Determinantes fisiológicos de la humedad del grano de maíz (*Zea mays* L.) a cosecha en líneas *élite* de Syngenta Argentina

Trabajo final presentado para optar al título de Especialista en Mejoramiento Genético Vegetal

Juan M. Magaz
Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires - 2001

Syngenta Argentina
Investigación y Desarrollo
Nursery Seed Production, Maíz

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

TUTORES

Tutor
María E. Otegui
Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)
Magister Scientiae (Universidad Nacional de Mar del Plata)
Doctor (Université Paris XI, UFRS d'Orsay, France)

Co-tutor
Guillermo Pizarro
Biólogo (Universidad Nacional del Sur)
Magister Scientiae (Universidad Nacional del Sur)

JURADO DE TRABAJO FINAL

Tutor
María E. Otegui
Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)
Magister Scientiae (Universidad Nacional de Mar del Plata)
Doctora (Université Paris XI, UFRS d'Orsay, France)

Jurado
Julieta Pesqueira
Ingeniera Agrónoma (Universidad Nacional de Lomas de Zamora)
Doctora (Universidad Politécnica de Valencia)

Jurado
Santiago Álvarez Prado
Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Doctor (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa del Trabajo Final: 20 de Octubre de 2022

Agradecimientos

A Guillermo Pizarro, por su confianza puesta en el proyecto y sus invalorables aportes al mismo.

A Lucas Borrás, por sus valiosos consejos durante las primeras etapas de desarrollo del proyecto.

A Eduardo Brun y Patricio Mayor, fitomejoradores del programa de mejoramiento genético de maíz de Syngenta Argentina, por sus ideas y propuestas que dieron riqueza al proyecto.

A Agustín Cresta, Santiago Caterina, Gabriel Riesgo y al personal de temporada de la Nursery de Maíz, por su colaboración en la colecta y procesamiento de muestras.

A Zulema Rodríguez, por su paciencia, dedicación y pasión puestas en el armado y desarrollo de la macro del proyecto.

A María Otegui, por animarme a finalizar el posgrado y por brindarme su experiencia y conocimiento en la realización del presente trabajo final.

A Beatriz Masiero, por su soporte en el análisis estadístico de los datos.

A familia y amigos, por el apoyo incondicional de siempre.

INDICE

ABREVIATURAS Y SIMBOLOS 5
RESUMEN 8
ABSTRACT 9
1. Introducción 10
1.1. La importancia del secado del grano en la producción de maíz 10
1.2. Llenado y secado del grano: características ecofisiológicas y genotípicas 11
2. Objetivos 15
2.1. Objetivo general 15
2.2. Objetivos específicos 15
3. Hipótesis 16
4. Materiales y métodos 17
4.1. Material genético 17
4.2. Conducción de los experimentos a campo 19
4.3. Mediciones 20
4.4. Cálculos 20
4.5. Análisis estadístico 21
5. Resultados 23
5.1. Condiciones meteorológicas 23
5.2. Duración de las principales etapas del cultivo 26
5.2.1. Etapa vegetativa 26
5.2.2. Etapa del llenado de granos 26
5.2.3. Etapa del secado de granos 29
5.3. Correlación general entre atributos de interés 29
5.4. Longitud de ciclo a madurez comercial y discriminación según las principales etapas del cultivo 31
5.5. Peso del grano y sus determinantes fisiológicos 36
5.6. Variables relativas al contenido hídrico del grano 39
5.7. Relaciones fenotípicas causales directas e indirectas en la determinación del PG 41
5.8. Heredabilidad 42
6. Discusión 45
6.1. Relación entre etapas fenológicas, y entre ellas y el ciclo del cultivo 45
6.2. El peso individual del grano y sus determinantes fisiológicos 47
6.3. El peso individual del grano y su contenido de agua durante el período de llenado 48
6.4. Variabilidad genotípica para el secado del grano 49
6.5. Heredabilidad de los caracteres 50
7. Conclusiones 52
8. Consideración final 53
9. Bibliografía 54
10. Anexo 59

ABREVIATURAS Y SIMBOLOS

°Cd	Grado centígrado día
A	Ambiente
CAG	Contenido de agua del grano
CH	Concentración de humedad
CH_{R6}	Concentración de humedad a madurez fisiológica
CH_{MC}	Concentración de humedad a madurez comercial
CP	Componente principal
CV	Coeficiente de variación
DE	Desvío estándar
DFL	Duración de la fase *lag*
DLLE	Duración del llenado efectivo de granos
DLLG	Duración del llenado de granos
DPV	Déficit de presión de vapor
DSG	Duración del secado de granos
FS	Fecha de siembra
FV	Fuente de variación
G	Genotipo
GH	Grupo heterótico
G x A	Interacción genotipo por ambiente
gl	Grados de libertad
H^2	Heredabilidad en sentido amplio
HGC	Humedad del grano a cosecha
HR	Humedad relativa
HR_{MI}	Humedad relativa mínima
MC	Madurez comercial
MCAG	Máximo contenido de agua del grano
NG	Número de granos

NS	No significativo
NG/m^2	Número de granos por unidad de superficie
PC	Período crítico
PCA	Principal Component Analysis
PF	Peso fresco de la muestra
PG	Peso individual del grano
Pp	Precipitación
PS	Peso seco de la muestra
Q	Coeficiente fototermal
r	Coeficiente de correlación de Pearson
r^2	Coeficiente de determinación
R_1	Floración femenina o *silking*
R_2	Fecundación de los óvulos
R_6	Madurez fisiológica
RG	Rendimiento en grano
RS	Radiación solar
SD	Significación de las diferencias
SGH	Subgrupo heterótico
Tb	Temperatura base
TCG	Tasa de crecimiento del grano
TDG_1	Tasa de desecación del grano pre-R_6
TDG_2	Tasa de desecación del grano post-R_6
Tme	Temperatura media
Tma	Temperatura máxima
TT	Tiempo térmico
TT_{MC}	Tiempo térmico de siembra a madurez comercial
TT_{MCAG}	Tiempo térmico de floración femenina a máximo contenido de agua del grano
$TT_{MCAG\text{-}R6}$	Tiempo térmico de máximo contenido de agua del grano a R_6
TT_{R6}	Tiempo térmico de siembra a madurez fisiológica

TT_{R1} Tiempo térmico de siembra a floración femenina

USDA United States Department of Agriculture

RESUMEN

La elevada humedad del grano a cosecha (HGC) en maíz (*Zea mays* L.) suele representar mayores costos económicos de pos-cosecha por secado artificial. De allí su importancia para productores y fitomejoradores del cultivo. Conocer qué factores determinan la HGC es imprescindible para establecer estrategias orientadas a la obtención de materiales con menor largo de ciclo a madurez comercial (MC, 14.5%) sin resignar rendimiento en grano (RG) potencial. Debido a la complejidad del carácter, el abordaje inicial al tema consideró desagregar a la HGC en componentes más simples. De esta manera, se definieron tres etapas principales: pre-R_1 (i.e. etapa vegetativa), R_1-R_6 (i.e. llenado del grano) y R_6-MC (i.e. secado del grano). Adicionalmente, se estudiaron 11 rasgos fisiológicos de interés asociados a los procesos de llenado y secado del grano. Se evaluaron 138 líneas propiedad de Syngenta Argentina en tres años de ensayo. El germoplasma mostró gran variabilidad para todos los caracteres evaluados. R_6-MC fue la etapa que mejor se asoció con el ciclo a MC ($r>0.77$; $p<0.001$), destacando la importancia que tuvo la tasa de desecación del grano post madurez fisiológica (TDG_2) en el material genético utilizado. El peso individual del grano (PG) se explicó, principalmente, por su mayor tasa (TCG; r^2: 0.40, $p<0.0001$) con un mínimo detrimento de la duración del llenado del grano (DLLG; r^2: 0.06, $p=0.0037$), aunque ninguna fue determinante excluyente del PG final. Se encontró un efecto indirecto ejercido por el máximo contenido de agua del grano (MCAG; $r>0.64$, $p<0.0001$) sobre el PG a través de la TCG. Finalmente, la selección de parentales por menor etapa vegetativa, DLLG larga y R_6-MC corta (i.e. altas TDG_2) sería una buena estrategia orientada al logro de genotipos que anticipen la MC sin resignar RG potencial.

ABSTRACT

High grain moisture at harvest (GMH) in maize (*Zea mays* L.) usually represents higher post-harvest economic costs due to the artificial drying. Hence, the importance it has for producers and crop breeders. Knowing the factors that determine GMH is essential to establish suitable strategies to develop shorter genotypes at commercial maturity (CM, 14.5%) without sacrificing potential grain yield (GY). Because GMH is a complex trait, the initial approach was to dissect it into simpler components. Thus, three main stages were defined: pre-R_1 (i.e. vegetative), R_1-R_6 (i.e. grain filling) and R_6-CM (i.e. grain drying). Additionally, 11 physiological traits related to grain filling and drying processes were studied. 138 lines owned by Syngenta Argentina were evaluated during three years of trials. The germplasm showed a wide variability range for all the evaluated traits. Time to CM was largely explained by R_6-CM ($r>0.77$; $p<0.001$), highlighting the importance of the kernel desiccation rate after physiological maturity (KDR_2) in this germplasm. Individual kernel weight (KW) was explained primarily by a higher kernel growth rate (KGR; r^2: 0.40, $p<0.0001$) with minimum penalization of grain-filling duration (GFD; r^2: 0.06, $p=0.0037$), although none was an exclusive determinant of the final KW. An indirect effect exerted by the kernel maximum water content (MWC; $r>0.64$, $p<0.0001$) on KW through the KGR was found. Finally, selection of parental with lower vegetative stage, long GFD and short R_6-CM (i.e. high KDR_2) would be a good strategy aimed to achieve genotypes that anticipate CM without resigning potential GY.

1. Introducción

1.1. La importancia del secado del grano en la producción de maíz

La humedad del grano a cosecha (HGC) en maíz es un aspecto muy tenido en cuenta entre los productores de este cereal puesto que valores por encima del standard comercial (i.e. 14.5%) suelen representar elevados costos económicos de pos-cosecha por el secado artificial (Sweeney *et al.,* 1994; Reid *et al.,* 2010). Sin embargo, otras desventajas asociadas a valores altos de HGC pueden originarse durante el secado del grano a campo (i.e. pre-cosecha), en especial en planteos de siembras tardías. Por ejemplo: mermas de rendimiento (e.g., caída de espigas y agentes bióticos que dañan el número y peso individual de los granos) y disminución de la calidad comercial del grano (e.g., brotado, daño por insectos, contaminación con micotoxinas; Ferraguti *et al.,* 2016). Estos perjuicios, entre otros, hacen que aumentar la tasa de desecación del grano post madurez fisiológica (TDG_2) sea un objetivo importante en los programas de mejoramiento de esta especie (Cross, 1985).

En maíz, los programas de mejoramiento genético tienen como objetivo central la obtención de híbridos con alto potencial de rendimiento en grano (RG). La primera etapa para ello consiste en desarrollar líneas parentales endocriadas en alto nivel de homocigosis, las cuales son evaluadas por su aptitud combinatoria a través del cruzamiento con un probador o *tester* común (Hallauer and Carena, 2009). Esta es una instancia clave del proceso ya que el comportamiento de una línea endocriada por si misma tiene escaso valor predictivo sobre el comportamiento que pueda tener en una combinación híbrida específica (Hallauer and Miranda, 1988). De esta manera, la magnitud de la correlación entre el comportamiento de la línea endocriada (parental) y el del híbrido obtenido (progenie) puede ser un indicador favorable del valor potencial de la línea en combinaciones híbridas (Lee *et al.,* 2005). El RG de los híbridos depende principalmente del número de granos (NG) cosechados por unidad de superficie (NG/m^2) y en menor medida del peso individual del grano (PG), siendo el primero más sensible a los factores del ambiente y de manejo (Andrade *et al.,* 1996; Borrás y Otegui, 2001, Borrás *et al.,* 2004). El PG, en cambio, se considera un rasgo con mayor heredabilidad o relación padre-progenie (D'Andrea *et al.,* 2013), por lo que se espera que los híbridos reproduzcan las tendencias en PG expresadas en las líneas utilizadas como hembras. En este sentido, la selección de líneas parentales con secado de grano rápido podría resultar en híbridos con similar característica.

Una estrategia posible en la selección de líneas endocriadas para la producción de híbridos que alcancen más rápidamente una baja HGC es la reducción del período de siembra a floración. Sin embargo, los resultados en este sentido no son consistentes. Mientras que Snelling y Hoener (1940), Gunn y Christensen (1965) y Hallauer *et al*. (1967) reportaron una asociación positiva y significativa entre los días a floración y la HGC, Cross (1975) y Cross *et al*. (1987) no encontraron dicha asociación entre caracteres. Por su parte, Cross y Kabir (1989) observaron que híbridos con floraciones más tempranas y períodos de llenado similares pueden comenzar a perder humedad y llegar a madurez fisiológica antes que aquellos que florecen más tarde. No obstante, la selección por una floración anticipada puede presentar algunas desventajas. Por un lado,

la reducción de los días a floración atenta contra el desarrollo del área foliar y esto puede afectar el suministro potencial de fotoasimilados (Tollenaar, 1977). Por el otro, las plantas pueden tener espigas más pequeñas y de menor rendimiento en grano (Corke y Kannenberg, 1989; Troyer, 1990).

La formación de la denominada "capa negra" en maíz es indicativa de la llegada del grano a madurez fisiológica (Daynard y Duncan, 1969). El acortamiento del período de siembra a capa negra suele ser otro criterio de selección utilizado por los fitomejoradores para alcanzar más rápido una baja HGC, estrategia que puede resultar interesante no sólo en regiones con estaciones de crecimiento intermedias a cortas sino también en planteos de siembras tardías. La ocurrencia anticipada de heladas tempranas (i.e. heladas que se adelanten a la formación de la capa negra) puede reducir en gran medida la aptitud de algunos híbridos para perder humedad del grano (Reid *et al.*, 2010). El proceso del llenado de granos se ve interrumpido y el grano comienza a secar con un valor más alto de humedad. Es por ello que híbridos con bajo contenido de humedad del grano a capa negra resultan más deseables que aquellos con valores más altos. Sin embargo, la selección a través de evaluación directa de la capa negra es muy laboriosa (Sweeney *et al.*, 1994). Por otro lado, Miles (1940) estudió el tiempo desde siembra y floración hasta madurez fisiológica y el tiempo requerido por el grano para bajar de 33% a 20% de humedad, considerado éste como el período de secado. En general, se pudo establecer que el largo del período de secado estuvo directamente relacionado con el tiempo a madurez, aunque este patrón tuvo excepciones. Dado que el proceso de secado tiene lugar justo después de alcanzada la madurez fisiológica, el contenido de humedad en este momento podría ser un punto de partida para seleccionar por secado rápido (Yang, 2010).

Los genotipos difieren en el contenido de humedad del grano a madurez fisiológica (Hillson y Penny, 1965; Daynard, 1972; Carter y Poneleit, 1973; Capitanio *et al.*, 1983; Borrás *et al.*, 2009). Aquellos genotipos que tengan un menor contenido de humedad en ese momento serán más deseables (Reid *et al.*, 2010) dado que debieran secar más rápido. Sin embargo, la asociación entre la concentración de humedad del grano a madurez fisiológica (CH_{R6}) y la TDG_2 también presenta contradicciones. Por ejemplo, Cross (1985) encontró una relación aparente entre los caracteres mencionados, e incluso consideró que la selección directa por humedad del grano a madurez fisiológica resulta ser una aproximación simple y menos costosa para reducir la HGC. Por su parte, un estudio llevado a cabo por Hillson y Penny (1965) no reveló tal correlación. Finalmente, Cross y Kabir (1989) sugieren que la selección por TDG_2 en sí misma, y sin tener en cuenta otros factores como la humedad a madurez fisiológica, puede no producir híbridos con baja HGC. En este sentido, Sala *et al*. (2006) consideran que la TDG_2 y el grupo de madurez (i.e. ciclo) son caracteres críticos en la determinación de la HGC.

1.2. Llenado y secado del grano: características ecofisiológicas y genotípicas

El ciclo productivo del maíz puede dividirse en 3 grandes etapas: i) siembra a floración, ii) floración a madurez fisiológica (i.e. llenado del grano) y iii) madurez fisiológica a madurez comercial (i.e. secado del grano). La etapa de siembra a floración se conoce como "etapa vegetativa" del cultivo (Ritchie and Hanway, 1982), la cual es

crítica para la generación del área foliar responsable de capturar luz y producir biomasa (Andrade *et al.*, 1996; Cirilo, 2009). La etapa finaliza con la floración, que se caracteriza por la antesis en la panoja y la aparición de estigmas (R_1) en la espiga apical. Luego de R_1, y una vez fecundados los óvulos (R_2), comienza la etapa del llenado de granos que se extiende hasta la madurez fisiológica (R_6). La dinámica de acumulación de materia seca y la variación del contenido hídrico en el grano son los principales procesos involucrados en este período de crecimiento (Borrás y Gambín, 2010). Se distinguen 3 fases de llenado: i) fase inicial o de crecimiento lento, comúnmente denominada fase *lag*, ii) fase de llenado efectivo o de crecimiento lineal, y iii) fase final o de maduración (Bewley y Black, 1985). La fase *lag* presenta una activa división y diferenciación celular, formadora de tejido endospermático (Capitanio *et al.*, 1983; Reddy y Daynard, 1983) y de posibles lugares (los amiloplastos) para la deposición del almidón (Jones *et al.*, 1996). El contenido de agua del grano (CAG) aumenta rápidamente, mientras que la tasa de acumulación de biomasa o de crecimiento del grano (TCG) es relativamente baja (Borrás *et al.*, 2003). En la fase *lag* se define el tamaño potencial de grano (Gambín *et al.*, 2006). Durante la fase de llenado efectivo la TCG se hace máxima, mientras el CAG continúa incrementándose hasta que alcanza un máximo (MCAG) a partir del cual el agua es desplazada por la materia seca que sigue acumulándose en el grano (Egli, 2017; Álvarez Prado *et al.*, 2013a) y comienza la pérdida neta de agua (Gambín *et al.*, 2007). Esta segunda fase del llenado es considerada crítica, ya que la ocurrencia de condiciones adversas para el cultivo puede verse reflejada en mermas importantes de peso del grano y, en consecuencia, de rendimiento (Borrás *et al.*, 2004). Finalmente, en la fase de maduración, la TCG declina progresivamente hasta hacerse nula. Los granos alcanzan su peso seco máximo y entran en estado de inactividad (Bewley y Black, 1985), momento conocido como "madurez fisiológica" (Brooking, 1990). Queda definido el PG final y, por lo tanto, el RG del cultivo. El tramo final de la fase del llenado efectivo y el período que sigue a R_6 se caracterizan por una activa pérdida de humedad del grano (Daynard, 1972), fuertemente controlada por la humedad del ambiente, que condiciona la humedad de equilibrio (Martinez-Feria *et al.*, 2019). Este proceso se extiende hasta que los mismos alcanzan valores adecuados para su cosecha y posterior comercialización.

Durante el proceso de desecación del grano se distinguen dos tasas, una previa a R_6 (TDG_1) y la otra posterior a R_6 (TDG_2). La TDG_1 está asociada al proceso del llenado de granos, es decir, a los cambios que se producen en el peso seco de los mismos, mientras que la TDG_2 se asocia sólo al proceso de pérdida de agua según la condición ambiental de humedad de equilibrio (Martinez-Feria *et al.*, 2019). La TDG_2, comúnmente conocida como la "tasa de secado a campo" o "tasa de secado del grano", depende de variables climáticas relacionadas con la humedad del aire o la demanda atmosférica (Schmidt y Hallauer 1966; Martinez-Feria *et al.*, 2019), y de varios rasgos morfo-fisiológicos de las plantas (Crane *et al*. 1959; Troyer y Ambrose 1971). La Fig. 1 representa un esquema conceptual que describe todos los procesos antes mencionados y muestra los principales caracteres de interés relacionados.

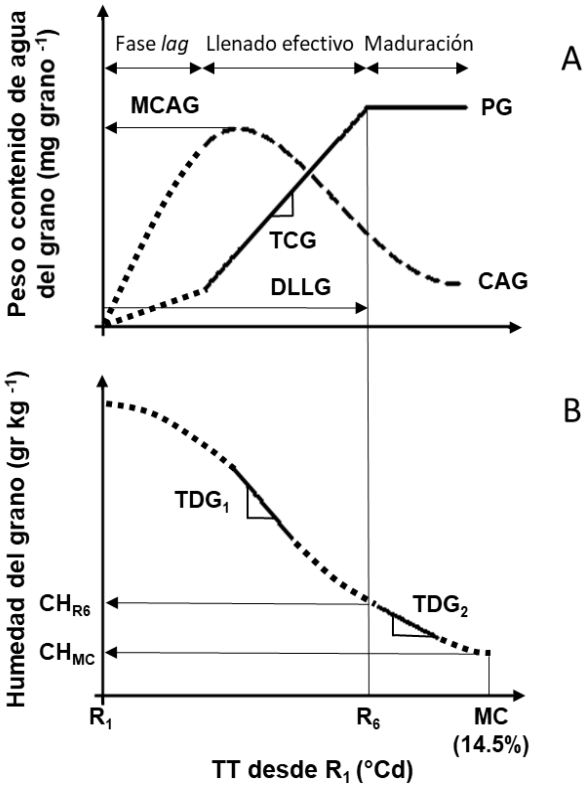

Fig. 1: Esquema conceptual que describe las etapas de llenado y secado del grano: (A) modelo bilineal para la acumulación de materia seca (línea llena) y modelo curvilineal para la variación del contenido de agua del grano (línea cortada). Las líneas de puntos representan las dinámicas de ambos procesos durante la fase *lag* del llenado de granos. Algunos de los principales caracteres de interés relacionados son: peso individual del grano (PG), contenido de agua del grano (CAG), tasa de crecimiento del grano (TCG), duración del llenado de granos (DLLG) y máximo contenido de agua del grano (MCAG); (B) dinámica del proceso de desecación del grano expresada en porcentaje de humedad (línea de puntos). Los tramos en línea llena representan las dos tasas de este proceso de desecación: previa a R_6 (TDG_1) y posterior a R_6 (TDG_2). Figuran también la concentración de humedad del grano a madurez fisiológica (CH_{R6}), la concentración de humedad del grano a madurez comercial (CH_{MC}), floración femenina o *silking* (R_1), madurez fisiológica (R_6) y madurez comercial (MC, i.e. 14.5%). Adaptado de Álvarez Prado *et al.* (2013b).

