHGHT9.58	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)			
			QHGHT9.59	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)			
			QHGHT9.60	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)			
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)			
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)			
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)			
			<i>Días a floración</i>			QDTFL9.24	58721848-58930327	(Higgins et al., 2014)
						QDTFL9.25	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
QDTFL9.26	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)						
QDTFL9.27	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)						
QDTFL9.28	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)						
QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)						
QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)						
QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)						
QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)						
QDTFL9.38	58643940-58847274	(Bouchet et al., 2017)						
QHGHT9.52	(57526946-58896859)	(Felderhoff et al., 2012)						
QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)						
QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)						
QHGHT9.58	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)						
<i>Altura</i>	(58790930-58792107)	9				QDTFL9.28	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
						QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
						QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			

<i>Días a floración</i>			QHGHT9.59	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.60	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.24	58721848-58930327	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.25	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.26	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.27	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.28	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.29	58262191-59622314	
			QDTFL9.30	58283824-59622314	
			QDTFL9.33	56375715-59515431	
			QDTFL9.34	56375715-59515431	
<i>Altura</i>	58889403	9	QDTFL9.38	58643940-58847274	(Bouchet et al., 2017)
			QHGHT9.52	(57526946-58896859)	
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.58	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.59	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.60	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.24	58721848-58930327	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.25	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.26	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.27	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.28	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)

<i>Altura</i>	58927171	9	QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.42	58835241-58917997	(Marla et al., 2019)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.58	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.59	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.60	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
<i>Días a floración</i>			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.24	58721848-58930327	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.25	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.26	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.27	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.28	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
<i>Altura</i>	(58939522-58944727)	9	QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.58	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.59	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.60	(58737942-58945338)	(Higgins et al., 2014)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)

<i>Días a floración</i>			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.25	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.26	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.27	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.28	58737942-58945338	(Higgins et al., 2014)
			QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	59010379	9	QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.79	(59240987-59622314)	(Yamaguchi et al., 2016)
			QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.79	(59240987-59622314)	(Yamaguchi et al., 2016)
			QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
<i>Altura</i>	59025216	9	QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.79	(59240987-59622314)	(Yamaguchi et al., 2016)
			QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)

<i>Altura</i>	59025883	9	QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.79	(59240987-59622314)	(Yamaguchi et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	59027801	9	QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.79	(59240987-59622314)	(Yamaguchi et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)
<i>Altura</i>	(59030912-59068090)	9	QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)
			QHGHT9.79	(59240987-59622314)	(Yamaguchi et al., 2016)
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)

<i>Altura</i>	59369385	9	QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			
			QHGHT9.56	(57111889-59622314)	(Pereira & Lee, 1995)			
			QHGHT9.57	(57404663-59622314)	(Felderhoff et al., 2012)			
			QHGHT9.61	(57351459-59622314)	(Nagaraja Reddy et al., 2013)			
			QHGHT9.64	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)			
			QHGHT9.65	(54011658-59525224)	(Zhang et al., 2015)			
			QHGHT9.79	(59240987-59622314)	(Yamaguchi et al., 2016)			
			QDTFL9.29	58262191-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)			
			QDTFL9.30	58283824-59622314	(Nagaraja Reddy et al., 2013)			
<i>Días a floración</i>			QDTFL9.31	59289953-59622314	(Mace et al., 2013)			
			QDTFL9.32	59332097-59622314	(Hart et al., 2001)			
			QDTFL9.33	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			
			QDTFL9.34	56375715-59515431	(Zhang et al., 2015)			
			QDTFL9.41	59196556-59635592	(Kong et al., 2018)			
			<i>Altura</i>	10131550	10	QHGHT10.17	(8343082-51522029)	(Liu et al., 2019)
						QHGHT10.18	(9152935-52512998)	(Liu et al., 2019)
						QHGHT10.2	(5723614-50177259)	(Pereira & Lee, 1995)
						QHGHT10.3	(7771918-11039796)	(Hart et al., 2001)
QHGHT10.5	(8592565-44821856)	(Shiringani et al., 2010)						
<i>Días a floración</i>						QDTFL10.13	8394525-50953444	(Felderhoff et al., 2012)
						QDTFL10.14	8993077-49478136	Parh 2005
						QDTFL10.16	9898346-48977520	(Phuong et al., 2013)
						QDTFL10.22	8811911-51062630	(Nagaraja Reddy et al., 2013)
			QDTFL10.38	8553416-51698710	(Mocoeur et al., 2015)			
			QDTFL10.45	8860997-50032413	(Liu et al., 2019)			
			<i>Tasa aparición de hojas</i> <i>Área total de hoja</i> <i>Altura</i>	11551440	10	QLFAR10.6	10640341-13137503	(Fiedler et al., 2014)
						QLFAR10.12	10666117-50703824	(Phuong et al., 2013)
						QHGHT10.16	(10855822-13482411)	(Kong et al., 2018)
QHGHT10.17	(8343082-51522029)	(Liu et al., 2019)						