La progresión de las etapas descriptas anteriormente y la dinámica de los procesos asociados al crecimiento del cultivo presentan gran variabilidad en función del ambiente y el genotipo (Borrás *et al.*, 2003; Gambín *et al.*, 2006, 2007). Tanto la TCG como la duración del llenado del grano (DLLG) dependen fuertemente de la temperatura. Su aumento incrementa la TCG y acorta la DLLG (Muchow, 1990). En condiciones potenciales de crecimiento, el PG depende fuertemente de la TCG y ésta se encuentra modulada por la tasa de crecimiento de la planta durante la fase *lag* (Gambín *et al.*, 2006). En ausencia de restricciones severas al crecimiento durante el llenado activo del grano, la DLLG está asociada a los procesos combinados de acumulación de biomasa y pérdida de humedad del grano hasta un valor crítico (Gambín *et al.*, 2007) de aproximadamente 30-35% (Borrás *et al.*, 2004). Sin embargo, reducciones severas de

fuente de asimilados pueden determinar la interrupción anticipada del llenado del grano (Sala *et al.*, 2007b; Rattalino Edreira *et al.*, 2014), verificándose entonces contenidos de humedad a madurez fisiológica superiores al indicado (Sala *et al.*, 2007b).

La DLLG tiene un fuerte componente genético, y estaría asociada a la velocidad de maduración del endosperma (Gambín *et al.*, 2007) y al momento, expresado como porcentaje de humedad, en el cual los granos dejan de acumular biomasa (Gambín y Borrás, 2005). La velocidad de maduración puede ser fácilmente estudiada por los cambios en las relaciones hídricas de los granos, ya que desde su fecundación hasta R_6 el grano se deseca progresivamente, i.e. pierde contenido de agua relativo al peso fresco total aún en la fase de aumento del contenido de agua (Saini y Westgate, 2000; Borrás *et al.*, 2003; Borrás y Westgate, 2006). En cuanto al momento en el cual los granos dejan de acumular biomasa, genotipos que llegan a R_6 con una concentración de humedad (CH_{R6}) mayor acumularán biomasa por menos tiempo que aquellos que llegan a R_6 con menor $CH_{R6.}$ En sorgo se encontraron diferencias en el CH_{R6} que estuvieron negativamente asociadas con la DLLG (Gambín y Borrás, 2005). También se pudieron describir, en forma simple, diferencias en la DLLG entre genotipos comerciales a través de la velocidad o tasa de desecación del grano previa a madurez fisiológica (TDG_1) (Gambín *et al.*, 2007). Este comportamiento se pudo establecer para un conjunto de 13 genotipos comerciales argentinos que mostraban una variación en la DLLG de 1117 a 1470 °Cd (temperatura base 0 °C), que representaba alrededor de 12-14 días calendario de diferencia. Los genotipos no difirieron en el CH_{R6} o en el momento en el cual los granos alcanzaron su MCAG. Las diferencias genotípicas en la DLLG estuvieron asociadas a diferencias en la TDG_1 hacia el fin de la etapa del llenado, después de alcanzarse el máximo contenido de agua (Gambín *et al.*, 2007).

Entre los factores principales que modulan la TDG_2 y la duración del secado del grano (DSG) se encuentran la temperatura y la humedad relativa del aire (Schmidt y Hallauer, 1966; Martinez-Feria *et al.*, 2019). Se encontró una fuerte correlación entre la TDG_2 y el déficit de presión de vapor (DPV). Por otro lado, Brooking (1990) describe la influencia entre una compleja serie de factores del ambiente (e.g., temperatura, humedad, radiación, velocidad del viento, precipitaciones), que definen la demanda atmosférica, y la DSG. Sin embargo, existen también rasgos morfo-fisiológicos del cultivo que ejercen, a su vez, una gran influencia sobre la TDG_2 y la DSG (Troyer and Ambrose, 1971). Algunos de estos rasgos son propios del grano (e.g., textura, forma, tipo de endosperma, espesor del pericarpio), y otros propios del resto de la planta (e.g., número, ajuste, cobertura y senescencia de chalas, ángulo de la espiga respecto al tallo). Consecuentemente, la interacción del genotipo (G) con el ambiente (A) puede determinar fuertes variaciones en la TDG_2, la DSG y, por lo tanto, en la HGC. Tales variaciones se verifican actualmente entre maíces de siembra temprana y tardía en la región Pampeana (Otegui *et al.*, 2002; Chazarreta *et al.*, 2021). El estudio e interpretación de la interacción G×A para los rasgos descriptos asistiría a los mejoradores para definir el idiotipo más apropiado para cada condición.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Identificar y analizar los caracteres fisiológicos involucrados en la determinación de la HGC en maíz, con el fin de asistir a los mejoradores del programa de Syngenta Argentina en la obtención de genotipos con menor tiempo a humedad comercial (i.e. híbridos con menor largo de ciclo a cosecha o madurez relativa) sin comprometer significativamente el potencial de rendimiento en grano. Se propone como estrategia de mejora seleccionar líneas por menor etapa vegetativa, larga duración del llenado de granos y corta duración del secado de los mismos, pero a la vez conservando un largo de ciclo lo más corto posible.

Se desprenden del objetivo general tres objetivos específicos, cada uno de ellos con su hipótesis particular:

2.2. Objetivos específicos

a) Identificar aquellos caracteres que mejor expliquen el TT_{MC} en el material genético propuesto.

b) Describir la variabilidad genotípica de otros caracteres fisiológicos de interés, como i) peso individual del grano (PG) y sus determinantes fisiológicos, i.e. tasa (TCG) y duración (DLLG) del llenado de granos.

c) Desagregar la HGC en sus componentes más simples: pre-R_1 (i.e. etapa vegetativa, TT_{R1}), R_1-R_6 (i.e. llenado del grano, DLLG) o R_6-MC (i.e. secado del grano, DSG) para un conjunto de líneas *élite*, representativo del programa de mejoramiento de Syngenta Argentina, y describir su variabilidad genotípica.

3. Hipótesis

a) La variabilidad genotípica para el carácter TT_{MC} en el material genético utilizado está asociada a la duración de todas las etapas principales en que se divide el ciclo del cultivo (i.e. TT_{R1}, DLLG y DSG).

Predicción:
a.1. El TT_{MC} tendrá, en general, una asociación positiva con cada una de las subetapas del ciclo (i.e. TT_{R1}, DLLG y DSG)
a.2. Es posible predecir el TT_{MC} a partir de un rasgo fenotípico de simple medición como el TT_{R1}.

b) La variabilidad genotípica para PG se explica a través de ambos determinantes fisiológicos (i.e. TCG y DLLG) pero con diferente importancia relativa de cada uno de ellos.

Predicción:
b.1. La TCG tendrá mayor efecto sobre el PG que la DLLG.
b.2. Ciertos rasgos afectarán al PG a través de su relación con sus determinantes fisiológicos, por ejemplo: DFL y MCAG a través de la TCG, y TDG_1 y CH_{R6} a través de la DLLG.

c) Existe variabilidad genotípica para TDG_2 que permitiría modificar el TT_{MC} más allá del efecto dominante del ambiente.

Predicción:
c.1. La selección a favor de TDG_2 mayores (i.e. valores más positivos, en términos absolutos) permitirá acortar el TT_{MC} aún en genotipos con DLLG larga.

4. Materiales y métodos

4.1. Material genético

Se utilizaron 138 líneas *élite* del programa de mejoramiento genético de maíz de Syngenta Argentina, en su mayoría líneas experimentales y pre-comerciales, y algunas comerciales. Se evaluaron 48 líneas el primer año, 45 el segundo y 45 el tercer año de experimentación. Sólo 2 líneas se repitieron entre el primer y segundo año, y 4 líneas entre el primer y tercer año. No hubo líneas repetidas entre el segundo y tercer año de ensayo. El material genético corresponde a germoplasma templado, y presenta gran variabilidad en términos del tipo de grano o textura (i.e. flint, dentado y situaciones intermedias) y grupos de madurez o longitud de ciclo a madurez comercial [(1)], i.e. corto (< 2600 °Cd), intermedio (2600 °Cd a 2900 °Cd) y largo (> 2900 °Cd). La cantidad y distribución de líneas por campaña, largo de ciclo, grupo (GH) y subgrupo heterótico (SGH) al cual pertenecen se detalla en la Tabla 1.

[(1)] Syngenta Argentina, clasificación propia.

Tabla 1: Distribución entre campañas de la cantidad de líneas utilizadas por: i) largo de ciclo (i.e. corto, intermedio y largo) y ii) pertenencia a los grupos (GH, A y B) y subgrupos heteróticos (SGH, 1 al 15) en los cuales está clasificado el germoplasma templado de maíz de Syngenta Argentina.

	2014/15				2017/18				2018/19				Total general
GH / SGH	Corto	Intermedio	Largo	Total	Corto	Intermedio	Largo	Total	Corto	Intermedio	Largo	Total	
A	3	10	12	25		7	7	14	4	16	9	29	68
SGH-1	1	9	9	19		6	7	13		14	9	23	55
SGH-10									1			1	1
SGH-11		1	2	3					2	2		4	7
SGH-15	1			1									1
SGH-2			1	1		1		1	1			1	3
SGH-7	1			1									1
B	4	17	2	23	8	23	2	33	5	15		20	76
SGH-12						1		1					1
SGH-13					4	3		7	1	1		2	9
SGH-14		1	1	2									2
SGH-3		1		1	2	3		5	1	1		2	8
SGH-4		13	1	14	2	15	2	19	3	12		15	48
SGH-5		2		2									2
SGH-6	2			2		1		1					3
SGH-8	1			1									1
SGH-9	1			1						1		1	2
Total general	7	27	14	**48**	8	30	9	**47**	9	31	9	**49**	144

4.2. Conducción de los experimentos a campo

Se realizaron tres ensayos a campo durante las campañas 2014/15, 2017/18 y 2018/19 en lotes de la Estación Experimental de Syngenta Argentina, ubicada en la localidad de Santa Isabel, al sur de la provincia de Santa Fe, Argentina (33°53' S y 61°37' O; elevación 107.6 m.s.n.m). El suelo sobre el cual se sembraron los ensayos es un Argiudol típico de textura franco-limosa (USDA - Soil Taxonomy V. 2006), perteneciente a la serie Venado Tuerto. Las fechas de siembra (FS) fueron: 24-Oct, 25-Oct y 05-Nov para cada campaña sucesiva, respectivamente. Se diseñaron parcelas de 8 surcos de ancho, separados cada uno a 0.70 m, y 4.5 m de largo. La siembra se realizó en forma 'directa' (i.e. suelo sin laboreo), utilizando una sembradora experimental neumática, a razón de 25 plantas por surco (i.e. 79.365 plantas ha^{-1}). No se realizaron repeticiones verdaderas de líneas dentro de cada año. Se realizaron repeticiones de muestras (i.e. pseudo-repeticiones) por parcela en cada muestreo.

La conducción de los ensayos contempló, principalmente, el control de insectos de suelo y malezas, con productos de vigencia actual en el mercado; no se realizaron aplicaciones de fungicidas. A la siembra, se fertilizó con urea (N 46 %) en el entresurco a razón de 230 kg ha^{-1} y una mezcla arrancadora (N 7.26 P 34.32 K 0.00 S 6.32 Ca 7.80) al costado y debajo de la línea de siembra a razón de 180 kg ha^{-1}. Los ensayos estuvieron ubicados en zonas del lote con riego por aspersión de avance frontal, el cual sólo se utilizó en forma complementaria a las lluvias. Los datos diarios de temperatura media (Tme, en °C), humedad relativa (HR, en %) y precipitación (Pp, en mm) se obtuvieron de una estación meteorológica Adcon Telemetry, localizada a menos de 200 m del lugar de los ensayos. Los datos de radiación solar global (RS, en MJ m^{-2} $día^{-1}$) diarios se obtuvieron de NASA POWER (https://power.larc.nasa.gov/). Se establecieron los tiempos transcurridos para las diferentes etapas del desarrollo de cada línea en evaluación, tanto en días calendario como en tiempo térmico (TT, en °Cd). Para el cálculo de TT se utilizó la Ecuación [1] y una temperatura base (Tb) de (i) 10°C para la etapa siembra a R_1 (Ritchie y Hanway, 1982), y (ii) 0°C para R_1-R_6 (Borrás *et al.*, 2009) y R_6 a 14.5% de humedad de grano.

$$[1] \qquad TT = \sum_{me=1}^{n} (Tme - Tb)$$

Para que el valor del TT fuera más preciso, el valor de Tme se determinó utilizando los 96 registros térmicos diarios (i.e. cada 15 minutos) obtenidos de la estación meteorológica. Previo al cálculo del TT, cada registro se ajustó a las temperaturas base (10°C) y óptima (35°C) propuestas para el modelo de TT elegido. De esta manera, los registros que estuvieron por debajo de Tb se consideraron 10°C y los que estuvieron por encima de la temperatura óptima se consideraron 35°C. Por último, se calculó el déficit de presión de vapor (DPV, en kPa) según el procedimiento descripto por Abatte *et al*. (2004).

Se hizo un seguimiento de la floración femenina (i.e. R_1 o *silking*), i.e. cuando el 50% o más de las plantas de cada parcela se encontró con los estigmas por fuera de la envoltura de las chalas de la espiga superior. Los momentos de R_6 (madurez fisiológica)

y MC (madurez comercial, 14.5% de humedad en grano) se determinaron a partir de los muestreos de granos que se detallan a continuación.

4.3. Mediciones

Considerando a R_1 como día 0, se realizaron muestreos de 3 espigas por parcela a partir de los 19-22 días posteriores a R_1. Durante el período de muestreo se colocaron bolsas de red en las espigas para protegerlas de eventuales daños por aves. Siguiendo una metodología similar a la propuesta por Borrás *et al*. (2009), se realizaron 11 (2014/15) y 9 (2017/18 y 2018/19) muestreos de espigas a partir de ca. R_2, de manera tal de cubrir R_2-R_6, pero especialmente R_6-MC (e.g., cada 5 días). Con el propósito de facilitar el manejo del volumen de muestras, se formaron 4 grupos de muestreo con líneas que presentaban días a R_1 similares. Los muestreos se realizaron en el rango horario de 8:00 a 10:00 am, tomando 3 espigas apicales por parcela (chalas incluidas). No se consideraron las espigas sub-apicales. Se evitó colectar espigas de plantas enfermas, quebradas y/o volcadas, como así también aquellas de los extremos de las parcelas. Las 3 espigas colectadas se colocaron en una bolsa de arpillera con su rótulo correspondiente, y se llevaron de inmediato al galpón de trabajo para su procesamiento. De cada espiga colectada se tomaron 15 granos de la porción media a inferior de la misma (Gambín *et al.,* 2007), evitando tanto las espigas mal granadas por fallas en la polinización como los granos rotos, dañados y/o enfermos. Los granos se pesaron rápidamente para determinar su peso fresco (PF). Posteriormente, se llevaron las muestras a una estufa a 60°C durante 8 a 10 días, pasados los cuales se determinó el peso seco (PS) de cada muestra. Los valores obtenidos de PF y PS se utilizaron para determinar el CAG, la concentración de humedad (CH) y el PG.

4.4. Cálculos

Se determinó la tasa de crecimiento del grano (TCG) y la duración del llenado del grano (DLLG) para cada pseudo-repetición ajustando un modelo bilineal (Borrás *et al.*, 2009) (Ecuaciones [2] y [3]):

[2] $PG = a + b\ TT$ para $TT \leq c$

[3] $PG = a + bc$ para $TT > c$

siendo PG el peso individual del grano (mg grano^{-1}), TT las unidades térmicas después de R_1 (°Cd), *a* la ordenada al origen (mg grano^{-1}), *b* es la TCG (mg grano^{-1} °Cd^{-1}) durante la fase de llenado efectivo, y *c* la DLLG (°Cd). Los valores de r^2 ajustados fueron siempre significativos ($P<0.05$) y estuvieron entre 0.75-0.99 (2014/15), 0.79-0.99 (2017/18) y 0.72-0.99 (2018/19). La duración del llenado efectivo (DLLE) se calculó como el cociente entre PG y TCG, y la duración de la fase *lag* (DFL) como la diferencia entre DLLG y DLLE. El TT de siembra a madurez fisiológica (TT_{R6}) se calculó sumando el TT_{R1} y DLLG.

El máximo contenido de agua del grano (MCAG) se determinó ajustando un modelo curvilineal (Gambín *et al.*, 2007; Borrás *et al.*, 2009) (Ecuación [4]):

[4] $CAG = d + e\ TT + f\ TT^{1.5} + g\ TT^2$

siendo CAG el contenido de agua del grano (mg grano^{-1}) y *d*, *e*, *f* y *g* los parámetros del modelo. El MCAG se obtuvo maximizando el modelo. El modelo se ajustó para cada pseudo-repetición. Los valores ajustados de r^2 estuvieron siempre por encima de 0.71 ($P<0.05$). Se calculó también el TT de R_1 a MCAG (TT_{MCAG}) y de MCAG a R_6 ($TT_{MCAG-R6}$).

La TDG_1 se determinó usando un modelo de regresión lineal para cada pseudo-repetición, relacionando la CH con la duración del llenado del grano (Ecuación [5]):

[5] $CH = h + i\ DLLG$

siendo CH la concentración de humedad del grano (g kg^{-1}), *h* la ordenada al origen (g kg^{-1}), *i* la TDG_1 (g kg^{-1} °Cd^{-1}) y DLLG la duración del llenado del grano (en °Cd). Los valores de r^2 ajustados estuvieron entre 0.68 y 0.99 ($P<0.05$). Se calculó también la CH a madurez fisiológica (CH_{R6}, %).

La tasa de desecación del grano post-R_6 (TDG_2) se determinó usando un modelo de regresión lineal relacionando la CH con la duración del secado del grano (Ecuación [6]):

[6] $CH = j + k\ DSG$

siendo *j* la ordenada al origen (g kg^{-1}), *k* la TDG_2 (g kg^{-1} °Cd^{-1}) y DSG la duración del secado del grano post-R_6 (en °Cd). Los valores de r^2 ajustados estuvieron entre 0.42 ($P>0.05$) y 0.99 ($P<0.05$).

La duración del secado del grano (DSG) se calculó como la diferencia entre el período de R_1 a madurez comercial (MC = 14.5% de humedad) y la DLLG. Por último, se determinó el TT de siembra a madurez comercial (TT_{MC}) sumando el tiempo térmico de siembra a madurez fisiológica (TT_{R6}) y la DSG.

4.5. Análisis estadístico

Inicialmente, se caracterizaron las variables fenotípicas en sus valores medios y rangos mediante estadística descriptiva para cada campaña de ensayo. Luego, y a los efectos de conocer el tipo e intensidad de asociación entre pares de variables, se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson (r) usando el paquete GraphPad Prism V5.0 (Raduschev, 2007). Las correlaciones fueron consideradas nulas ($0.0\leq r<0.10$), y de intensidad baja ($0.10\leq r<0.30$), media ($0.30\leq r<0.50$) y alta ($0.50\leq r<1.00$) (Cohen, 1988).

Se eligieron las variables fenotípicas que constituyen la longitud de ciclo de siembra a madurez comercial del cultivo (i.e. TT_{R1}, DFL, DLLE y DSG) para realizar un análisis de conglomerados o *clusters* (medida de distancia Euclídea y método de Ward, de clasificación jerárquico-aglomerativo), procedimiento que las agrupa buscando la máxima homogeneidad dentro de cada grupo (i.e. mínima varianza) y la mayor diferencia entre ellos. La elección consideró un criterio agronómico basado en encontrar genotipos que posean floraciones cortas, períodos largos de llenado de granos

y etapas de secado cortas, manteniendo, a la vez, un TT_{MC} lo más corto posible. A partir de los conglomerados así determinados se realizaron análisis de variancia de todas las variables estudiadas, considerando conglomerado como única fuente de variación y quedando la diferencia entre genotipos dentro de conglomerado como error; luego, se calcularon los correspondientes tests de comparaciones múltiples de Fisher. De esta manera, se estudió el efecto que tuvieron las diferencias en las duraciones de las principales etapas fenológicas del cultivo (i.e. TT_{R1}, DLLG y DSG) sobre las variaciones en el largo total del ciclo a madurez comercial (TT_{MC}). Complementariamente, se realizó un análisis de componentes principales (*biplots*) para visualizar las interrelaciones entre los conglomerados obtenidos y las variables fenotípicas empleadas.

Adicionalmente, se realizó un análisis de sendero (*path analysis*) (Balzarini *et al.*, 2008) con el objeto de identificar posibles explicaciones causales, directas e indirectas, de las correlaciones observadas entre la variable dependiente PG y una serie de variables independientes (predictoras): MCAG, TCG, TDG_1, CH_{R6}, DFL y DLLG. Con el análisis se buscó luego construir modelos de causa-efecto sobre la variable respuesta PG. Esto se hizo a través de la partición de la correlación entre las variables predictoras como la suma de los efectos directos de una variable sobre otra (senderos simples) y los efectos indirectos de una variable sobre otra, vía una o más variables componentes (senderos compuestos).

Finalmente, con el subconjunto de datos de 4 genotipos comunes a las campañas 2014/15 y 2018/19 se realizaron análisis de variancia con ambiente (año), genotipo y la interacción de ambos como fuentes de variación, y se estimó la heredabilidad en sentido amplio (H^2) para cada atributo de interés utilizando las varianzas genotípicas (σ^2_g) y fenotípicas (σ^2_f) calculadas a partir de los cuadrados medios (CM). La σ^2_g se determinó como la diferencia entre el CM de los genotipos (CM_g) y el CM de la interacción ($CM_e = \sigma^2_{gxa}$), según:

[7] $$\sigma^2_g = CM_g - CM_e / \eta$$

siendo η el número de ambientes

Se estimó H^2 mediante un modelo general para su cálculo que relaciona σ^2_g y σ^2_f (Shing *et al.*, 1993), según:

[8] $$H^2 = \sigma^2_g / \sigma^2_f$$

donde $\sigma^2_f = \sigma^2_g + \sigma^2_{gxa}$

De acuerdo con Khan *et al*. (2018), las H^2 se clasificaron en bajas (0 a 0.29), moderadas (0.30 a 0.60) y altas (más de 0.60).

5. Resultados

5.1. Condiciones meteorológicas

La evolución diaria de temperatura, radiación solar y precipitación durante el ciclo productivo en 2014/15, 2017/18 y 2018/19 se muestra en las Figs. 2A, 2B y 2C, respectivamente, y sus valores acumulados y medios en la Tabla 2.

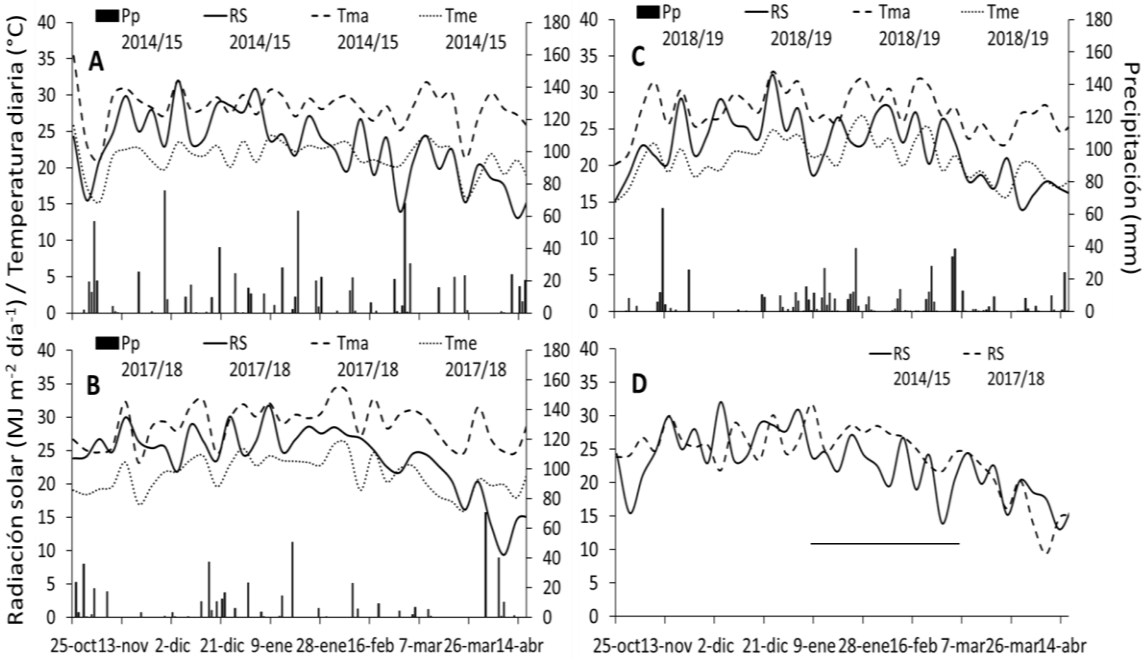

Fig. 2: Marcha diaria de temperaturas máximas (Tma) y medias (Tme), radiación solar (RS) y precipitaciones (Pp) para las tres campañas de ensayo: 2014/15 (A), 2017/18 (B) y 2018/19 (C), y comparativa (D) de la marcha diaria de RS entre la campaña más húmeda (2014/15) y más seca (2017/18) para el ciclo productivo del cultivo (Oct-Abr). La recta horizontal representa la etapa del llenado de granos de estas últimas dos campañas.

Las lluvias fueron claramente diferentes entre campañas: 2014/15 (754.0 mm), 2017/18 (434.2 mm) y 2018/19 (572.1 mm). De esta manera, la primera campaña resultó muy húmeda, en coincidencia con la ocurrencia de una fase *El Niño* del fenómeno ENSO (*El Niño* Southern Oscillation) y la segunda muy seca, en coincidencia con la ocurrencia de una segunda fase consecutiva de *La Niña*. La tercera campaña también fue una fase *El Niño*, pero las lluvias fueron algo menores que en 2014/15. Así, la diferencia entre las dos últimas campañas y la primera fue de -42.4% y -24.1%, respectivamente. En términos de la distribución, las precipitaciones durante 2014/15 y 2018/19 tuvieron un patrón mensual similar, mientras que en 2017/18 la deficiencia impactó no sólo en el período crítico de 40 días centrado en R_1 sino también en la etapa del llenado de granos (Tabla 2). La precipitación acumulada en el período crítico fue un 52% (2017/18) y un 80% (2018/19) de lo acumulado en 2014/15.

La radiación solar incidente media durante los ciclos productivos de 2014/15 y 2018/19 fue muy similar: 23.6 y 23.0 MJ m^{-2} $día^{-1}$, respectivamente. Sin embargo, en 2017/18 se registró un valor medio de 25.1 MJ m^{-2} $día^{-1}$. La diferencia entre la campaña más húmeda (2014/15) y la más seca (2017/18) fue de un 6.4%, y se debió, principalmente, a que durante la etapa del llenado de granos la radiación solar incidente fue un 16% mayor en la segunda que en la primera (Fig. 2D; Tabla 2). Finalmente, los valores de radiación solar incidente durante la etapa del secado de granos fueron similares para las campañas 2014/15 (20.1 MJ m^{-2} $día^{-1}$) y 2017/18 (20.3 MJ m^{-2} $día^{-1}$), mientras que para 2018/19 fue un 16% menor (i.e. 17.1 MJ m^{-2} $día^{-1}$; Tabla 2).

Tabla 2: Valores (i) acumulados de tiempo térmico (TT), precipitaciones (Pp) y radiación solar (RS) para las diferentes etapas del ciclo y para cada campaña de ensayo, y (ii) promedio para el período crítico (PC, i.e. 40 días alrededor de R_1), la duración del llenado (DLLG) y secado de granos (DSG). Fecha de siembra (FS), floración femenina (R_1), madurez fisiológica (R_6), madurez comercial (MC = 14.5% de humedad en grano), temperatura media (Tme), temperatura máxima (Tma), humedad relativa mínima (HR_{MI}), déficit de presión de vapor (DPV) y cociente fototermal (Q = RS/Tme).

			Acumulado					Promedio								
	Fecha	Día	TT °Cd	Pp mm	RS MJ m^{-2} d^{-1}		Días	TT °Cd	RS MJ m^{-2} d^{-1}	Tme °C	Tma °C	HR_{MI} %	DPV kPa	Pp mm	Q MJ m^{-2} d^{-1} $°C^{-1}$	> 32°C días
2014/15																
FS	24-oct	0	15	0.0	22.1											
R_1	8-ene	76	886	367.6	1966.5	**PC**	40	703	25.8	22.6	28.7	55.8	0.893	257.4	1.14	8
R_6	3-mar	130	2100	691.4	3178.6	**DLLG**	55	1214	22.5	22.2	28.3	60.8	0.787	323.8	1.01	9
MC	5-abr	163	2832	754.0	3851.4	**DSG**	34	735	20.1	21.2	28.3	49.5	1.046	62.6	0.95	7
2017/18																
FS	25-oct	0	10	0.0	15.5											
R_1	9-ene	76	885	234.6	2017.0	**PC**	40	739	27.1	23.5	30.3	45.6	1.235	133.8	1.15	17
R_6	3-mar	129	2133	349.0	3396.1	**DLLG**	54	1250	26.1	23.3	30.9	46.5	1.234	114.4	1.12	25
MC	4-abr	161	2759	434.2	4040.3	**DSG**	33	621	20.3	19.0	27.8	42.5	1.119	85.2	1.07	7
2018/19																
FS	5-nov	0	12	0.0	28.3											
R_1	21-ene	77	910	259.6	1936.1	**PC**	40	724	24.6	23.1	28.9	61.4	0.789	206.4	1.06	9
R_6	10-mar	125	2010	507.7	3098.9	**DLLG**	49	1101	24.3	22.7	29.0	58.6	0.847	248.1	1.07	15
MC	16-abr	162	2701	572.1	3733.0	**DSG**	38	689	17.1	18.0	25.3	50.2	0.835	64.4	0.95	1

En términos de la temperatura, lo más relevante fue la diferencia entre campañas respecto a la cantidad de días con temperaturas por encima de 32°C, que resultó el valor umbral que maximizó la diferencia entre años. En este sentido, el período crítico de la campaña seca 2017/18 presentó el doble de días con registros térmicos superiores a 32°C respecto a la campaña húmeda 2014/15 (Tabla 2). Adicionalmente, y también comparando ambas campañas, la etapa del llenado de granos tuvo en 2017/18 casi el triple de días con temperaturas mayores a 32 °C respecto a 2014/15 (Tabla 2).

5.2. Duración de las principales etapas del cultivo

5.2.1. Etapa vegetativa

La duración de la etapa fue muy similar para las tres campañas evaluadas, resultando en promedio de ca. 885 °Cd para los genotipos de las campañas 2014/15 y 2017/18 y de 910 °Cd para aquellos de la campaña 2018/19 (Tablas 2 y 3). Sin embargo, las distribuciones de frecuencias indicaron algunas diferencias más importantes. La duración de la etapa de siembra a floración femenina (i.e. etapa vegetativa, TT_{R1}) durante la campaña 2014/15 tuvo una dispersión entre los 824 °Cd y 979 °Cd (Tabla 3), pero la distribución de TT_{R1} mostró una asimetría hacia la derecha, es decir, con mayores frecuencias hacia floraciones más cortas, entre los 850 °Cd y 900 °Cd (Fig. 3). Algo similar sucedió durante la campaña 2017/18 (Fig. 3), aunque la frecuencia de genotipos con las floraciones más cortas (825 °Cd) fue mayor (i.e. 10) respecto a 2014/15 (i.e. 4). El 70% de los genotipos de ambas campañas presentó TT_{R1} entre los 825 °Cd y 900 °Cd. En este sentido, sólo el 47% de los genotipos en 2018/19 estuvo entre estos valores de TT_{R1}. En esta última campaña, si bien la distribución del TT_{R1} resultó algo asimétrica hacia la derecha (Fig. 3), se observaron dos frecuencias altas para floraciones más largas: 925 °Cd (12 genotipos) y 950 °Cd (9 genotipos).

5.2.2. Etapa del llenado de granos

La duración promedio de la etapa del llenado de granos varió en forma más pronunciada entre campañas y se invirtió el patrón de duración respecto a la etapa de prefloración. En promedio, fueron nuevamente similares 2014/15 y 2017/18 (1214 °Cd y 1250 °Cd, respectivamente), pero resultó más corta 2018/19 (1101 °Cd) (Tablas 2 y 3). Para el conjunto de genotipos de la campaña 2014/15, la duración total del llenado de granos (DLLG, de floración femenina a madurez fisiológica) mostró una dispersión entre los 990 °Cd y 1428 °Cd (Tabla 3). La distribución de los rangos fue del tipo normal con un pico alrededor de los 1200 °Cd. Por su parte, la DLLG durante la campaña 2017/18 mostró una distribución de rangos asimétrica hacia la izquierda, es decir, hacia duraciones del llenado de granos más largas, con altas frecuencias entre los 1200 °Cd y 1280 °Cd (Fig. 3). La dispersión de la DLLG estuvo entre los 1015 °Cd y 1358 °Cd (Tabla 3). Por último, los rangos de DLLG en 2018/19 presentaron una distribución asimétrica hacia la derecha, con un pico alrededor de los 1120 °Cd (Fig. 3).

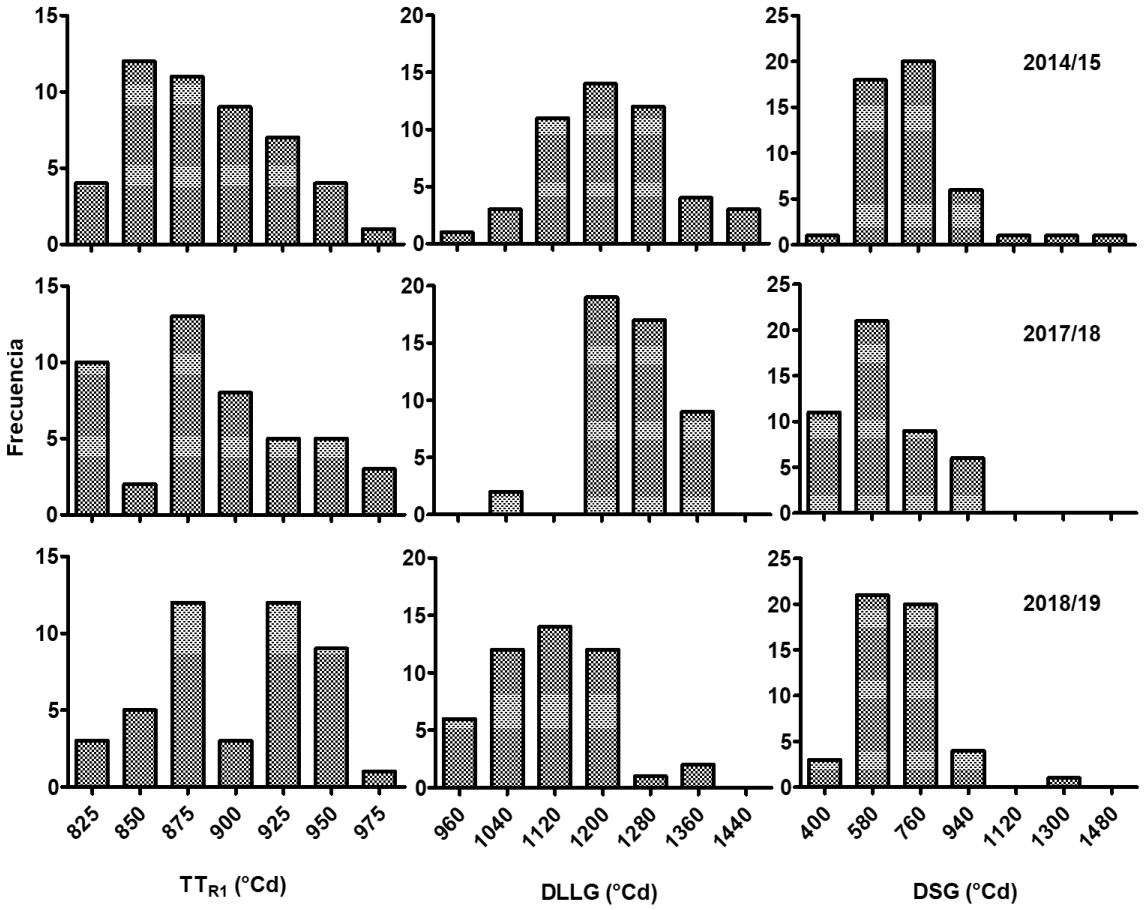

Fig. 3: Histogramas de frecuencias absolutas para las principales etapas fenológicas del ciclo productivo del cultivo: i) siembra a floración (i.e. etapa vegetativa, TT_{R1}), ii) floración a madurez fisiológica (i.e. llenado del grano, DLLG) y iii) madurez fisiológica a madurez comercial (i.e. secado del grano, DSG) para las tres campañas de ensayo

Tabla 3: Características descriptivas de las 15 variables evaluadas según campaña: tiempo térmico (TT) de siembra a floración femenina (TT_{R1}), duración de la fase *lag* (DFL), duración del llenado efectivo de granos (DLLE), duración del llenado de granos (DLLG), tasa de crecimiento del grano durante el llenado efectivo (TCG), tasa de desecación del grano pre-R_6 (TDG_1), peso final del grano (PG), TT de siembra a madurez fisiológica (TT_{R6}), concentración de humedad a madurez fisiológica (CH_{R6}), máximo contenido de agua del grano (MCAG), TT a máximo contenido de agua del grano (TT_{MCAG}), TT de máximo contenido de agua del grano a madurez fisiológica ($TT_{MCAG-R6}$), duración del secado de granos (DSG), tasa de desecación del grano post-R_6 (TDG_2) y TT de siembra a madurez comercial (TT_{MC}). Se muestra el valor medio, desvío estándar (DE) y valores mínimos (Min.) y máximos (Max.) que tomaron las variables para las líneas (n) evaluadas en cada campaña.

	TT_{R1} °Cd	DFL °Cd	DLLE °Cd	DLLG °Cd	TCG mg °Cd^{-1}	TDG_1 g kg^{-1} °Cd^{-1}	PG mg grano^{-1}	TT_{R6} °Cd	CH_{R6} %	MCAG mg grano^{-1}	TT_{MCAG} °Cd	$TT_{MCAG-R6}$ °Cd	DSG °Cd	TDG_2 g kg^{-1} °Cd^{-1}	TT_{MC} °Cd
2014/15 (n = 48)															
Media	886	292	933	1214	0.290	0.520	260.9	2100	34.2	175.6	810	401	735	0.340	2832
DE	40	54	154	106	0.050	0.090	36.1	115	3.4	29.9	76	96	203	0.100	237
Min.	824	170	591	990	0.190	0.360	203.4	1829	25.4	121.9	636	210	429	0.120	2389
Max.	979	399	1262	1428	0.440	0.760	349.6	2281	40.8	239.2	980	627	1475	0.590	3665
2017/18 (n = 47)															
Media	885	355	895	1250	0.290	0.570	252.9	2133	32.8	168.3	851	401	621	0.360	2759
DE	47	58	91	76	0.050	0.070	32.8	97	3.6	29.8	108	101	159	0.090	188
Min.	799	219	667	1015	0.210	0.420	177.0	1852	25.7	105.4	653	156	366	0.200	2346
Max.	987	456	1114	1358	0.390	0.730	325.6	2297	41.2	233.8	1138	610	1008	0.540	3209
2018/19 (n = 49)															
Media	910	280	825	1101	0.310	0.600	248.3	2010	35.2	173.6	783	322	689	0.380	2701
DE	51	41	127	110	0.070	0.090	39.1	119	4.2	31.9	105	91	153	0.080	185
Min.	812	203	431	753	0.200	0.440	168.7	1697	26.8	106.4	613	97	445	0.160	2399
Max.	1046	371	1083	1358	0.530	0.930	363.5	2293	47.3	266.6	1112	560	1354	0.590	3412

5.2.3. Etapa del secado de granos

La duración de la etapa del secado de granos (DSG, madurez fisiológica a madurez comercial) tuvo un común denominador para el conjunto de genotipos de cada campaña, y fue la asimetría hacia la derecha que mostraron los rangos para este carácter (Fig. 3). Alrededor del 80% de los genotipos de las campañas 2014/15 y 2018/19 se concentraron entre los rangos de 580 °Cd y 760 °Cd de DSG. En cambio, durante 2017/18 la mayoría de los genotipos estuvo entre los rangos de los 400 °Cd y 580 °Cd. La dispersión de la DSG estuvo entre los 429 °Cd y 1475 °Cd (2014/15), 366 °Cd y 1008 °Cd (2017/18) y 445 °Cd y 1354 °Cd (2018/19) (Tabla 3). La DSG promedio fue diferente entre los genotipos de cada campaña. Particularmente, durante la campaña 2017/18, la ocurrencia de una segunda fase consecutiva seca del fenómeno ENSO (i.e. La Niña) tuvo un impacto negativo sobre la duración de la etapa, acortándola por baja HR y alto DPV. La DSG promedio en 2014/15 (fase El Niño) fue 735 °Cd mientras que en 2017/18 se redujo a 621 °Cd (Tablas 2 y 3).

5.3. Correlación general entre atributos de interés

La estructura de la matriz de correlación entre las variables de interés fue similar entre campañas (Tabla 4). El TT_{R1} no correlacionó con la DLLG ($p>0.05$) en ninguna de ellas, mostrando así que ambas variables de duración de etapas resultaron ser independientes entre sí. Es decir, genotipos con similar TT_{R1} tuvieron distintas DLLG, y viceversa. La correlación entre el TT_{R1} y la DSG fue positiva y similar en las tres campañas, aunque de intensidad baja y no significativa en una de las campañas ($p>0.05$ en 2018/19; Tabla 4).

Tabla 4: Matrices de correlación de Pearson (r) para todos los caracteres evaluados utilizando 48, 47 y 49 líneas durante 2014/15, 2017/18 y 2018/19, respectivamente. Abreviaturas como en Tabla 3.