<i>Días a floración</i>			QHGHT10.18	(9152935-52512998)	(Liu et al., 2019)	
			QHGHT10.2	(5723614-50177259)	(Pereira & Lee, 1995)	
			QHGHT10.5	(8592565-44821856)	(Shiringani et al., 2010)	
			QDTFL10.13	8394525-50953444	(Felderhoff et al., 2012)	
			QDTFL10.14	8993077-49478136	Parh 2005	
			QDTFL10.15	10251122-29799100	(Crasta et al., 1999)	
			QDTFL10.16	9898346-48977520	(Phuong et al., 2013)	
			QDTFL10.17	10273959-48941766	(Phuong et al., 2013)	
			QDTFL10.22	8811911-51062630	(Nagaraja Reddy et al., 2013)	
			QDTFL10.25	10528076-51375133	(Mace et al., 2013)	
			QDTFL10.35	10898551-49259155	(Phuong et al., 2013)	
			QDTFL10.38	8553416-51698710	(Mocoeur et al., 2015)	
			QDTFL10.39	10886654-13502538	(Bouchet et al., 2017)	
			QDTFL10.45	8860997-50032413	(Liu et al., 2019)	
<i>Área total de hoja</i>	45416517	10	QLFAR10.12	10666117-50703824	(Phuong et al., 2013)	
			QHGHT10.17	(8343082-51522029)	(Liu et al., 2019)	
<i>Altura</i>			QHGHT10.18	(9152935-52512998)	(Liu et al., 2019)	
			QHGHT10.2	(5723614-50177259)	(Pereira & Lee, 1995)	
			QDTFL10.13	8394525-50953444	(Felderhoff et al., 2012)	
			QDTFL10.14	8993077-49478136	Parh 2005	
			QDTFL10.16	9898346-48977520	(Phuong et al., 2013)	
			QDTFL10.17	10273959-48941766	(Phuong et al., 2013)	
			QDTFL10.22	8811911-51062630	(Nagaraja Reddy et al., 2013)	
			QDTFL10.25	10528076-51375133	(Mace et al., 2013)	
			QDTFL10.26	38482397-51735191	(Sangma Bangbol, 2013)	
			QDTFL10.35	10898551-49259155	(Phuong et al., 2013)	
			QDTFL10.38	8553416-51698710	(Mocoeur et al., 2015)	
			QDTFL10.45	8860997-50032413	(Liu et al., 2019)	
	<i>Días a floración</i>			QDTFL10.13	8394525-50953444	(Felderhoff et al., 2012)
				QDTFL10.14	8993077-49478136	Parh 2005
			QDTFL10.16	9898346-48977520	(Phuong et al., 2013)	
			QDTFL10.17	10273959-48941766	(Phuong et al., 2013)	
			QDTFL10.22	8811911-51062630	(Nagaraja Reddy et al., 2013)	
			QDTFL10.25	10528076-51375133	(Mace et al., 2013)	
			QDTFL10.26	38482397-51735191	(Sangma Bangbol, 2013)	
			QDTFL10.35	10898551-49259155	(Phuong et al., 2013)	
			QDTFL10.38	8553416-51698710	(Mocoeur et al., 2015)	
			QDTFL10.45	8860997-50032413	(Liu et al., 2019)	

<i>Días a floración</i>			QDTFL10.46	11212369-50166681	(Liu et al., 2019)
	(56552757-56552784)	10	QDTFL10.41	55670183-56564330	(Kong et al., 2018)