2014/15

	TT_{R1}	DFL	DLLE	DLLG	TCG	TDG_1	PG	TT_{R6}	CH_{R6}	MCAG	TT_{MCAG}	$TT_{MCAG-R6}$	DSG	TDG_2
DFL	-0,22													
DLLE	0,20	-0,76 ***												
DLLG	0,14	-0,46 ***	0,90 ***											
TCG	0,03	0,55 ***	-0,68 ***	-0,60 ***										
TDG_1	-0,30 *	0,67 ***	-0,77 ***	-0,63 ***	0,56 ***									
PG	0,29 *	-0,11	0,21	0,25	0,53 ***	-0,19								
TT_{R6}	0,47 ***	-0,49 ***	0,86 ***	0,93 ***	-0,52 ***	-0,66 ***	0,32 *							
CH_{R6}	0,11	0,13	-0,52 ***	-0,64 ***	0,43 ***	0,14	-0,03	-0,52 ***						
MCAG	0,32 *	0,00	-0,17	-0,22	0,67 ***	0,08	0,74 ***	-0,08	0,54 ***					
TT_{MCAG}	-0,08	0,28	0,18	0,48 ***	-0,07	-0,18	0,16	0,41 **	-0,39 **	-0,29 *				
$TT_{MCAG-R6}$	0,17	-0,71 ***	0,86 ***	0,72 ***	-0,65 ***	-0,58 ***	0,10	0,68 ***	-0,39 **	-0,07	-0,21			
DSG	0,32 *	0,16	-0,02	0,00	0,06	-0,07	0,04	0,09	0,07	0,02	0,09	-0,07		
TDG_2	-0,36 *	-0,12	-0,14	-0,24	0,03	0,21	-0,13	-0,32 *	0,27	0,16	-0,31 *	-0,04	-0,77 ***	
TT_{MC}	0,51 ***	-0,06	0,35 *	0,41 **	-0,17	-0,36 *	0,20	0,53 ***	-0,19	-0,02	0,27	0,23	0,89 ***	-0.84 ***

2017/18

	TT_{R1}	DFL	DLLE	DLLG	TCG	TDG_1	PG	TT_{R6}	CH_{R6}	MCAG	TT_{MCAG}	$TT_{MCAG-R6}$	DSG	TDG_2
DFL	0,03													
DLLE	0,10	-0,58 ***												
DLLG	0,14	0,07	0,77 ***											
TCG	-0,11	0,46 **	-0,55 ***	-0,32 ***										
TDG_1	-0,40 **	0,49 ***	-0,71 ***	-0,50 ***	0,44 **									
PG	-0,09	0,12	0,07	0,17	0,79 ***	0,03								
TT_{R6}	0,61 ***	0,07	0,66 ***	0,85 ***	-0,31 *	-0,58 ***	0,08							
CH_{R6}	0,25	0,01	-0,29 *	-0,34 *	0,13	-0,28	-0,08	-0,15						
MCAG	-0,01	-0,07	0,02	-0,04	0,57 ***	-0,07	0,69 ***	-0,03	0,51 ***					
TT_{MCAG}	0,39 **	0,46 **	0,05	0,43 **	-0,15	-0,22	-0,15	0,53 ***	-0,09	-0,41 **				
$TT_{MCAG-R6}$	-0,27	-0,46 **	0,53 ***	0,28	-0,09	-0,18	0,27	0,10	-0,13	0,40 **	-0,74 ***			
DSG	0,29 *	0,14	-0,23	-0,16	-0,05	-0,09	-0,22	0,04	0,27	-0,15	0,26	-0,34 *		
TDG_2	-0,06	0,01	-0,12	-0,14	0,16	0,12	0,10	-0,17	0,10	0,17	0,02	-0,17	-0,63 ***	
TT_{MC}	0,51 ***	0,16	0,13	0,28	-0,23	-0,36 *	-0,18	0,51 ***	0,15	-0,18	0,48 **	-0,24	0,87 ***	-0.64 ***

2018/19

	TT_{R1}	DFL	DLLE	DLLG	TCG	TDG_1	PG	TT_{R6}	CH_{R6}	MCAG	TT_{MCAG}	$TT_{MCAG-R6}$	DSG	TDG_2
DFL	-0,22													
DLLE	0,03	-0,53 ***												
DLLG	-0,07	-0,21	0,94 ***											
TCG	0,22	0,59 ***	-0,67 ***	-0,54 ***										
TDG_1	0,14	0,57 ***	-0,85 ***	-0,74 ***	0,67 ***									
PG	0,29 *	0,22	0,20	0,31 *	0,54 ***	-0,08								
TT_{R6}	0,36 ***	-0,29 *	0,89 ***	0,90 ***	-0,42 **	-0,63 ***	0,42 **							
CH_{R6}	0,00	0,12	-0,70 ***	-0,78 ***	0,37 **	0,42 **	-0,30 **	-0,73 ***						
MCAG	0,33 *	0,20	-0,29 *	-0,29 *	0,70 ***	0,29 *	0,64 ***	-0,13	0,47 ***					
TT_{MCAG}	-0,25	0,20	0,50 ***	0,67 ***	-0,23	-0,34 *	0,19	0,52 ***	-0,64 ***	-0,40 **				
$TT_{MCAG-R6}$	0,23	-0,47 ***	0,56 ***	0,43 **	-0,34 *	-0,49 ***	0,23	0,51 ***	-0,20	0,19	-0,36 *			
DSG	0,26	0,09	-0,22	-0,21	0,16	0,27	-0,06	-0,09	0,10	-0,02	-0,01	-0,22		
TDG_2	-0,06	0,09	-0,13	-0,11	0,14	0,07	0,04	-0,13	0,16	0,15	0,05	-0,23	-0,64 ***	
TT_{MC}	0,44 ***	-0,11	0,39 **	0,41 **	-0,14	-0,18	0,22	0,57 ***	-0,39 **	-0,11	0,33 *	0,14	0,77 ***	-0.64 ***

** p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001*

La asociación entre TT_{R1} y TT_{MC} fue positiva, altamente significativa ($p<0.001$) y con intensidades medias en los tres años de ensayo (Tabla 4). Lo mismo se observó entre TT_{R6} y TT_{MC} (Tabla 4). Se encontró una asociación muy baja a nula entre DLLG y DSG ($p>0.05$; Tabla 4), sugiriendo también independencia entre las duraciones de ambas etapas. Sin embargo, la correlación entre DLLG y TT_{MC} fue positiva, de intensidad media y muy significativa ($p<0.01$) durante los años más húmedos (2014/15 y 2018/19). Por otro lado, a la esperable relación alta ($r \geq 0.77$) y significativa ($p<0.001$) entre DLLE y DLLG se contraponen las relaciones negativas entre estas variables y DFL. Por último, la DLLG mostró una muy alta correlación positiva con TT_{R6} ($r \geq 0.85$, $p<0.001$; Tabla 4). Finalmente, la DSG mostró una correlación positiva, de intensidad alta y altamente significativa ($p<0.001$) con el TT_{MC} (Tabla 4).

5.4. Longitud de ciclo a madurez comercial y discriminación según las principales etapas del cultivo

El agrupamiento (*clusters*) de los genotipos definió longitudes de ciclo a madurez comercial (TT_{MC}) con diferencias significativas ($p<0.001$) entre ellos en los tres años de ensayo (Tabla 5). A la vez, se observaron diferencias significativas para las 3 etapas principales del cultivo y pudo determinarse cuáles de éstas modularon la duración del tiempo de siembra a 14.5% de humedad.

Tabla 5: Longitud del ciclo a madurez comercial (TT_{MC}), duración de las principales etapas del cultivo (i.e. TT_{R1}, DLLG y DSG) y caracteres fenotípicos asociados para los diferentes conglomerados de genotipos (N° 1 a 3 ó 4) en cada año de ensayo. Se detalla la cantidad (#) de genotipos perteneciente a cada conglomerado. Las variables fenotípicas seleccionadas para el análisis de conglomerados fueron: TT_{R1}, DFL, DLLE y DSG. Se muestra el coeficiente de variación (CV, %) y la significación de las diferencias (SD). Abreviaturas como en Tabla 3.

N°	#	TT_{R1} °Cd	DFL °Cd	DLLE °Cd	DLLG °Cd	TCG mg °Cd^{-1}	TDG_1 g kg^{-1} °Cd^{-1}	PG mg grano^{-1}	TT_{R6} °Cd	CH_{R6} %	MCAG mg grano^{-1}	TT_{MCAG} °Cd	$TT_{MCAG-R6}$ °Cd	DSG °Cd	TDG_2 g kg^{-1} °Cd^{-1}	TT_{MC} °Cd
2014/15																
1	16	923 a	1 302 a	1 908 b	1 1202 b	1 0.290 a	1 0.520 b	1 258.7	1 2123 b	1 35.6 a	1 182.4	1 799	1 400 b	1 876 a	1 0.290 b	1 2997 a
2	22	856 c	2 322 a	2 852 b	2 1170 b	2 0.310 a	2 0.570 a	2 255.4	2 2026 c	2 34.0 ab	2 170.7	2 812	2 354 b	2 671 b	2 0.370 a	2 2700 b
3	10	893 b	3 210 b	3 1151 a	3 1332 a	3 0.250 b	3 0.430 c	3 276.2	3 2226 a	3 32.6 b	3 175.4	3 823	3 507 a	3 650 b	3 0.350 ab	3 2858 a
CV (%)		3.0	11.6	11.2	7.2	17.2	13.9	13.8	4.1	9.7	17.1	9.6	19.5	24.4	27.8	7.1
SD		***	***	***	***	*	***	NS	***	NS	NS	NS	***	**	*	***
2017/18																
1	11	924 a	1 360 b	1 881 b	1 1241	1 0.280 b	1 0.540 b	1 240.3	1 2166	1 35.4 a	1 169.8	1 906	1 348 b	1 841 a	1 0.300	1 3006 a
2	12	835 c	2 357 b	2 893 b	2 1252	2 0.290 ab	2 0.610 a	2 253.4	2 2087	2 30.8 b	2 162.6	2 814	2 438 a	2 563 b	2 0.370	2 2671 b
3	12	895 ab	3 407 a	3 813 c	3 1218	3 0.320 a	3 0.610 a	3 256.2	3 2113	3 33.3 ab	3 167.2	3 858	3 360 b	3 571 b	3 0.380	3 2684 b
4	12	887 b	4 298 c	4 991 a	4 1289	4 0.270 b	4 0.510 b	4 260.8	4 2169	4 32.1 b	4 173.8	4 832	4 454 a	4 529 b	4 0.390	4 2695 b
CV (%)		4.0	12.2	7.4	5.9	14.9	10.0	13.0	4.4	10.1	18.1	12.4	23.1	16.6	23.1	4.8
SD		***	***	***	NS	*	***	NS	NS	*	NS	NS	*	***	NS	***
2018/19																
1	17	954 a	1 252 b	1 906 a	1 1150 a	1 0.280 b	1 0.560 b	1 254.1	1 2103 a	1 33.5 b	1 171.7	1 771	1 384 a	1 721 a	1 0.340 b	1 2824 a
2	17	907 b	2 321 a	2 703 b	2 1024 b	2 0.370 a	2 0.680 a	2 252.0	2 1929 b	2 37.4 a	2 184.3	2 770	2 259 c	2 745 a	2 0.390 ab	2 2677 b
3	15	863 c	3 267 b	3 871 a	3 1133 a	3 0.270 b	3 0.560 b	3 237.5	3 1996 b	3 34.6 b	3 163.8	3 811	3 322 b	3 589 b	3 0.420 a	3 2590 b
CV (%)		4.0	9.8	11.1	8.7	17.3	12.0	15.8	4.7	11.1	18.1	13.4	23.6	20.4	21.2	5.9
SD		***	***	***	***	***	***	NS	***	*	NS	NS	***	**	*	***

** p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001, NS = no significativo*

Durante la campaña 2014/15 los genotipos se agruparon en 3 conglomerados (Fig. 4A). Los conglomerados 1 y 3 fueron los de mayor duración de largo de ciclo, aunque no mostraron diferencias significativas ($p>0.05$) entre sí (Tabla 5). El conglomerado 2 presentó el menor TT_{MC}, y la diferencia respecto a los grupos 1 y 3 fue significativa ($p<0.001$). El TT_{R1} fue diferente entre los 3 conglomerados ($p<0.001$). El conglomerado 2 definió el tiempo térmico a floración más corto (856 °Cd) y el conglomerado 1 el más largo (923 °Cd). Sin embargo, ambos conglomerados también presentaron las menores DLLG, siendo 1170 °Cd y 1202 °Cd, respectivamente (Tabla 5). Por su parte, el conglomerado 3 mostró un valor intermedio de TT_{R1} y la DLLG más larga. En términos de la etapa del secado de granos los conglomerados 2 y 3 lograron las duraciones más cortas, aunque sin diferencias significativas ($p>0.05$) entre sí, mientras que el conglomerado 1 presentó la mayor DSG y con una diferencia muy significativa ($p<0.01$) respecto a 2 y 3 (Tabla 5). Finalmente, el conglomerado 3 fue el que combinó una mayor DLLG respecto al ciclo efectivo para determinación del rendimiento (i.e. $DLLG/TT_{R6} = 59.8\%$) con una baja DSG.

En 2017/18 se diferenciaron 4 grupos genotípicos (Fig. 5A). El grupo 1 presentó el TT_{MC} más largo, y logró diferenciarse significativamente ($p<0.001$) de los grupos 2, 3 y 4, los cuales mostraron menor longitud de ciclo y no se diferenciaron ($p>0.05$) entre sí para este rasgo (Tabla 5). El TT_{R1} fue diferente entre los grupos conformados ($p<0.001$), siendo el grupo 1 aquel que presentó el TT_{R1} más largo (924 °Cd) y el grupo 2 el más corto (835 °Cd). Los grupos 3 y 4 mostraron valores de TT_{R1} intermedios (Tabla 5) y con diferencia no significativa ($p>0.05$) entre ellos. La DLLG no logró discriminar de manera significativa ($p>0.05$) entre los conglomerados (Tabla 5). La DSG definió un patrón similar de diferencia entre grupos al observado para TT_{MC}. El conglomerado 1 mostró la mayor DSG (841 °Cd), y se diferenció significativamente ($p<0.001$) de los otros (Tabla 5), los cuales lograron menores duraciones y sin diferencias significativas ($p>0.05$) entre sí (Tabla 5). Finalmente, el conglomerado 3 fue el que combinó una mayor DLLG respecto al ciclo efectivo para determinación del rendimiento (i.e. $DLLG/TT_{R6}$, 59.4%) con una baja DSG, a la vez que pudo conservar un TT_{MC} corto.

Durante 2018/19 se establecieron 3 grupos de genotipos por longitud del ciclo (Fig. 6A). El conglomerado 1 fue el de ciclo más largo, y con diferencias significativas ($p<0.001$) sobre los grupos 2 y 3, los cuales lograron un largo de ciclo similar (Tabla 5) y con una diferencia entre ambos que no resultó de significancia ($p>0.05$). El TT_{R1} logró establecer diferencias ($p<0.001$) entre los 3 conglomerados, siendo el conglomerado 1 aquel que mostró el tiempo a floración más largo y el conglomerado 3 más corto (Tabla 5). El TT_{R1} del conglomerado 2 representó una duración intermedia (Tabla 5). Las mayores DLLG fueron para los conglomerados 1 y 3, con diferencia no significativa ($p>0.05$) entre ambos, y el menor valor para el conglomerado 2, con diferencia significativa ($p<0.001$) respecto a los grupos anteriores (Tabla 5). Las duraciones de la etapa del secado de granos fueron largas para el conglomerado 1 y 2, con valores similares y no significativos ($p>0.05$) entre sí (Tabla 5). La DSG del conglomerado 3 fue la más corta y la diferencia con respecto a los conglomerados 1 y 2 fue significativa ($p<0.01$). Finalmente, el conglomerado 3 fue el que logró combinar un TT_{R1} corto con una DLLG larga respecto al ciclo efectivo para determinación del rendimiento (i.e. $DLLG/TT_{R6}$, 56.7%) y una DSG corta, a la vez que conservó una corta longitud de ciclo.

El análisis conjunto (PCA) de las principales etapas del ciclo para los diferentes conglomerados de genotipos fue casi idéntico entre campañas, y permitió explicar más de un 70% de la variabilidad de los datos. Durante 2014/15 (Fig. 4B) el primer componente (CP 1) explicó un 46.4% de la variabilidad, principalmente la relativa a DLLE y DLLG. El segundo (CP 2) explicó un 32.3% de la variabilidad, principalmente la relativa a DSG. Las otras variables establecieron sus trayectorias entre ambos componentes, siendo la de TT_{R1} de una carga (longitud del vector) claramente más pequeña a la de las demás variables y consecuentemente de menor peso para el análisis. Se pudo establecer (i) una relación positiva estrecha entre TT_{R1}, TT_{MC} y DSG (vectores en ángulo < 90°), siendo de mayor peso la DSG (vector más largo) que el TT_{R1} (vector más corto) en la determinación del ciclo total, (ii) una fuerte relación negativa entre DFL y duración del llenado (vectores en ángulo >90° y casi a 180°), tanto efectivo (DLLE) como total (DLLG), y (iii) una relación prácticamente nula entre las variables mencionadas en (i) y aquellas mencionadas en (ii) (vectores en ángulo cercano a 90°). Respecto a (i), se destaca la tendencia a mayor duración del ciclo y del secado del grano en el conglomerado 1 (interceptan a ambos vectores en su trayectoria positiva) y lo opuesto en el conglomerado 2 (interceptan a ambos vectores en su trayectoria negativa). El conglomerado 3, en cambio, incluye genotipos de diferentes tendencias para estas variables. Respecto a (ii), los genotipos del conglomerado 3 tuvieron DLLE más largas (se ubicaron sobre la trayectoria positiva del vector) y DFL más cortas, mientras lo opuesto se verificó para los genotipos del conglomerado 2. La tendencia para estas variables fue menos definida para los genotipos del conglomerado 1.

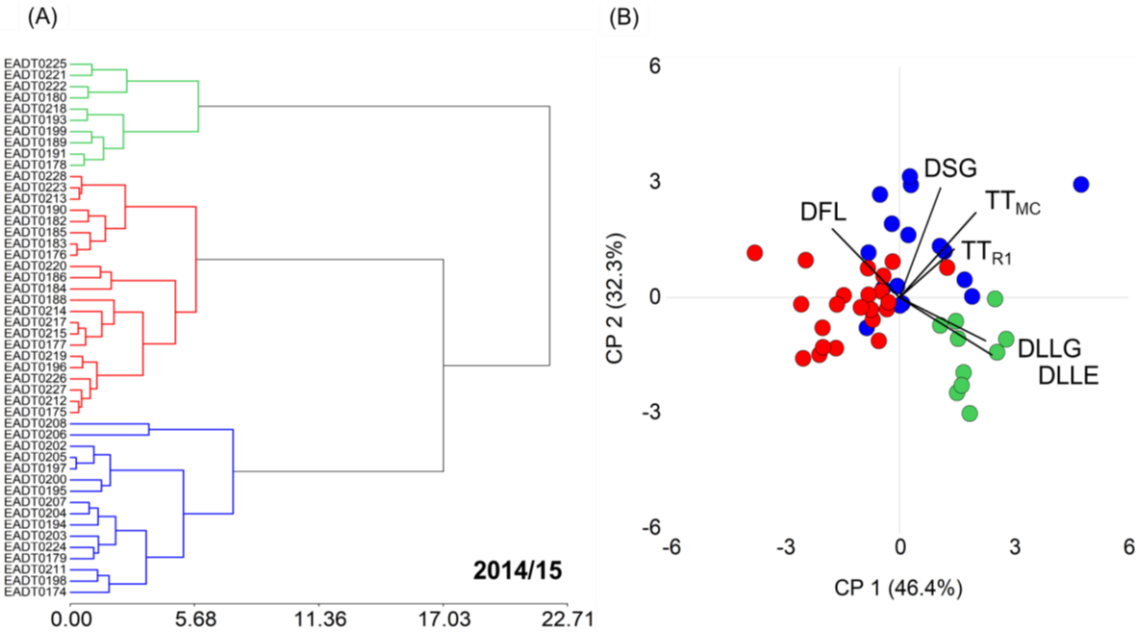

Fig. 4: (A) Dendrograma de clasificación para la campaña 2014/15 mostrando los 3 conglomerados formados y sus genotipos integrantes. (B) Biplot de los dos primeros componentes principales (CP 1 y CP 2) para las variables de longitud de ciclo. Abreviaturas como en Tabla 3. Conglomerado 1 (azul), conglomerado 2 (rojo) y conglomerado 3 (verde).

Con leves variaciones en tamaño de vectores y ángulos entre ellos, las tendencias descritas para la campaña 2014/15 se repitieron en 2017/18 (Fig. 5B) y 2018/19 (Fig. 6B). En 2017/18, el CP 1 explicó un 36.8% de la variabilidad y el CP 2 un 33.8%. Al primero se asociaron claramente las variaciones observadas en TT_{R1}, TT_{MC} y DSG mientras el segundo abarcó la variación en el llenado del grano (DLLG) y sus subetapas (DFL y DLLE). Si bien TT_{MC} y DSG están asociadas, la DSG tiene trayectoria en ambos componentes principales y eso hace que la discriminación de conglomerados no sea igual para ambas variables. Se observó una tendencia hacia mayor duración del ciclo para el conglomerado 1 y lo opuesto para los conglomerados 2, 3 y 4. La DSG también fue claramente más larga para el conglomerado 1 (todos los genotipos sobre la trayectoria positiva), mientras sólo los conglomerados 2 y 4 tuvieron casi todos sus genotipos en el grupo de secado más rápido (proyecciones sobre la trayectoria negativa). El conglomerado 3 presentó genotipos variables en cuanto a secado, más bien hacia el centro del biplot para este carácter. Por su parte, los genotipos del conglomerado 3 presentaron DFL más largas y DLLE más cortas, y de manera contraria para los genotipos del conglomerado 4. Los conglomerados 1 y 2 mostraron una tendencia menos definida para estas variables. Durante 2018/19, el PCA permitió explicar un 72.7% (i.e. CP 1 = 40.6% y CP 1 = 32.1%) de la variabilidad referida a largo de ciclo y sus etapas. El CP 1 abarcó aquí la variación del llenado y sus etapas y el CP 2 contuvo la de las otras variables, principalmente la DSG. El conglomerado 1 tendió a una mayor longitud de ciclo y lo opuesto se verificó para el conglomerado 3. En cuanto al conglomerado 2, la tendencia fue menos categórica, aunque predominaron ciclos comparativamente cortos respecto al conglomerado 1. Genotipos de los conglomerados 1 y 3 coincidieron en DLLE más largas y DFL más cortas que los del conglomerado 2 (tendencia opuesta), a pesar de diferir en cuanto a la duración del largo de ciclo y del secado de granos.

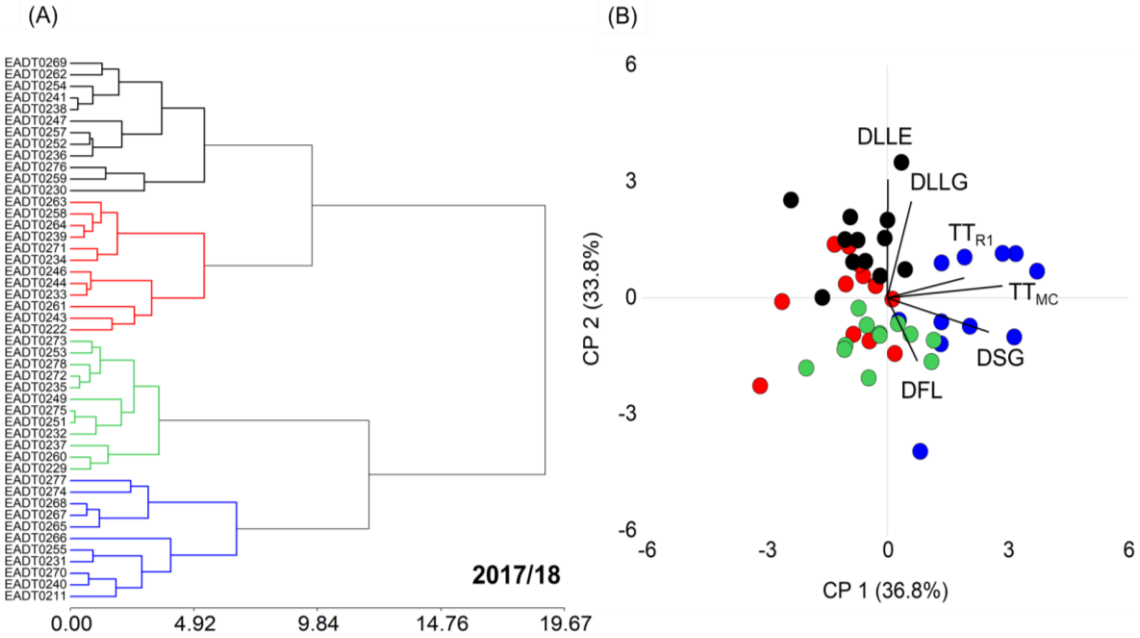

Fig. 5: (A) Dendrograma de clasificación para la campaña 2017/18 mostrando los 4 conglomerados formados y sus genotipos integrantes. (B) Biplot de los dos primeros

componentes principales (CP 1 y CP 2) para las variables de longitud de ciclo. Abreviaturas como en Tabla 3. Conglomerado 1 (azul), conglomerado 2 (rojo), conglomerado 3 (verde) y conglomerado 4 (negro).

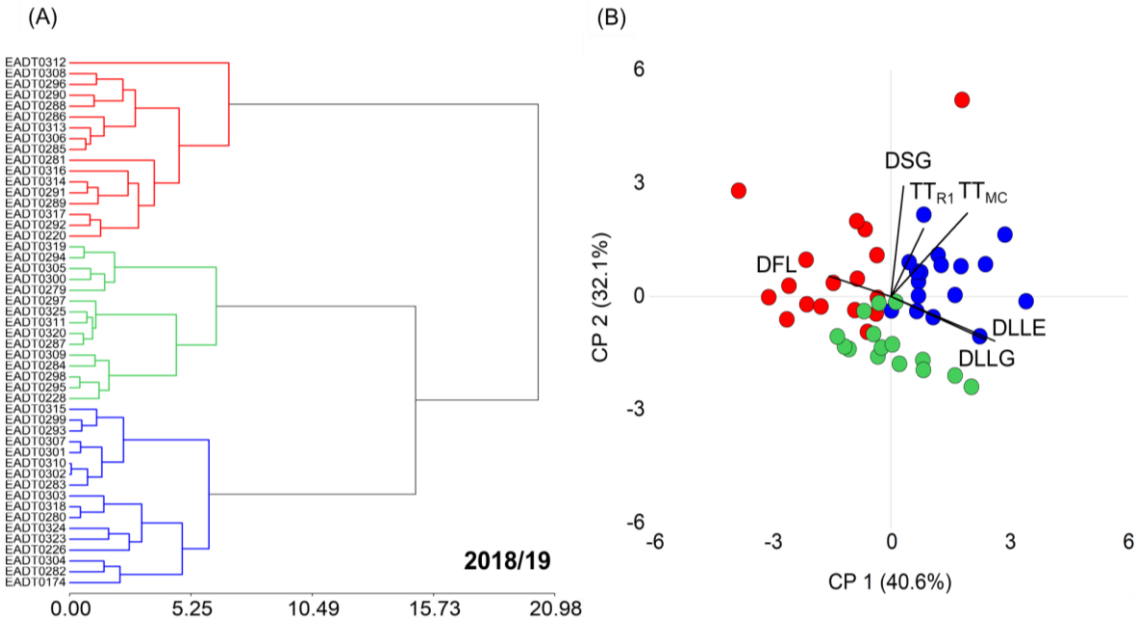

Fig. 6: (A) Dendrograma de clasificación para la campaña 2018/19 mostrando los 3 conglomerados formados y sus genotipos integrantes. (B) Biplot de los dos primeros componentes principales (CP 1 y CP 2) para las variables de longitud de ciclo. Abreviaturas como en Tabla 3. Conglomerado 1 (azul), conglomerado 2 (rojo) y conglomerado 3 (verde).

5.5. Peso del grano y sus determinantes fisiológicos

Los genotipos evaluados en cada campaña de ensayo dieron lugar a un amplio rango de variación en el PG final (Tabla 3). El valor mínimo logrado fue 168.7 mg grano^{-1} y el máximo 363.6 mg grano^{-1}, ambos correspondientes a la campaña húmeda 2018/19. Para entender cómo se construyó el PG final se estudiaron las asociaciones entre este carácter y sus principales determinantes fisiológicos: TCG y DLLG (Fig. 7). La TCG varió entre 0.190 mg °Cd^{-1} (2014/15) y 0.530 mg °Cd^{-1} (2018/19), y la DLLG entre 753 °Cd (2014/15) y 1428 °Cd (2018/19) (Tabla 3). Si bien ambas variables se asociaron positivamente con el PG, la magnitud de la relación y su significancia fue mayor para la TCG (Fig. 7A) que para la DLLG (Fig. 7B). Esta tendencia fue consistente en los tres años de evaluación ($p<0.001$; Tabla 4).

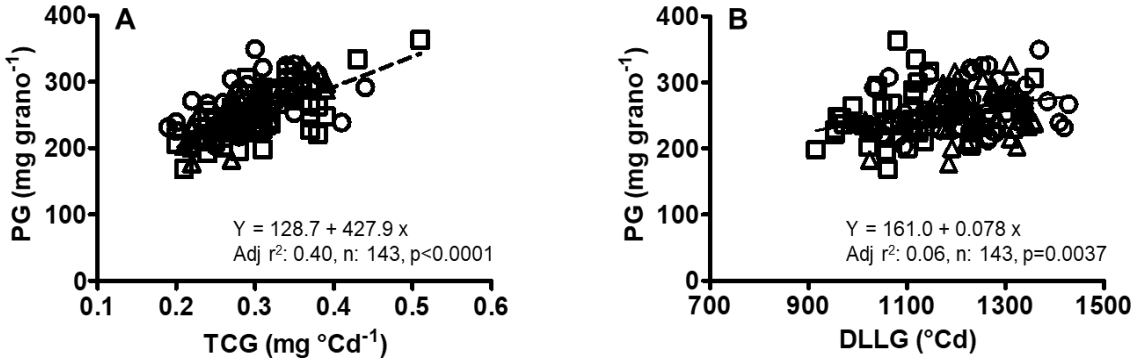

Fig. 7: Respuesta del peso individual del grano (PG) a sus determinantes fisiológicos: A) tasa (TCG) y B) duración (DLLG) del llenado de granos. Los datos corresponden al total de genotipos evaluados durante las tres campañas de ensayo (2014/15: círculos, 2017/18: triángulos, 2018/19: cuadrados).

De esta manera, el logro de mayores PG se obtuvo principalmente con aumentos en la TCG en detrimento de la DLLE (Fig. 8), aunque diferentes genotipos compusieron el PG con diversas combinaciones de sus determinantes fisiológicos (Anexo, Fig. 1). La asociación entre TCG y DLLG fue negativa y altamente significativa ($p<0.001$; Tabla 4 y Fig. 8). Así, los genotipos con mayores TCG presentaron DLLG más cortas.

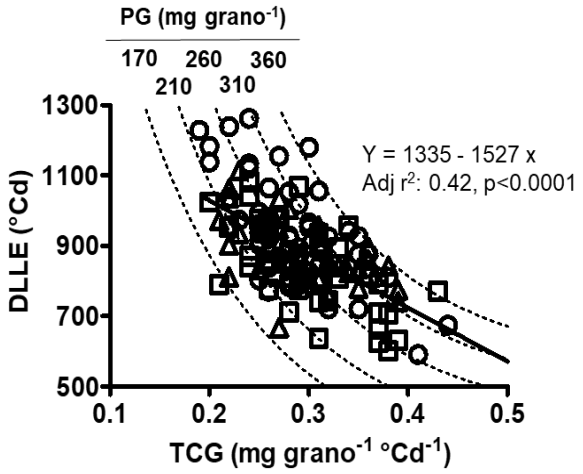

Fig. 8: Relación entre duración del llenado efectivo (DLLE) y tasa de crecimiento del grano (TCG) en la determinación del peso final del grano (PG) para el total de genotipos evaluados durante los tres años de experimentación. Las líneas punteadas representan isocuantas de PG. Se distinguen los genotipos de las campañas 2014/15 (círculos), 2017/18 (triángulos) y 2018/19 (cuadrados).

Las asociaciones entre el PG y las variables relativas al crecimiento del grano, así como la proporción de la variabilidad total explicada por los primeros dos componentes principales (CP 1 y CP 2) para cada campaña de ensayo, se muestran en la Fig. 9. La suma de ambos componentes permitió explicar más del 80% de la variabilidad de los datos en todos los casos.

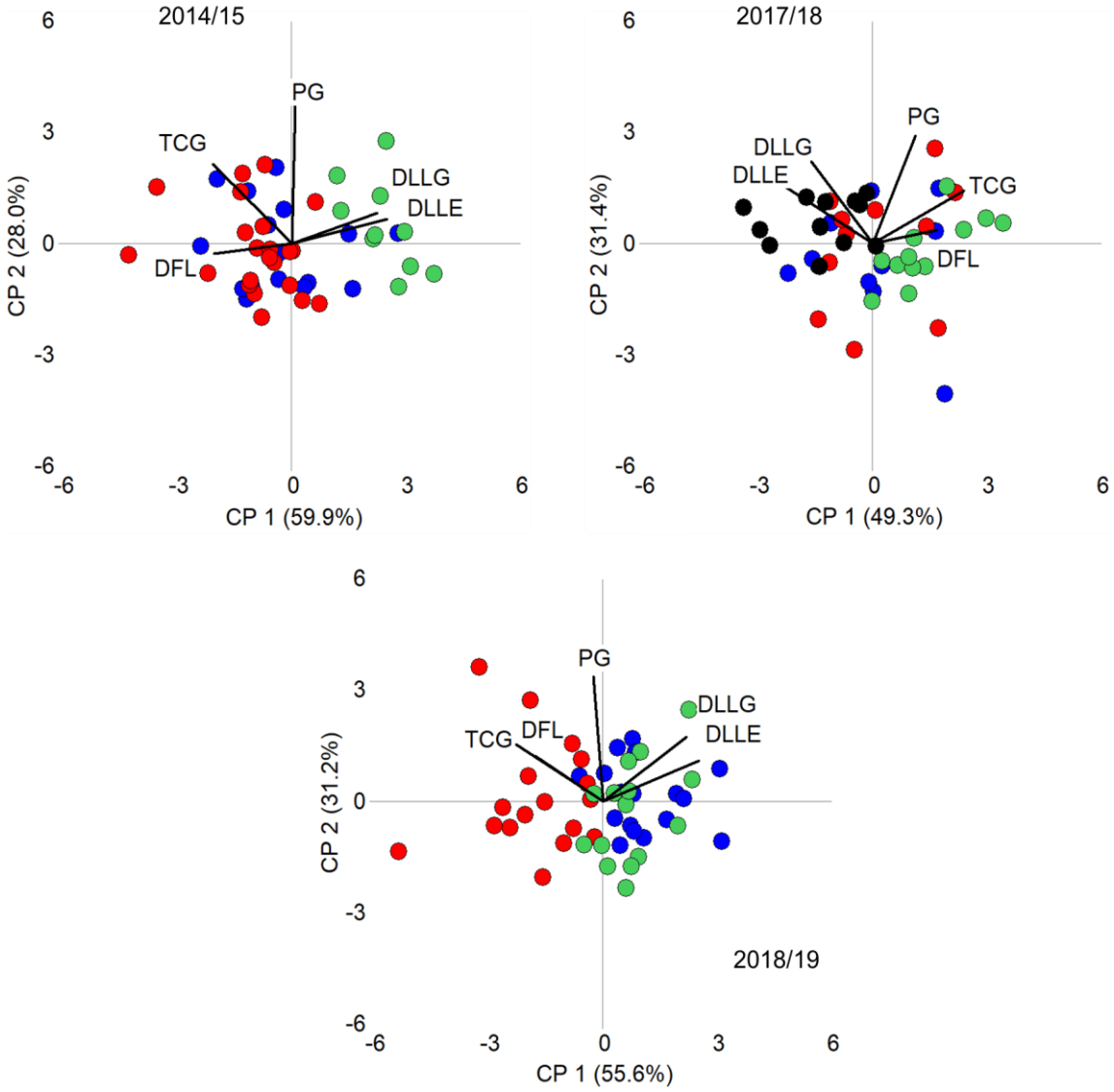

Fig. 9: Biplots de los primeros dos componentes principales (CP 1 y CP 2) para la variable peso individual del grano (PG) y sus determinantes fisiológicos tasa (TCG) y duración (DLLG) del llenado de granos en las tres campañas de ensayo. Se muestran también la duración del llenado efectivo (DLLE) y la duración de la fase *lag* (DFL) del llenado de granos. Conglomerado 1 (azul), conglomerado 2 (rojo), conglomerado 3 (verde) y conglomerado 4 (negro).

El PG se asoció de manera positiva (vectores en ángulo <90°) y muy significativa ($p<0.001$; Tabla 4) con la TCG, aunque más fuertemente ($r=0.79$) durante la campaña más seca (2017/18). De igual modo sucedió entre PG y DFL, aunque (i) los vectores de DFL fueron más cortos (menor intensidad) que los de TCG, y (ii) la asociación no se verificó en todas las campañas (fue nula durante la campaña más húmeda 2014/15; ángulo entre vectores cercano a 90°). Por su parte, las variables TCG y DFL siempre se asociaron de manera positiva y relativamente fuerte. El PG casi no guardó relación con la duración del llenado del grano; apenas lo hizo débilmente con la DLLG y en forma casi nula con la DLLE.

Finalmente, la variable PG no mostró diferencias significativas entre los conglomerados de cada campaña evaluada (Tabla 5, Fig. 9). Todos los conglomerados tuvieron genotipos con valores de PG comparativamente altos y bajos dentro de cada uno.

5.6. Variables relativas al contenido hídrico del grano

La dinámica del contenido de agua del grano (CAG) también mostró una amplia diferencia entre los genotipos evaluados en cada año de ensayo. En términos hídricos se distinguieron dos etapas durante el llenado de granos: i) de R_1 a MCAG (TT_{MCAG}) y ii) de MCAG a R_6 ($TT_{MCAG\text{-}R6}$). El TT_{MCAG} fue muy variable entre los genotipos para cada año de ensayo. Considerando el conjunto de años y genotipos evaluados, el valor promedio de TT_{MCAG} fue 815 °Cd, con rango entre 613 °Cd y 1138 °Cd (Tabla 3). Por su parte, $TT_{MCAG\text{-}R6}$ también mostró gran variación. El valor promedio estuvo en 375 °Cd, con un mínimo de 97 °Cd y un máximo de 627 °Cd (Tabla 3). El tipo de asociación entre el TT_{MCAG} y el $TT_{MCAG\text{-}R6}$ con la DLLG fue positivo y de intensidad media a alta, aunque fue más evidente durante los años húmedos (i.e. 2014/15, $p<0.001$ y 2018/19, $p<0.01$; Tabla 4). Sin embargo, al considerarse las subetapas del llenado del grano (*lag* y efectiva) se observó asociación media a alta y consistente a través de los experimentos ($p<0.01$) sólo con el $TT_{MCAG\text{-}R6}$ (Tabla 4). Las asociaciones entre estas variables fueron más fuertes durante el año más húmedo, siendo siempre negativa para la DFL y positiva para la DLLE (Fig. 10). Adicionalmente, la variable $TT_{MCAG\text{-}R6}$ fue la que mostró diferencias significativas entre los *clusters* de cada campaña evaluada, no así el TT_{MCAG} (Tabla 5). Los valores de MCAG estuvieron entre los 105 mg grano^{-1} y los 267 mg grano^{-1}, promediando los 173 mg grano^{-1} (Tabla 3). Se observó una asociación positiva, alta y muy significativa entre MCAG y PG ($p<0.001$), la cual se manifestó de igual modo en los tres años de ensayo (Tabla 4). De igual manera ocurrió entre MCAG y TCG ($p<0.001$; Tabla 4). Además, el MCAG estuvo correlacionado positivamente con el CH_{R6} ($p<0.001$; Tabla 4), mostrando que aquellos genotipos que exploraron valores más altos de MCAG alcanzaron R_6 con mayor porcentaje de humedad. Finalmente, la humedad promedio del grano al momento de MCAG fue 54.7%.

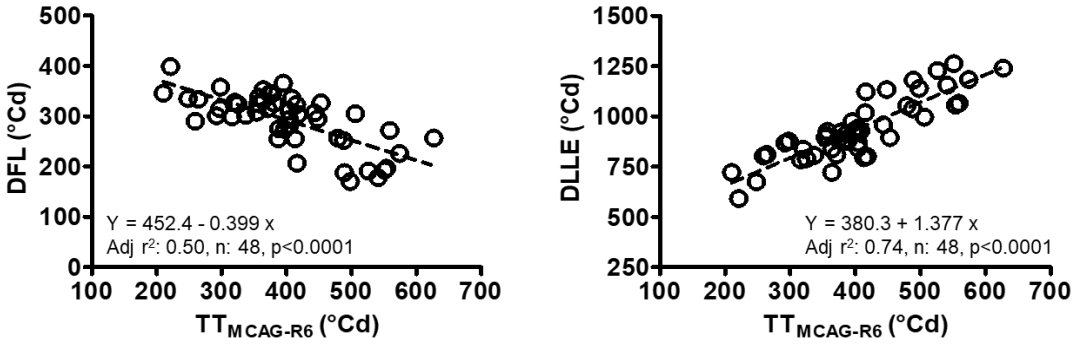

Fig. 10: Relaciones entre la duración de la fase *lag* (DFL) y la duración del llenado efectivo (DLLE) de los granos con la variable relativa al contenido hídrico $TT_{MCAG\text{-}R6}$ durante la campaña más húmeda, i.e. 2014/15.

La tasa de desecación del grano previa a R_6 (TDG_1) fue muy diferente entre los genotipos. En términos absolutos, el valor de TDG_1 promedio para el conjunto de genotipos fue 0.563 g kg^{-1} °Cd^{-1}, variando entre 0.360 g kg^{-1} °Cd^{-1} y 0.930 g kg^{-1} °Cd^{-1} (Tabla 3). La TDG_1 se asoció negativamente con la DLLG, mostrando valores medios a altos durante los tres años de ensayo ($p<0.001$) (Tabla 4). Así, los genotipos que presentaron altas TDG_1 lograron alcanzar R_6 en menor tiempo térmico.

El CH_{R6} varió entre 25.4% y 47.3% (Tabla 3), y el valor promedio para el conjunto de los 138 genotipos evaluados fue 34.1%. Se encontró una asociación estrecha y negativa entre CH_{R6} y DLLG (Tabla 4) a la vez que muy significativa ($p<0.001$), sobre todo en las campañas húmedas 2014/15 y 2018/19. De esta manera, los genotipos con menores DLLG mostraron mayores CH_{R6}. Por su parte, el CH_{R6} mostró diferencias significativas ($p<0.05$) sólo entre los conglomerados de las campañas 2017/18 y 2018/19 (Tabla 5).

La tasa de desecación del grano post-R_6 (TDG_2) también mostró variabilidad entre los genotipos para cada campaña (Tabla 3). En términos absolutos, la TDG_2 promedio para el conjunto de genotipos fue 0.360 g kg^{-1} °Cd^{-1} (Tabla 3), con una variación importante entre ellos (0.12-0.59 g kg^{-1} °Cd^{-1}). La TDG_2 se asoció de manera negativa y altamente significativa ($p<0.001$) con la DSG (Tabla 4), es decir, los genotipos que presentaron mayores TDG_2 lograron menores DSG. Adicionalmente, la TDG_2 mostró una asociación negativa con el TT_{MC} ($p<0.001$) (Tabla 4). Sólo se observaron diferencias significativas ($p<0.05$) entre *clusters* para el carácter en los años húmedos (i.e. 2014/15 y 2018/19) (Tabla 5). Durante la campaña seca (i.e. 2017/18) las diferencias no fueron significativas ($p>0.05$).

En general, las relaciones entre variables hídricas (i.e. TDG_1, CH_{R6} y MCAG) y aquellas relacionadas al proceso de acumulación de materia seca en el grano (i.e. TCG, DFL, DLLE, DLLG y PG) resultaron similares en los tres años de ensayo (Fig. 11). El porcentaje de la variabilidad total que lograron explicar, en conjunto, los primeros dos componentes principales fue ≥ 65.9%, con valores mayores para las campañas húmedas (77.0%).

Se observó una asociación positiva (vectores en ángulo < 90°) y fuerte entre i) MCAG y PG, ii) MCAG y TCG, y iii) TDG_1 y DLLE. A la vez, se verificaron relaciones nulas (vectores en ángulo 90°) entre MCAG y (i) DFL, (ii) DLLE y (iii) TDG_1. Finalmente, la variable MCAG no mostró diferencias significativas entre *clusters* de cada campaña evaluada (Tabla 5), aspecto que también queda de manifiesto en PCA (Fig. 11), pues ningún conglomerado intercepta la trayectoria del vector MCAG en forma predominante, excepto en el año 2018/19 en que hay un predominio de valores positivos de MCAG para el conglomerado 2 y negativos para los conglomerados 1 y 3.

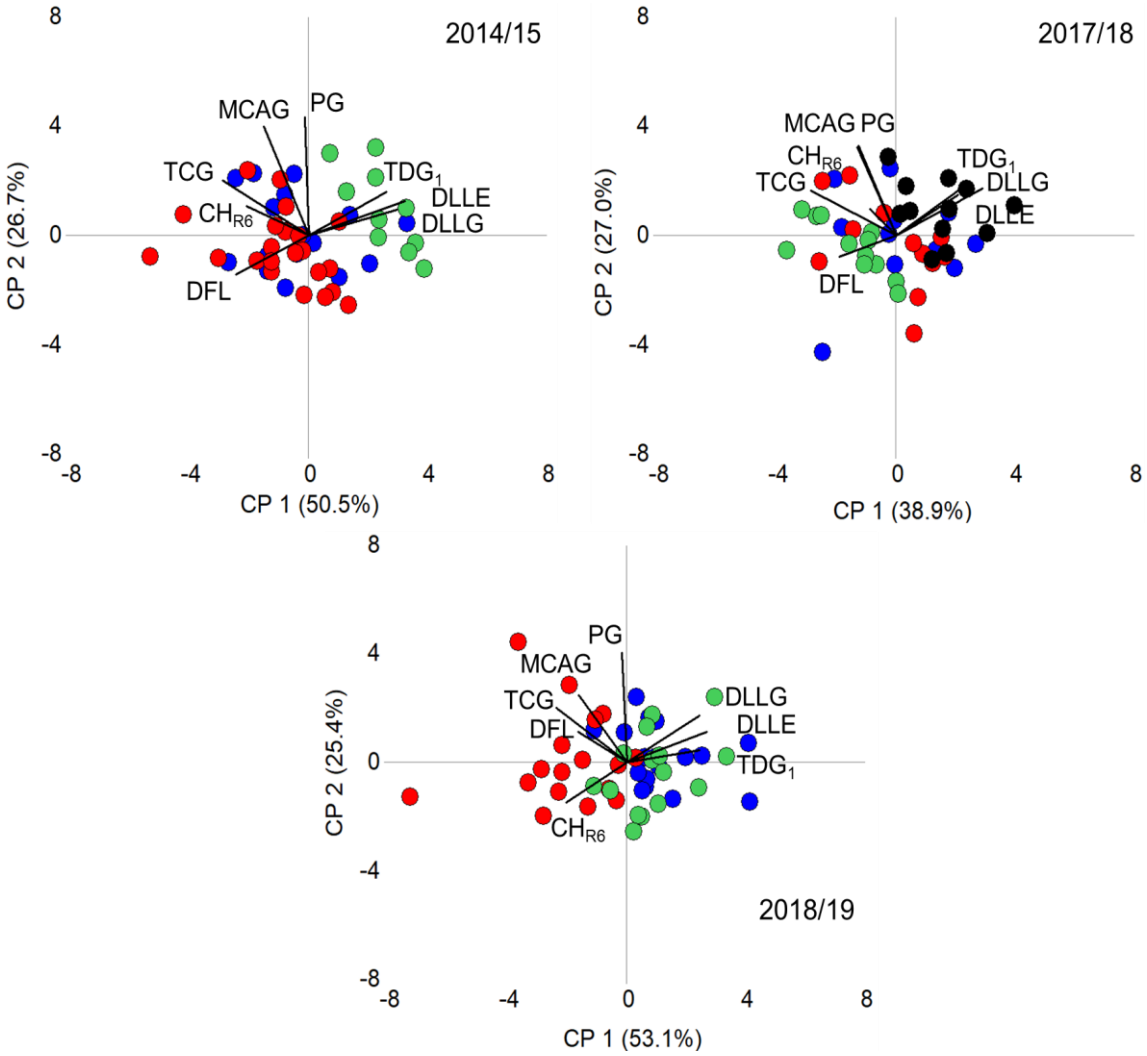

Fig. 11: Biplots de los dos primeros componentes principales (CP 1 y CP 2) para las variables hídricas TDG_1 (tasa de desecación del grano pre-R_6), CH_{R6} (concentración de humedad a madurez fisiológica) y MCAG (máximo contenido de agua del grano). Además, se muestra el PG (peso individual del grano) y las variables relativas al crecimiento del grano. Conglomerado 1 (azul), conglomerado 2 (rojo), conglomerado 3 (verde) y conglomerado 4 (negro).

5.7. Relaciones fenotípicas causales directas e indirectas en la determinación del PG

Para las variables analizadas, sólo el MCAG y la TCG tuvieron un efecto altamente significativo ($p<0.0001$) en la determinación del PG a través de todas las campañas evaluadas (Tabla 6). Las otras variables nunca tuvieron un efecto significativo o lo tuvieron sólo en alguna ocasión, como la DLLG y el CH_{R6} en 2018/19 ($p<0.05$). En el caso de la TCG, la mayor proporción de dicho efecto fue siempre directo y significativo ($p<0.0001$). El MCAG tuvo también un efecto directo importante, aunque no verificable en todas las campañas ($p>0.05$ en 2017/18). En promedio a través de ambientes, el efecto directo del MCAG fue de menor intensidad ($r = 0.50$) que el efecto directo de la TCG ($r = 0.76$). Más aún, la intensidad promedio del efecto indirecto del MCAG sobre el PG a través de la TCG ($r = 0.48$) fue mayor que la

intensidad promedio del efecto indirecto de la TCG sobre el PG a través del MCAG (r = 0.33). En otras palabras, el PG estaría principalmente controlado por los efectos directos de la TCG y los efectos indirectos que a través de ella tuvo el MCAG.

5.8. Heredabilidad

La heredabilidad en sentido amplio (H^2) de las principales etapas del cultivo (i.e. TT_{R1}, DLLG y DSG) y demás atributos fenotípicos de interés relacionados se muestran en la Tabla 7. Los coeficientes de variación (CV, %) para la mayoría de los caracteres estuvieron en el rango de 2.8 a 12.9, permitiendo así realizar estimaciones precisas de los componentes de la varianza y la heredabilidad. El $TT_{MCAG\text{-}R6}$ fue el único carácter que mostró un CV alto (22.9%).

Tabla 6: Análisis de sendero (*path analysis*) para la identificación de posibles explicaciones causales, directas e indirectas, de las correlaciones observadas entre la variable dependiente PG y las variables independientes (predictoras): MCAG, TCG, TDG_1, CH_{R6}, DFL y DLLG.

	2014/15 n = 48	2017/18 n = 47	2018/19 n = 49
MCAG			
Efecto directo	0.50	0.32	0.67
Efecto indirecto vía TCG	0.55	0.52	0.38
Efecto indirecto vía DFL	0.00	0.01	0.01
Efecto indirecto vía DLLG	-0.07	-0.01	0.00
Efecto indirecto vía TDG_1	-0.03	0.02	-0.11
Efecto indirecto vía CH_{R6}	-0.20	-0.18	-0.31
r total	0.74	0.69	0.64
p-valor	**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**
TCG			
Efecto directo	0.82	0.92	0.54
Efecto indirecto vía MCAG	0.33	0.18	0.47
Efecto indirecto vía DFL	-0.06	-0.08	0.04
Efecto indirecto vía DLLG	-0.20	-0.08	0.00
Efecto indirecto vía TDG_1	-0.20	-0.11	-0.27
Efecto indirecto vía CH_{R6}	-0.16	-0.05	-0.24
r total	0.53	0.79	0.54
p-valor	**<0.0001**	**<0.0001**	**<0.0001**
DFL			
Efecto directo	-0.11	-0.18	0.07
Efecto indirecto vía MCAG	0.00	-0.02	0.13
Efecto indirecto vía TCG	0.45	0.42	0.32
Efecto indirecto vía DLLG	-0.15	0.02	0.00
Efecto indirecto vía TDG_1	-0.24	-0.12	-0.23
Efecto indirecto vía CH_{R6}	-0.05	0.00	-0.08
r total	-0.11	0.12	0.22
p-valor	0.4755	0.4383	0.1292

	2014/15 n = 48	2017/18 n = 47	2018/19 n = 49
DLLG			
Efecto directo	0.33	0.24	0.01
Efecto indirecto vía MCAG	-0.11	-0.01	-0.19
Efecto indirecto vía TCG	-0.49	-0.29	-0.30
Efecto indirecto vía DFL	0.05	-0.01	-0.01
Efecto indirecto vía TDG_1	0.23	0.12	0.29
Efecto indirecto vía CH_{R6}	0.24	0.12	0.51
r total	0.25	0.17	0.31
p-valor	0.0924	0.2588	**0.0295**
TDG_1			
Efecto directo	-0.36	-0.25	-0.40
Efecto indirecto vía MCAG	0.04	-0.02	0.19
Efecto indirecto vía TCG	0.46	0.41	0.37
Efecto indirecto vía DFL	-0.07	-0.09	0.04
Efecto indirecto vía DLLG	-0.21	-0.12	-0.01
Efecto indirecto vía CH_{R6}	-0.05	0.10	-0.28
r total	-0.19	0.03	-0.08
p-valor	0.1900	0.8500	0.5821
CH_{R6}			
Efecto directo	-0.37	-0.35	-0.65
Efecto indirecto vía MCAG	0.27	0.16	0.32
Efecto indirecto vía TCG	0.35	0.12	0.20
Efecto indirecto vía DFL	-0.01	0.00	0.01
Efecto indirecto vía DLLG	-0.21	-0.08	-0.01
Efecto indirecto vía TDG_1	-0.05	0.07	-0.17
r total	-0.03	-0.08	-0.30
p-valor	0.8484	0.6024	**0.0338**

Sobre quince variables estudiadas, se estimaron heredabilidades altas (0.64-0.99) para seis, medias (0.30-0.55) para ocho y bajas (0.0) para una (Tabla 7). Para las del primer grupo, en orden decreciente fueron MCAG > TCG > TT_{MCAG} = PG > TT_{R1} > DLLE. Al segundo grupo pertenecieron TDG_1 = DSG > TT_{MC} > CH_{R6} > DFL. El tercer grupo estuvo representado exclusivamente por la TDG_2, cuya variación no reconoció control genético.

Tabla 7. Cuadrados medios (CM) para las fuentes de variación (FV) ambiente (A), genotipo (G) e interacción G x A para todas las variables fenotípicas: tiempo térmico a floración femenina (TT_{R1}), duración de la fase *lag* (DFL), duración del llenado efectivo de granos (DLLE), duración del llenado de granos (DLLG), tasa de crecimiento del grano durante el llenado efectivo (TCG), peso final del grano (PG), tiempo térmico de siembra a madurez fisiológica (TT_{R6}), concentración de humedad a madurez fisiológica (CH_{R6}), máximo contenido de agua del grano (MCAG), tiempo térmico a máximo contenido de agua del grano (TT_{MCAG}), tiempo térmico de máximo contenido de agua del grano a madurez fisiológica ($TT_{MCAG-R6}$), tasa de desecación del grano pre-R_6 (TDG_1), duración del secado de grano (DSG), tasa de desecación del grano post-R_6 (TDG_2) y tiempo térmico de siembra a madurez comercial (TT_{MC}). Se muestra también: gl = grados de libertad, n = subconjunto de 4 genotipos comunes en 2 campañas de ensayo (2014/15 y 2018/19), r^2 = coeficiente de determinación, CV (%) = coeficiente de variación, σ^2_g = variancia genotípica, η = número de ambientes (años), σ^2_f = variancia fenotípica, σ^2_{gxa} = variancia de la interacción genotipo-ambiente y H^2 = heredabilidad en sentido amplio.

FV	C.M.; estimadores	gl	TT_{R1} °Cd	DFL °Cd	DLLE °Cd	DLLG °Cd	TCG mg °Cd^{-1}	TDG_1 g kg^{-1} °Cd^{-1}	PG mg grano^{-1}	TT_{R6} °Cd	CH_{R6} %	MCAG mg grano^{-1}	TT_{MCAG} °Cd	$TT_{MCAG-R6}$ °Cd	DSG °Cd	TDG_2 g kg^{-1} °Cd^{-1}	TT_{MC} °Cd
Ambiente (A)		1	2381	1785	32	2006	5.9^{-05}	6.4^{-04}	165	16	8	202	3042	979	2743	2.5^{-03}	3227
Genotipo (G)	CM_g	3	11765	3235	23946	10563	0.02	0.02	4277	11958	13	4253	22838	11316	13088	1.3^{-03}	21029
G x A	CM_e (σ^2_{gxa})	3	1097	1391	5227	5110	5.7^{-04}	4.5^{-03}	259	6397	5	29	1343	5841	3838	1.6^{-03}	6299
n			8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
r^2			0.92	0.73	0.82	0.69	0.97	0.78	0.94	0.65	0.75	0.99	0.95	0.67	0.78	0.57	0.78
CV (%)			3.7	12.9	8.4	6.2	7.4	11.1	6.1	3.9	7.1	3.2	4.5	22.9	8.4	11.6	2.8
σ^2_g	$(CM_g-CM_e)/\eta$		5334	922	9360	2727	8.8^{-03}	5.5^{-03}	2009	2781	4	2112	10748	2738	4625	1.6^{-04}	7365
σ^2_f	$\sigma^2_g + \sigma^2_{gxa}$		6431	2313	14587	7837	9.4^{-03}	9.9^{-03}	2268	9177	9	2141	12091	8579	8463	1.4^{-03}	13664
H^2	σ^2_g / σ^2_f		0.83	0.40	0.64	0.35	0.94	0.55	0.89	0.30	0.42	0.99	0.89	0.32	0.55	0.00	0.54

6. Discusión

El presente estudio consistió en realizar tres experimentos en diferentes ambientes (años) utilizando distintos grupos de genotipos (líneas *élite*) en cada uno con el propósito de analizar los determinantes fisiológicos de la humedad del grano a cosecha (HGC) en maíz. El trabajo presenta dos limitaciones experimentales, las cuales son frecuentes en los programas de mejoramiento genético: i) falta de repetición de genotipos dentro del año y ii) bajo número de genotipos repetidos entre años. Estas restricciones dificultan la comparación entre genotipos y la diferenciación entre efectos debidos al ambiente y a los genotipos del tipo que más clásicamente se encuentra en estudios ecofisiológicos, pero las mismas no suelen ser el principal interés de un programa de mejora de maíz, que en la etapa de evaluación de líneas busca más la identificación de grupos con comportamientos similares que de genotipos individuales. Por otro lado, esta condición experimental no conlleva una restricción permanente para los análisis más relevantes del trabajo (i.e. correlaciones generales entre rasgos, análisis de conglomerados, PCA, análisis de sendero). Adicionalmente, los resultados fueron muy consistentes a través de los ensayos.

6.1. Relación entre etapas fenológicas, y entre ellas y el ciclo del cultivo

La HGC es un caracter complejo, modulado por atributos propios de cada genotipo, factores del ambiente y la interacción de ambos. Por ello, el abordaje inicial al tema consideró particionar al ciclo del cultivo (TT_{MC}) en caracteres más simples (Álvarez Prado *et al.,* 2014), definiéndose así 3 etapas principales: i) TT_{R1}, ii) DLLG y iii) DSG. Se propuso como hipótesis que *'La variabilidad genotípica para el carácter TT_{MC} en el material genético utilizado está asociada a la duración de todas las etapas principales en que se divide el ciclo del cultivo (i.e. TT_{R1}, DLLG y DSG)'*. En efecto, se corroboró que '*el TT_{MC} tuvo, en general, una asociación positiva con cada una de las subetapas del ciclo'* (Tabla 4) y que las diferentes combinaciones de duración de las mismas originaron la gran variabilidad observada en el TT_{MC} de los genotipos utilizados cada año (Tablas 3 y 5).

En maíz, como en todas las especies destinadas a la producción de granos, el ciclo del cultivo es un aspecto crítico para la correcta adaptación al ambiente con el objetivo de maximizar el rendimiento (Connor *et al.,* 2011). Es por eso que el tiempo requerido para alcanzar la floración femenina o *silking* (R_1) es un carácter muy importante para los programas de mejoramiento, y en permanente evaluación, dados los cambiantes escenarios climáticos en que se realiza este cultivo (Parent *et al.,* 2018). De hecho, es habitual que los mejoradores seleccionen plantas o familias más precoces a R_1 (i.e. menores TT_{R1}) en poblaciones segregantes, asumiendo que, de esta manera, es posible obtener genotipos con menor TT_{MC} y, en consecuencia, menor HGC sin afectar el rendimiento en grano (RG). Se pudo corroborar que *'es posible predecir el TT_{MC} a partir de un rasgo fenotípico de simple medición como el TT_{R1}'*, afirmación que está sustentada en la asociación positiva y significativa entre ambos caracteres registrada durante los tres años de ensayo (Tabla 4). Sin embargo, la intensidad de la asociación fue moderada, y esto sería atribuible a que el germoplasma utilizado está optimizado a la zona de evaluación en cuanto al tiempo térmico necesario para alcanzar la floración y, consecuentemente, la variabilidad explorada para TT_{R1} es inferior a la de etapas

subsiguientes, las cuales son más dependientes de los efectos de la relación fuente/destino (Gambín *et al.,* 2006) y los factores del ambiente que condicionan el secado del grano post-R_6 (Chazarreta *et al.,* 2021). La variabilidad es comparativamente más baja para el TT_{R1} que para la DLLG. Y si tomamos el TT_{MC} la variación es muy grande para el primer año; i.e. el valor máximo (3665) es un 53% más grande que el mínimo (2389). Para el segundo año un 37% y para el tercero un 42% (Tabla 3). Si bien es cierto que para este valor pesa mucho más el ambiente (principal regulador del secado post-R_6) que el genotipo, la tendencia a aumentar la variabilidad crece también para el llenado de granos. Dicho aumento de la variación genotípica a medida que avanza el ciclo no es extraño porque el TT_{R1} es más ajustado para definir la aptitud de un genotipo de maíz a un ambiente de siembra temprana para minimizar el riesgo de déficit hídrico en floración. En consecuencia, esto acota proporcionalmente más la variabilidad en ese rasgo referido a duración de una etapa que otros posteriores. Sin embargo, y pese a esta tendencia, existe una variabilidad suficiente para la búsqueda de genotipos con TT_{R1} algo más corto. Por lo tanto, y a pesar de no contar con una 'gran variabilidad' para TT_{R1} respecto a etapas posteriores, se opta por considerarla necesaria a la hora de seleccionar líneas precoces a R_1 en busca de genotipos con menor tiempo a MC. La idea de extender un período a expensas de otro sin modificar la duración del ciclo total ha sido un objetivo recurrente en estudios locales de varias especies, como soja (Kantolic *et al.,* 2007), trigo (González *et al.,* 2002, 2003) e incluso maíz (Padilla y Otegui, 2005). Sin embargo, no se encuentra en la literatura evidencia que muestre una asociación fenotípica entre TT_{R1} y TT_{MC} utilizando líneas endocriadas, aunque sí se han reportado asociaciones positivas entre tiempo a floración y días a madurez fisiológica en líneas (Ahsan, 1999) e híbridos (Hussain *et al.,* 2015; Noor *et al.,* 2016; Trachsel *et al.,* 2017), y asociación entre el tiempo a floración de plantas individuales de poblaciones segregantes (i.e. F_2) y la madurez comercial en cruzas híbridas derivadas, pero sin correlación evidente (Appendino, 2018). Adicionalmente, resulta apropiado señalar que es controvertida la asociación entre TT_{R1} y RG. Algunos estudios han demostrado que la sincronía entre la floración y las condiciones ambientales favorables para el cultivo en el período crítico que rodea a la floración son fundamentales para alcanzar el RG potencial (Andrade *et al.,* 1996; Otegui y Bonhomme, 1998; Capristo *et al.,* 2007). Otros investigadores, sin embargo, analizando correlaciones genotípicas y fenotípicas en híbridos, indicaron una asociación negativa entre tiempo a floración y RG (Hussain *et al.,* 2015; Noor *et al.,* 2016; Trachsel *et al.,* 2017). Esta aparente contradicción estaría explicada por diferencias en el ambiente objetivo y el germoplasma utilizado en cada estudio.

Es importante una breve discusión sobre las asociaciones entre el TT_{MC} y las otras dos etapas principales del ciclo del cultivo: DLLG y DSG. La asociación positiva y significativa encontrada entre TT_{MC} y DLLG sólo se dio en las campañas húmedas 2014/15 y 2018/19. Las condiciones meteorológicas ocurridas en ambas campañas dieron lugar a que la DLLG se exprese con variabilidad y esto favoreció a la correlación. Sin embargo, a este efecto del ambiente hay que agregar el efecto del genotipo, recordando que en los distintos ambientes se sembraron diferentes genotipos. Contrariamente, la escasa precipitación, el alto DPV y la cantidad de días con temperaturas elevadas por la cual transitó la DLLG durante la fase *La Niña* en 2017/18 tuvieron un efecto adverso muy marcado sobre la misma, a través de la generación de un ambiente poco favorable para el logro de variabilidad del carácter. Por su parte, la

DSG mostró una correlación positiva, altamente significativa y de intensidad alta con TT_{MC}. Este resultado indica que el secado post-R_6 tuvo mayor incidencia sobre el TT_{MC} que las otras etapas del ciclo total (i.e. prefloración y llenado). Así, el secado sería el principal determinante de la madurez relativa del germoplasma utilizado, aseveración que se corroboró aun habiendo empleado fechas de siembra que garantizaron condiciones ambientales que favorecen el secado de grano, a diferencia de lo que ocurre en siembras tardías. Por otra parte, y siendo la DSG la etapa que mejor se asoció al TT_{MC}, se puede inferir que tanto la diversidad del germoplasma en términos del tipo de grano (i.e. flint, dentado y situaciones intermedias) como ciertos atributos propios de la espiga (e.g., número y ajuste de chalas) tuvieron también un rol no soslayable en la determinación del TT_{MC}.

Otra relación que puede resultar de interés para un programa de mejoramiento genético es aquella entre TT_{R1} y DLLG, en especial porque en esta última se define el PG, componente clave en la determinación del RG del cultivo de maíz (Borrás *et al.*, 2004; Borrás y Gambín, 2010). En este sentido, es habitual que los mejoradores asocien una mayor duración de la etapa del llenado de granos con mayor RG, y a los fines de buscar genotipos con mayor DLLG se considere acortar el tiempo a floración. Esta hipótesis supone una relación negativa entre ambos caracteres. Sin embargo, en este trabajo no se encontró correlación entre TT_{R1} y DLLG, mostrando así que existió independencia entre las etapas. Esto significa que genotipos con similar TT_{R1} lograron diferentes DLLG, y viceversa. Resultados similares fueron reportados por Borrás *et al*. (2009) y Álvarez Prado *et al*. (2014), quienes trabajaron con *backgrounds* genéticos muy amplios y diferentes al utilizado en este estudio, como así también con diversidad de ambientes. La independencia de la duración entre etapas vegetativa (pre-R_1) y reproductiva (post-R_1) es promisoria, y permitiría elegir genotipos con diferente duración de ciclo total, pero también con diferente partición de las etapas mencionadas para una misma duración de ciclo (Capristo *et al.*, 2007). Por último, la no asociación encontrada entre DLLG y DSG también sugiere independencia entre las etapas.

Finalmente, la asociación entre TT_{R1} y DSG fue siempre positiva pero poco robusta, ya que su significancia dependió del año evaluado. Si bien es cierto que el efecto 'año' y 'genotipo' están combinados, la asociación es poco robusta también debido a lo explicado anteriormente en cuanto a la tendencia al aumento de variabilidad genotípica conforme avanza el ciclo del cultivo. Para todos los años se verifica que (i) la variación en TT_{R1} es menor que la variación en etapas siguientes, y (ii) el rango en cada año (media y dispersión) no varió sustancialmente (Tabla 3). En otras palabras, en todos los años existieron líneas representativas de comportamientos similares aun no siendo líneas idénticas, algo esperable por tratarse de germoplasma desarrollado para el mismo ambiente en base a los mismos dos grupos heteróticos y predominio de un subgrupo dentro de cada uno (Tabla 1). De acuerdo a esta evidencia no es posible rechazar la primera hipótesis planteada.

6.2. El peso individual del grano y sus determinantes fisiológicos

El PG, como el RG, es un carácter complejo. Su análisis fue abordado teniendo en cuenta los dos procesos fisiológicos que lo determinan (Borrás *et al.*, 2009), que son: i) tasa de crecimiento del grano (TCG) durante el llenado efectivo y ii) duración del

llenado de granos (DLLG). Se propuso como hipótesis que '*La variabilidad genotípica para PG se explica a través de ambos determinantes fisiológicos (i.e. TCG y DLLG) pero con diferente importancia relativa de cada uno de ellos'.* Resultados similares a los del presente trabajo fueron reportados por Borrás *et al*. (2009), quienes caracterizaron un gran conjunto de líneas públicas y *élite,* y por Álvarez Prado *et al*. (2013b) en un estudio utilizando líneas endocriadas de maíz. Además, existió una relación negativa entre ambos determinantes fisiológicos, '*teniendo la TCG mayor efecto sobre el PG que la DLLG'*. Es decir, a mayor velocidad de llenado hubo menor duración de la etapa y viceversa, tendencia que se repitió para cada grupo de genotipos evaluado en las distintas campañas de ensayo, resultado consistente con aquel encontrado por Borrás y Gambín (2010). Sin embargo, esta dependencia entre TCG y DLLG difiere de lo observado por Borrás *et al*. (2009), quienes no encontraron correlación entre ambos atributos y concluyeron que los mismos varían de manera independiente, siendo que están asociados a diferentes procesos fisiológicos. Una explicación a esto podría estar en la diversidad del *background* genético utilizado entre ambos trabajos. A pesar de ello, lo encontrado sugiere que ninguno de los dos mecanismos sería un determinante excluyente del PG final, y esto es coincidente con lo concluido por Hisse *et al.* (2021), y estaría indicando que algunas líneas pueden lograr altos PG final a través de valores altos tanto de TCG como de DLLG. Estas evidencias se pueden observar en las Tablas 3, 4 y 6, en la Fig. 7A y en el Anexo (Fig. 1), y coinciden con lo reportado en otros trabajos (Andrade *et al.,* 1999; Borras y Otegui, 2001; Lee y Tollenaar, 2007). Además, este trabajo demostró que es posible alcanzar un mismo valor de PG a través de diferentes combinaciones de TCG y DLLG, de igual modo a lo reportado por Gambín *et al*. (2007), quienes trabajaron con híbridos comerciales cultivados en Argentina, y por Borrás *et al*. (2009), utilizando líneas *élite* de programas de mejoramiento genético. Así, los genotipos mostraron que un mismo PG podía alcanzarse con una TCG alta en una DLLG corta, o bien con una TCG baja en un período de llenado más largo.

6.3. El peso individual del grano y su contenido de agua durante el período de llenado

Así como sucede con la dinámica de acumulación de materia seca en el grano, los patrones de acumulación y pérdida de agua en el mismo son un buen indicador del progreso de su crecimiento durante la etapa de llenado (Borrás and Westgate, 2006). Comprender las relaciones hídricas del grano es una herramienta poderosa para describir y predecir diferencias en el crecimiento del mismo debidas al genotipo o al ambiente (Gambín *et al.,* 2007). La humedad del grano declina a lo largo de todo el período del llenado de granos (Gambín *et al.,* 2007). Se postuló que '*Ciertos rasgos afectarán al PG a través de su relación con sus determinantes fisiológicos, por ejemplo: DFL y MCAG a través de la TCG, y TDG_1 y CH_{R6} a través de la DLLG*'. La relación causal indirecta más destacada fue la del MCAG vía efectos en la TCG, en especial durante los años húmedos. Así, cuanto mayor fue el MCAG más alta fue la TCG y, en consecuencia, mayor el PG alcanzado. Más aún, el efecto observado no respondió a diferencias entre los años húmedos respecto al año seco, sugiriendo diferencias genotípicas para los rasgos mencionados pese a tratarse de genotipos con un *background* genético próximo. La TCG está asociada a la cantidad de células

endospermáticas y amiloplastos que se generan durante el proceso de división celular al inicio del llenado de granos, las cuales representan los destinos futuros para el almidón, proteínas y aceite que se van acumulando a lo largo de la etapa. De esta manera queda determinada la TCG y, consecuentemente, el PG potencial (Gambín *et al.*, 2006). Álvarez Prado *et al*. (2014) demostraron que la correlación entre TCG y MCAG tiene una misma base genética. Esto explicaría no sólo la asociación positiva encontrada entre ambos atributos sino también la magnitud y el grado de significancia de la misma. Por su parte, no se pudo demostrar una relación causal indirecta de la DFL sobre el PG vía efectos en la TCG.

Las relaciones causales indirectas de TDG_1 y CH_{R6} sobre el PG vía efectos en la DLLG fueron bajos durante los tres años de evaluación, aunque más bajos aún durante la campaña seca 2017/18. El efecto indirecto significativo de la DLLG sobre el PG vía el CH_{R6} durante la campaña húmeda 2018/19 estaría señalando el efecto negativo sobre el PG de un ambiente menos favorable (baja irradiancia) para el llenado de granos, el cual determinó altos niveles de CH_{R6} (Sala *et al.*, 2007b). Una situación similar ocurre con frecuencia en maíces de siembras tardías, en las cuales el llenado de granos suele coincidir con ambientes poco favorables para la producción de asimilados, provocando que la etapa finalice con bajos PG y altos CH_{R6}. Por eso se deduce que el PG se asocia positivamente con la DLLG. Sin embargo, pueden existir condiciones en las que no se verifica la relación y se correspondan con altos CH_{R6} (efecto indirecto). La alta humedad del grano en ese momento no está determinando un bajo PG (efecto directo); la alta humedad del grano es síntoma (no causa) de otra situación que acorta la etapa del llenado de granos (e.g., un golpe de calor o una helada anticipada). En todos los casos se verifica un mayor contenido de humedad a R_6 y una menor DLLG. Los trabajos de Sala *et al*. (2007a, 2007b) pusieron esto en evidencia mediante sombreos que modificaban la relación fuente/destino. Tanto TDG_1 como CH_{R6} correlacionaron de manera negativa y fuerte con la DLLG. A través de estos caracteres es posible explicar las variaciones en la DLLG cuando la misma se analiza en términos hídricos.

Finalmente, el PG es un carácter fuertemente controlado por el genotipo, es decir, suele mantenerse constante a lo largo de distintos ambientes (Reddy y Daynard, 1983). Este aspecto también quedó de manifiesto en el trabajo, ya que las diferencias para PG entre los años evaluados no fueron significativas a pesar de haber existido condiciones ambientales (e.g., precipitación, temperaturas, déficit de presión de vapor) suficientemente variables durante el período crítico y el llenado de los granos entre el año más húmedo (2014/15) y más seco (2017/18). Por ejemplo, tres de las cuatro líneas que se repitieron durante las campañas 2014/15 y 2018/19 no mostraron diferencias significativas ($p>0.05$) para el carácter PG (datos no mostrados). De esta manera, la evidencia encontrada permite aceptar parcialmente la segunda hipótesis planteada.

6.4. Variabilidad genotípica para el secado del grano

El germoplasma utilizado en este trabajo evidenció una amplia variabilidad genotípica tanto para la TDG_1 como para el CH_{R6}. Sin embargo, no existió relación entre estos caracteres propios de la etapa del llenado de granos y la DSG, como así tampoco hubo asociación entre ellos y la TDG_2 ni entre la DLLG y la DSG en ninguno de los años evaluados.

Se propuso como hipótesis que '*Existe variabilidad genotípica para TDG_2 que permitiría modificar el TT_{MC} más allá del efecto dominante del ambiente*'. El análisis de *clusters* realizado en el trabajo demostró que *'La selección a favor de TDG_2 mayores (i.e. valores más positivos, en términos absolutos) permitirá acortar el TT_{MC} aún en genotipos con DLLG larga'.* Sin embargo, es importante aclarar que estos resultados no fueron una constante entre los años evaluados. La selección de germoplasma a favor de una alta TDG_2 y con similar DLLG permitiría a los fitomejoradores obtener híbridos con menor HGC sin comprometer el rendimiento (Sweeney *et al.*, 1994; Sala *et al.*, 2006). En este caso, también quedó de manifiesto del análisis de conglomerados que dicha alternativa es posible, situación que se repitió en los años húmedos. Las condiciones meteorológicas imperantes durante la campaña seca (2017/18) no permitieron la discriminación entre genotipos por los caracteres DLLG y TDG_2. Entender los mecanismos que dan como resultado variaciones en humedad del grano post-R_6 es muy importante. Por ejemplo, la velocidad de secado (TDG_2) y la longitud del ciclo a madurez comercial (TT_{MC}) de los híbridos son claves a la hora de elegir un maíz para siembra tardía. Más corto un ciclo a R_6, más rápido será su secado porque siempre ubicará a este último en una condición que favorece más la pérdida de humedad (Chazarreta *et al.*, 2021). Aún en fechas de siembra contrastantes, más corto el ciclo a R_6, más favorable al secado será el ambiente que explore el grano, porque para ello lo importante es la ubicación de R_6, independientemente de la duración del llenado. Por lo tanto, se acepta parcialmente la tercera hipótesis del trabajo.

6.5. Heredabilidad de los caracteres

Para el mejoramiento genético es muy importante que los caracteres estudiados en las líneas se expresen de igual manera en los híbridos derivados. Tal es el caso del PG, cuya expresión en líneas endocriadas resulta un buen predictor en el comportamiento de los híbridos (Álvarez Prado *et al.*, 2013a). En este trabajo, la H^2 estimada para el PG estuvo en concordancia con lo reportado en otros estudios que utilizaron líneas e híbridos (Álvarez Prado *et al.*, 2013a) o familias de líneas recombinantes (Austin y Lee, 1998; Álvarez Prado *et al.*, 2013b; 2014; D'Andrea *et al.*, 2016; Mandolino *et al.*, 2016). La confirmación de estos resultados es interesante si se tiene en cuenta que el PG es parte componente del RG del cultivo. Sin embargo, algunos autores demostraron que el comportamiento del RG en líneas endocriadas es un mal predictor del comportamiento en híbridos (Bekavac *et al.*, 2008; Hallauer and Carena, 2009; Hallauer and Miranda, 1988). El PG, al igual que sus dos determinantes fisiológicos principales (i.e. TCG y DLLG), presenta valores medios a altos de heredabilidad, destacándose la heredabilidad para MCAG, PG y TCG (Sadras, 2007; Alvarez Prado *et al.*, 2013a, b). Los resultados encontrados en este trabajo son coincidentes con esto. A su vez, la H^2 para el PG fue menor que la expresada por la TCG y mayor que la obtenida por la DLLG, y esto último confirma lo observado por Álvarez Prado *et al*. (2013b; 2014) y Mandolino *et al*. (2016). El MCAG expresó la H^2 más alta, y valores altos similares fueron también reportados por Álvarez Prado *et al*. (2013a, 2013b y 2014). Estas evidencias de similitud con otros trabajos realizados con *backgrounds* genéticos y ambientes muy diversos dan fortaleza a los resultados hallados en el presente trabajo. Adicionalmente, los resultados de H^2 aquí presentados constituyen un aporte más a los pocos estudios en los cuales se ha estimado este

parámetro en caracteres relacionados con la dinámica del contenido hídrico y la concentración de humedad del grano (i.e. MCAG, TDG_1, CH_{R6}).

Finalmente, la TDG_2 mostró la H^2 más baja del trabajo, reafirmando el fuerte control del ambiente sobre este rasgo (Chazarreta *et al.*, 2021). Existen, sin embargo, referencias a valores más altos de heredabilidad (Sala *et al.*, 2006), pudiendo las diferencias deberse a las características del germoplasma utilizado (las líneas parentales de Sala *et al.*, 2006 se caracterizaban por ser altamente contrastantes en humedad del grano a R_6).

7. Conclusiones

El material genético utilizado mostró amplia variabilidad genotípica para todos los caracteres evaluados. La tendencia positiva entre el tiempo a floración (TT_{R1}) y el tiempo a madurez comercial (TT_{MC}) de los genotipos habilitaría la posibilidad de seleccionar líneas precoces para el primer atributo como candidatas a parentales en busca de materiales que lleguen más rápido a 14.5% de humedad de grano. Sin embargo, la etapa que mejor se asoció al TT_{MC} fue la duración del secado de granos (DSG), indicando la importancia que tiene el secado del mismo en la determinación de la madurez relativa en este germoplasma. Esto fue así aun habiendo empleado fechas de siembra que garantizan condiciones ambientales favorables para el proceso de pérdida de humedad del grano, a diferencia de lo que ocurre en siembras tardías. La tasa de desecación del grano post madurez fisiológica (TDG_2) mostró tener un fuerte control ambiental, expresado en el valor más bajo logrado de heredabilidad. Adicionalmente, la DSG resultó ser independiente de la duración del llenado de granos (DLLG). La selección en simultáneo por TT_{R1} cortos, DLLG largas y DSG cortos (i.e. altas TDG_2) sería una buena estrategia de mejoramiento hacia la búsqueda de genotipos con TT_{MC} lo más corto posible y sin resignar RG potencial.

La variabilidad del peso individual del grano (PG) se explicó por una mayor tasa de crecimiento del grano (TCG) con leve detrimento de la DLLG. Sin embargo, ninguno de los dos mecanismos sería un determinante excluyente del PG final. Adicionalmente, se encontró un efecto indirecto ejercido por el máximo contenido de agua del grano (MCAG) sobre el PG a través de su efecto en la TCG. Conocer la dinámica del contenido hídrico del grano permite describir el desarrollo de los mismos de una forma simple, posibilitando su estudio en un elevado número de genotipos. En este sentido, parámetros como la TDG_1 pueden ser potencialmente claves para estudiar y modelar diferencias genotípicas y ambientales en la determinación de la DLLG.

8. Consideración final

El germoplasma y la estrategia de mejora son claves en cualquier programa de mejoramiento genético. Sin embargo, será la variabilidad genética la que determine su éxito. Conocer las características propias del material genético permite seleccionar aquellas que mejor se adapten a los objetivos del programa.

Los resultados obtenidos permitieron incrementar en gran medida el conocimiento sobre los determinantes fisiológicos de la humedad del grano a cosecha en el germoplasma de maíz de Syngenta Argentina. La información generada es, sin duda, un aporte sustancial para los fitomejoradores del programa, la cual ayudará a que puedan definir estrategias de mejora orientadas a lograr híbridos con menor tiempo a madurez comercial sin resignar rendimiento en grano.

Resulta tan interesante como necesario diseñar próximos estudios haciendo especial hincapié en la tasa de desecación del grano post-R_6 y considerando utilizar no sólo líneas sino también sus híbridos derivados. En este sentido, la caracterización morfológica de planta (e.g., estructura, *stay green*, *intagness*) y espiga (e.g., número, largo y ajuste de chalas, ángulo de la espiga respecto al tallo y tipo de grano) aportará información muy valiosa, aunque será importante establecer un buen criterio de evaluación para alguno de estos caracteres (e.g., ajuste de chalas). Por otro lado, un abordaje al tema considerando la siembra en fechas tardías ayudará a una mejor comprensión de este carácter complejo. Por último, resulta interesante también determinar el rendimiento en grano de los genotipos a evaluar con el propósito de contrastar esa información con la premisa: *'TT_{R1} cortos, largas DLLG y DSG cortas, pero conservando TT_{MC} lo más corto posible'*. Sin embargo, y cualquiera sea el caso, será fundamental considerar repeticiones dentro del experimento y experimentos con los mismos genotipos en diferentes ambientes.

Finalmente, el análisis genético asistido por marcadores moleculares es otro aspecto clave a tener en cuenta en futuros estudios. En tal sentido, la selección genómica es un enfoque moderno muy prometedor, pues esta forma de selección no sólo permite realizar una mejor evaluación de los materiales testeados, sino también una predicción de aquellos aún no evaluados.

9. Bibliografía

Abbate, P.E., Dardanelli, J.L., Cantarero, M.G., Maturano, M., Melchiori, R.J.M. and Suero, E.E. 2004. Climatic and water availability effects on water-use efficiency in wheat. Crop Sci. 44:474–483.

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

Álvarez Prado, S., López, C., Lynn Senior, M., Borrás, L. 2014. The genetic architecture of maize (*Zea mays* L.) kernel weight determination. G3: Genes, Genomes, Genetics, 4(9):1611–1621.

Álvarez Prado, S., López, C., Gambín, B., Abertondo, V., Borrás, L. 2013b. Dissecting the genetic basis of physiological processes determining maize kernel weight using the IBM (B73 × Mo17) Syn 4 population. Field Crops Res., 145:33-43.

Álvarez Prado, S., Gambín, B.L., Novoa, A.D., Foster, D., Lynn Senior, M., Zinselmeier, C., Otegui, M.E., and Borrás, L. 2013a. Correlations between parental inbred lines and derived hybrid performance for grain filling traits in maize. Crop Sci. 53:1-10.

Andrade, F.H., Vega, C., Uhart, S.A., Cirilo, A.G., Cantarero, M., Valentinuz, O. 1999. Kernel number determination in maize. Crop Sci. 39:453–459.

Andrade, F.H., Cirilo, A.G., Uhart, S.A., Otegui, M.E. 1996. Ecofisiología del cultivo de maíz. Editorial La Barrosa y Dekalb Press, Buenos Aires, Argentina. 292 pp.

Appendino, L.M. 2018. Estimación de los componentes de la variación genética del tiempo a floración en maíz (*Zea mays* L.) y consecuencias de la selección sobre caracteres de interés comercial. Tesis para optar por el título de Magister en Genética Vegetal Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario. 64 pp

Austin, D., Lee, M. 1998. Detection of quantitative trait loci for grain yield and yield components in maize across generations in stress and non-stress environments. Crop Sci., 38:1296–1308.

Balzarini M.G., Di Rienzo J.A. InfoGen versión 2014. FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL http://www.info-gen.com.ar

Balzarini M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Casanoves, F., Di Rienzo J.A., Robledo, C.W. 2008. Coeficientes de sendero (path analysis), p 146. Manual de usuario. Editorial Brujas, Córdoba, Argentina.

Bekavac G, Purar B, Jockovic D. 2008. Relationships between line per se and testcross performance for agronomic traits in two broad-based populations of maize. Euphytica 162:363-369.

Bewley, J.D., Black, M. 1985. Seeds: Physiology of development and germination. Plenum, New York.

Borrás, L. and Gambín, B.L. 2010. Trait dissection of maize kernel weight: Towards integrating hierarchical scales using a plant growth approach. Field Crops Res. 118:1-12.

Borrás, L., Zinselmeier, C., Senior, M.L., Westgate, M.E. and Muszynski, M.G. 2009. Characterization of grain filling patterns in diverse maize germoplasm. Crop Sci., 49:999-1009.

Borrás, L., Westgate, M.E. 2006. Predicting maize kernel sink capacity early in development. Field Crops Res. 95:223-233.

Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal. Field Crops Res. 86:131-146.

Borrás, L., Westgate, M.E., Otegui, M.E. 2003. Control of kernel weight and kernel water relations by post-flowering source-sink ratio in maize. Ann. Bot. 91:857-867.

Borrás, L., Otegui, M.E. 2001. Maize kernel weight response to postflowering source-sink ratio. Crop Sci. 49:1816-1822.

Brooking, I.R. 1990. Maize ear moisture during grain-filling, and its relation to physiological maturity and grain-drying. Field Crops Res. 23:55-68.

Capitanio, R., Gentinetta, E. and Motto, M. 1983. Grain weight and its components in maize inbred lines. Maydica 28:365-379.

Carter, M.W. and Poneleit, C.G. 1973. Black layer maturity and filling period variation among inbred lines of corn (*Zea mays* L.) Crop Sci. 13:436-439.

Capristo, P.R., Rizzalli, R.H. and Andrade, F.H. (2007), Ecophysiological Yield Components of Maize Hybrids with Contrasting Maturity. Agron. J., 99: 1111-1118. https://doi.org/10.2134/agronj2006.0360

Chazarreta Y.D., Amas J.I., Otegui, M.E. 2021. Kernel filling and desiccation in temperate maize: Breeding and environmental effects. Field Crops Res. 271: 108243. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108243

Cirilo, A.G. Ecofisiología del cultivo de maíz. Taller de actualización técnica realizado por Syngenta Agro S.A. Venado Tuerto, 7, 8 y 9 de Septiembre de 2009.

Cohen J. Statistical power analysis for the behavioral sciences. 2nd ed. Hillsdale, N.J: L. Erlbaum Associates; 1988. 567 p.

Connor, D., Loomis, R., & Cassman, K. (2011). Crop Ecology: Productivity and Management in Agricultural Systems (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press. 556 pp.

Corke, H., Kannenberg, L.W. 1989. Selection for vegetative phase and actual filling period duration in short season maize. Crop Sci. 29:607-612.

Crane, P.L., Miles, S.R. and Newman, J.E. 1959. Factors associated with varietal differences in rate of field drying in corn. Agron. J. 51:318-320.

Cross, H.Z. and Kabir, K.M. 1989. Evaluation of field dry-down rates in early maize. Crop Sci. 29:54-58.

Cross, H.Z., Chyle Jr., J.R., Hammond, J.J. 1987. Divergent selection for ear moisture in early maize. Crop Sci. 27:914-918.

Cross, H.Z. 1985. A selection procedure for ear drying rates in maize. Euphytica, 34: 409-418.

Cross, H.Z. 1975. Diallel analysis of duration and rate of grain filling of seven inbred lines of corn. Crop Sci. 15:532-535.

D'Andrea, K.E., Piedra, C.V., Mandolino, C.I., Cirilo, A.G., Otegui, M.E. 2016. Contribution of reserves to kernel weight and grain yield determination in maize: Phenotypic and genotypic variation. Crop Sci., 56:697–706.

D'Andrea KE, Otegui ME, Cirilo AG, Eyherabide GH. 2013. Parent-progeny relationships between maize inbreds and hybrids: analysis of grain yield and its

determinants for contrasting soil nitrogen conditions. Crop Science 53, 2147–2161.
Daynard, T.B. 1972. Relationships among black layer formation, grain moisture percentage and heat unit accumulation in corn. Agronomy Journal, 64:716-719.
Daynard, T.B. and Duncan, D.W. 1969. The black layer and grain maturity in maize. Crop Sci. 9:473-476.
Egli, D.B. 2017. Seed biology and yield of grain crops, second ed. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, UK.
Ferraguti, F., Castellarín, J., Papa, J.C., Mendez, J.M., Cristos, D., Moschini, R. 2016. Determinación del momento óptimo de cosecha en maíz tardío. Evolución del rendimiento, calidad e inocuidad de granos durante el secado a campo. Informe técnico de INTA EEA Oliveros.
Gambín, B.L., Borrás, L., Otegui, M.E. 2007. Kernel water relations and duration of grain filling in maize temperate hybrids. Field Crops Res. 101:1-9.
Gambín, B.L., Borrás, L., Otegui, M.E. 2006. Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. Field Crops Res. 95:316-326.
Gambín, B.L., Borrás, L. 2005. Sorghum kernel weight: growth patterns from different positions within the panicle. Crop Science 45, 553-561.
González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J. 2002. Vernalization and photoperiod responses in wheat pre-flowering reproductive phases. Field Crops Res. 74:183-195. https://doi.org/10.1016/S0378-4290(01)00210-6
González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J. 2003. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. Field Crops Res. 81:17-27. https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00195-8
Gunn, R.B. and Christensen, R. 1965. Maturity relationships among early to late hybrids of corn (Zea mays L.). Crop Sci. 5:299-302.
Hallauer, A.R. and Carena, M.J. 2009. Maize breeding. In Carena M.J. (ed.) Cereals. Springer, New York, pp 3-98.
Hallauer, A.R. and Miranda, J.B. 1988. Quantitative genetics in maize breeding (2nd ed). Iowa State University Press, Ames.
Hallauer, A.R., Hutchcroft, C.D., Hilson, M.T., Higgs, R.L. 1967. Relation among three maturity measurements and yield of grain in corn. Iowa State J. Sci. 42:121-136.
Hillson, M.T. and Penny, L.H. 1965. Dry matter accumulation and moisture loss during maturation of corn grain. Agron. J. 57:150-153.
Hisse I.R., D'Andrea K.E., Otegui M.E. Kernel weight responses to the photothermal environment in maize dent × flint and flint × flint hybrids. Crop Science. 2021;1-16. https://doi.org/10.1002/csc2.20481
Hussain, N., Rehman, H., Faizal, K. 2015. Phenotypic and genotypic association between maturity and yield trait in maize hybrids (Zea mays L.). African Journal of Agriculture and Food Security 4: 157-160.
InfoStat (2009). InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
Jones, R.J., Shreinber, B.M.N., Roessler, J.A. 1996. Kernel sink capacity in maize genotypic and maternal regulation. Crop Sci. 36:301-306.
Kantolic, A.G., Mercau, J.L., Slafer, G.A., Sadras, V.O. 2007. Simulated yield advantages of extending post-flowering development at the expense of a shorter

pre-flowering development in soybean. Field Crops Res. 101:321-330. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.12.008

Khan, A. S., Ullah, H., Shahwar, D., Fahad, S., Khan, N., Yasir, M., Wahid, F., Adnan, M. & Noor, M. 2018. Heritability and correlation analysis of morphological and yield traits in maize. Journal of Plant Biology and Crop Research, 2, 1-8.

Lee, A.E., Tollenaar, M. 2007. Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield. Crop Sci. 47 (Suppl. 3): S202-S215.

Lee, A.E., Ahmadzadeh, A., Tollenaar, M. 2005. Quantitative genetics analysis of the physiological processes underlying maize grain yield. Crop Sci. 45:981-987.

Miles, S.R. 1940. Rates of maturing and field drying of some dent corn hybrids and varieties. Agronomy Mimeo. N°3, Purdue University.

Mandolino, C.I., D'Andrea, K.E., Piedra, C.V., Álvarez Prado, S., Olmos, S., Cirilo, A.G., Otegui, M.E. 2016. Kernel weight in maize: genetic control of its physiological and compositional determinants in a dent × flint-caribbean RIL population. Maydica, 61(4).

Martinez-Feria, R.A., Litch, M.A., Ordóñez, R.A., Hatfield, J.L., Coulter, J.A., Archontoulis, S.V. 2019. Evaluating maize and soybean grain dry-down in the field with predictive algorithms and genotype-by-environment analysis. Scientific Reports 9, 7167. https://doi.org/10.1038/s41598-019-43653-1

Muchow, R.C. 1990. Effect of high temperature on grain-growth in field-grown maize. Field Crops Res. 23: 145-158.

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

Otegui, M.E., Mercau, J.L., Menéndez, F.J. 2002. Estrategias de manejo para la producción de maíz tardío y de segunda. En: E.H. Satorre (Ed.). Guía Dekalb del cultivo de maíz. ISBN 987-20358-0-6. pp. 171-184.

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

Padilla, J.M. and Otegui, M.E. 2005. Co-ordination between Leaf Initiation and Leaf Appearance in Field-grown Maize (Zea mays): Genotypic Differences in Response of Rates to Temperature. Annals of Botany, Volume 96, Issue 6, Pages 997–1007. https://doi.org/10.1093/aob/mci251

Parent B., Leclere M., Lacube S., Semenov M.A., Welcker C., Martre P., Tardieu F. 2018. Maize yields over Europe may increase in spite of climate change, with an appropriate use of the genetic variability of flowering time. Proc Natl Acad Sci U S A. 115(42):10642-10647. doi: 10.1073/pnas.1720716115.

Raduschev, D. 2007 Graph Pad Prism Demo version 5.0. Graph Pad Software, Inc., San Diego, CA, USA.

Rattalino Edreira, J.I., Mayer, L.I., Otegui, M.E. 2014. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Kernel growth, water relations and assimilate availability for grain filling. Field Crops Res. 166:162-172.

Reid, L.M., Zhu, X., Morrison, M.J., Woldemariam, T., Voloaca, C., Wu, J., Xiang, K. 2010. A non-destructive method for measuring maize kernel moisture in a breeding program. Maydica 55:163-171.

Reddy, V.M. and Daynard, T.B. 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. Maydica 28:339-355.

Ritchie, S.W. and Hanway, J.J. 1982. How a corn plant develops. Iowa State University. Special Report N° 48.

Sadras, V.O. 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. Field Crop Research 100:125-138.

Saini, H.S., Westgate, M.E. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. Advances in Agronomy 68:59-96.

Sala, R.G., Andrade, F.H., Westgate, M.E. 2007b. Maize kernel moisture at physiological maturity as affected by the source-sink relationship during grain filling. Crop Sci. 47:711-714. https://doi.org/10.2135/cropsci2006.06.0381

Sala, R.G., Westgate, M.E., Andrade, F.H. 2007a. Source/sink ratio and the relationship between maximum water content, maximum volume, and final dry weight of maize kernels. Field Crop Research 101:19-25. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.09.004

Sala, R.G., Andrade, F.H., Camadro, E.L. 2006. Quantitative trait loci for grain moisture at harvest and field grain drying rate in maize (Zea mays, L.). Theor Appl Genet 112, 462-471. https://doi.org/10.1007/s00122-005-0146-5

Schmidt, J.L. and Hallauer, A.R. 1966. Estimating harvest date of corn in the field. Crop. Sci. 6:227-231.

Singh, M., Ceccarelli, S., Hamblin, J. 1993. Estimation of heritability from varietal trials data. Theoretical and Applied Genetics 86:437-441.

Snelling, R.O. and Hoener, I.R. 1940. Relationships between some measures of maturity in maize. J. Am. Soc. Agron. 32:451-454.

Sweeney, P.M., St. Martin, S.K., Cuclas, C.P. 1994. Indirect inbred selection to reduce grain moisture in maize hybrids. Crop Sci., 34:391-396.

Tollenaar, M. 1977. Sink-sourse Relationships during Reproductive Development in Maize. A Review. Maydica 22:49-75.

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

Troyer, A.F. 1990. Selection for early flowering in corn: three adapted synthetics. Crop Sci. 30:896-900.

Troyer, A.F. and Ambrose, W.B. 1971. Plant characteristics affecting field drying rate of ear corn. Crop Sci. 11:529-531.

Yang, J., Carena, M.J. and Uphaus, J. 2010. Area under the dry down curve (AUDDC): A method to evaluate rate of dry down in maize. Crop Sci. 50:2347-2354.

10. Anexo

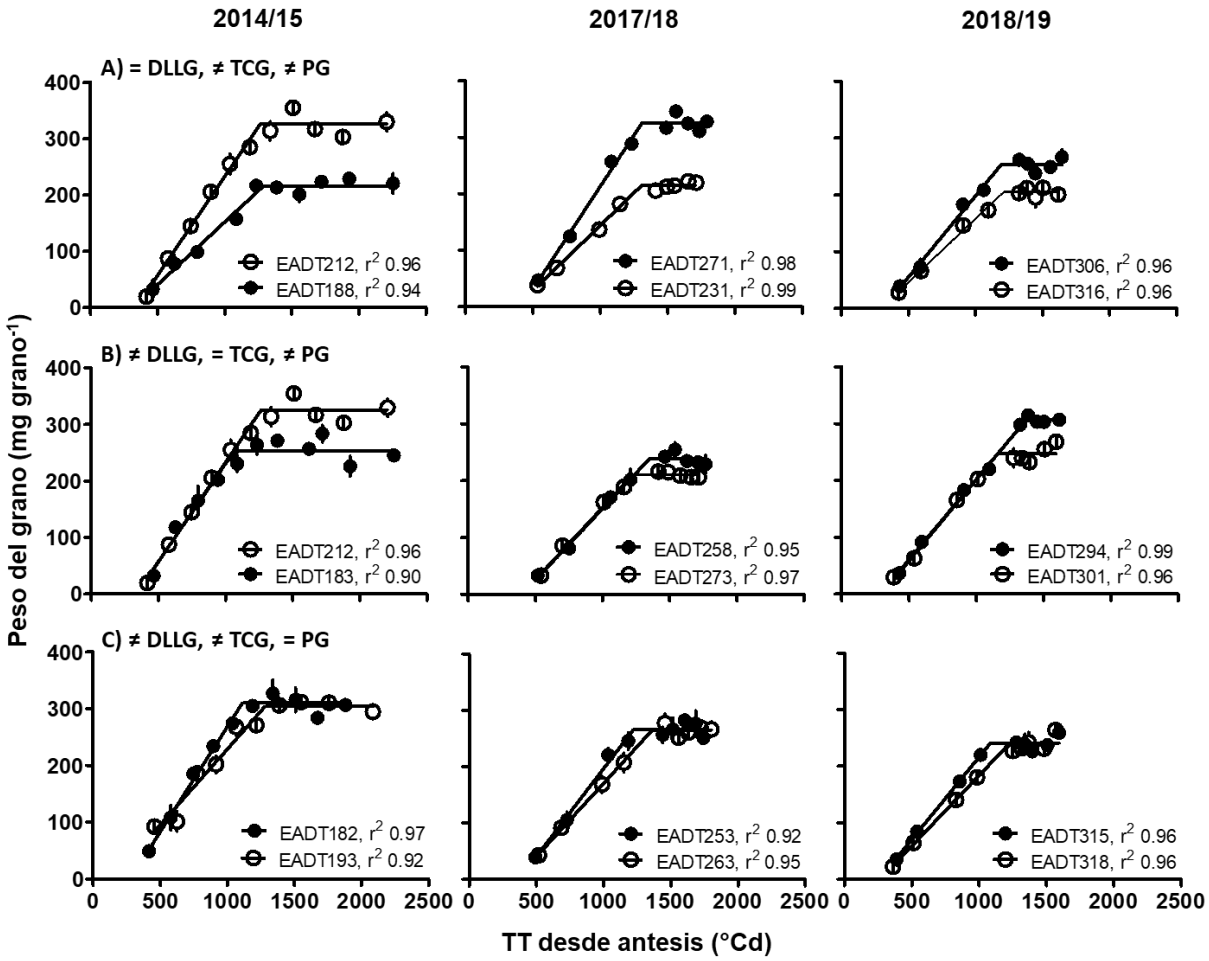

Fig. 1: Ejemplos de diferentes estrategias del llenado de granos en líneas *élite* de Syngenta Argentina mostrando PG final alcanzado a través de estos diferentes mecanismos. (A) Ejemplos de diferentes PG logrados a través de distintas tasas de crecimiento del grano (TCG); (B) Ejemplos de diferentes PG logrados a través de distintas duraciones del llenado de granos (DLLG); (C) Ejemplos de iguales PG logrados a través de diferentes relaciones de TCG y DLLG. Las barras representan el error estándar de la media de la muestra.

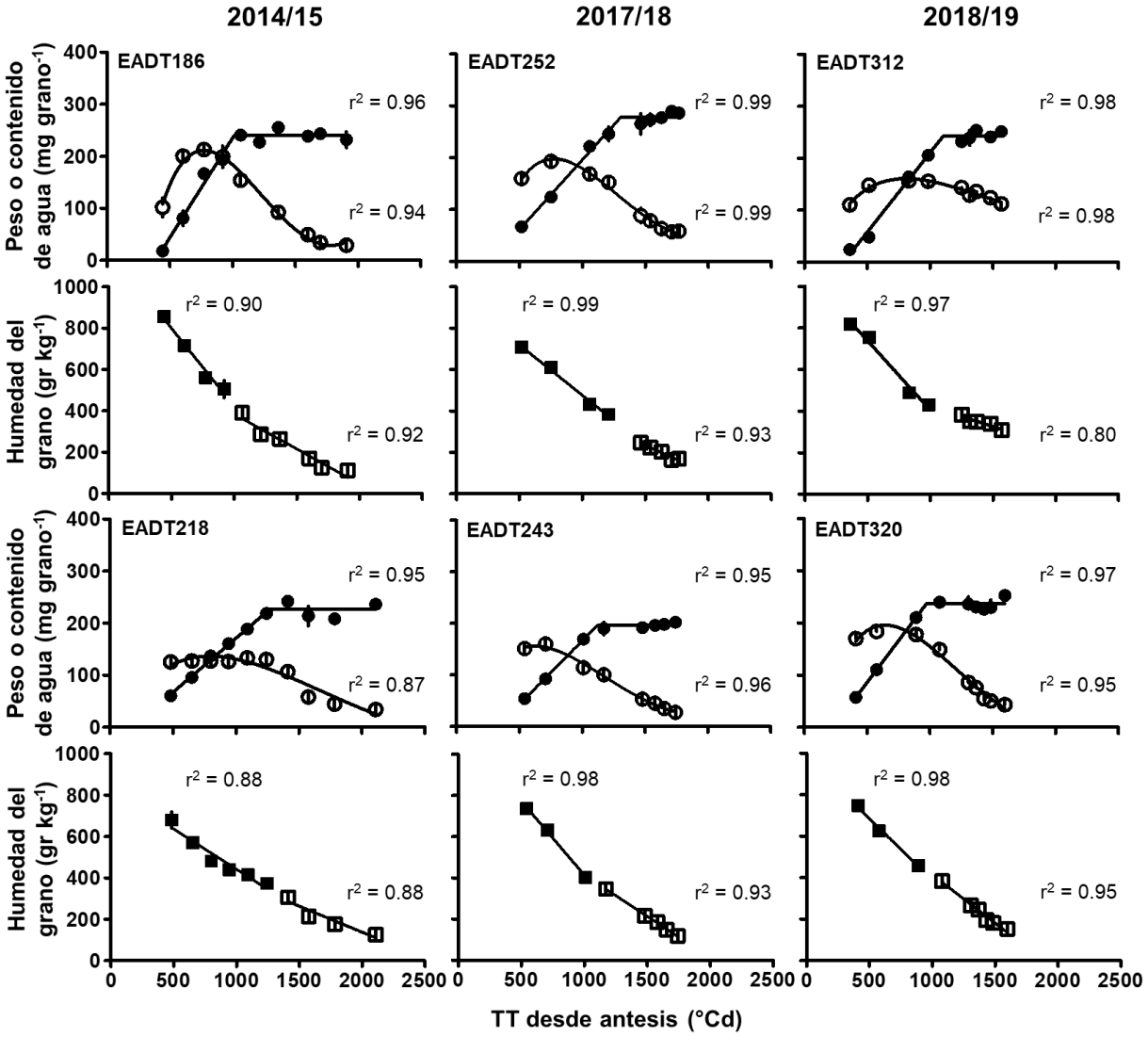

Fig. 2: Diferentes dinámicas de acumulación y pérdida de agua del grano para 2 genotipos en 2014/15 (campaña muy húmeda), 2 en 2017/18 (campaña muy seca) y 2 en 2018/19 (campaña húmeda). Se presentan para cada uno: a) el patrón de acumulación de materia seca (círculos llenos) y el contenido de agua del grano (círculos vacíos) (gráfica superior), y b) la humedad del grano (cuadrados llenos antes de R_6 y cuadrados vacíos luego de R_6 (gráfica inferior). Se observan, además, diferencias en otros caracteres fisiológicos de interés: CH_{R6}, MCAG, TT_{MCAG}, TDG_1 y TDG_2. Las barras representan el error estándar de la media de la muestra.