



**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO**

**CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA Y GENÉTICA DE LÍNEAS DE MAÍZ
TEMPLADO (*Zea mays* L.) PARA EL COMPORTAMIENTO FRENTE AL TIZÓN
COMÚN (*Exserohilum turcicum*)**

ING. AGR. IGNACIO TORRENT

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE MAGISTER EN GENÉTICA VEGETAL

DIRECTOR: ING. AGR. MSc. ROBERTO DANIEL LOREA

CO- DIRECTOR: DR. JULIÁN ROIG

CO- DIRECTORA: DRA. MIRIAN DEL PILAR GONZÁLEZ

2018

CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA Y GENÉTICA DE LÍNEAS DE MAÍZ TEMPLADO
(*Zea mays* L.) PARA EL COMPORTAMIENTO FRENTE AL TIZÓN COMÚN (*Exserohilum
turcicum*)

Ignacio Torrent

Ingeniero Agrónomo – Universidad Nacional de Rosario

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Magister en Genética Vegetal, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en ésta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en la República Argentina, durante el período comprendido entre diciembre de 2014 y abril de 2016, bajo la dirección de Ing. Agr. MSc. Roberto Daniel Lorea.

Ing. Agr. Ignacio Torrent

Ing. Agr. MSc. Roberto Daniel Lorea

Dr. Julián Roig

Dra. Mirian del Pilar González

Defendida: 17 de Abril de 2018.

AGRADECIMIENTOS

A mi director y codirectores por los aportes realizados al presente trabajo y por acompañarme y guiarme durante este proceso de desarrollo profesional y personal.

A los integrantes de los equipos de mejoramiento vegetal de la Estación Experimental Monsanto Fontezuela y de la Estación Experimental Agropecuaria INTA Pergamino que han brindado su aporte a este trabajo.

A INTA y Monsanto Argentina por proveer el marco para la realización de este proyecto.

A mi familia por el apoyo incondicional.

PRESENTACIONES A CONGRESOS

Torrent I, Lorea R, Roig J y Gonzalez M. 2017. Caracterización fenotípica de líneas de maíz templado frente al tizón común. Cuarto Congreso Argentino de Fitopatología. Mendoza, Argentina.

Torrent I, Roig J. 2016. Genome-wide association mapping of resistance to Northern Leaf Blight in a set of corn public lines. Technology Community of Monsanto. St. Louis, Missouri, Estados Unidos.

ÍNDICE

1.	INTRODUCCIÓN	<i>Pág. 10</i>
1.1	El uso de marcadores moleculares en maíz	<i>Pág. 10</i>
1.2	Mapeo por asociación y desequilibrio de ligamiento	<i>Pág. 11</i>
1.3	Efecto de la estructura genética poblacional y las relaciones de parentesco en el mapeo por asociación	<i>Pág. 12</i>
1.4	El tizón común en maíz	<i>Pág. 13</i>
1.5	Resistencia genética para el control del tizón común	<i>Pág. 14</i>
1.6	Germoplasma público con adaptación local	<i>Pág. 16</i>
1.7	Hipótesis	<i>Pág. 17</i>
2.	OBJETIVO	<i>Pág. 18</i>
3.	MATERIALES Y MÉTODOS	<i>Pág. 19</i>
3.1	Panel de estudio	<i>Pág. 19</i>
3.2	Genotipado con SNPs	<i>Pág. 19</i>
3.3	Procesamiento de la información genotípica	<i>Pág. 19</i>
3.4	Caracterización molecular del panel de estudio	<i>Pág. 20</i>
3.4.1	Estructura genética poblacional y diversidad genética	<i>Pág. 20</i>
3.4.1.1.	Análisis en STRUCTURE	<i>Pág. 20</i>
3.4.1.2.	Análisis de componentes principales	<i>Pág. 21</i>
3.4.1.3.	Distancia genética y análisis de conglomerados	<i>Pág. 21</i>
3.4.2.	Parentesco relativo	<i>Pág. 22</i>
3.4.3.	Desequilibrio de ligamiento	<i>Pág. 22</i>
3.5.	Caracterización fenotípica para el comportamiento frente al tizón común	<i>Pág. 22</i>
3.5.1.	Ensayos a campo	<i>Pág. 22</i>
3.5.2.	Producción del inóculo e inoculación	<i>Pág. 24</i>
3.5.3.	Evaluación del comportamiento frente al tizón común	<i>Pág. 26</i>
3.5.4.	Análisis estadístico de la información fenotípica	<i>Pág. 28</i>
3.5.4.1.	Correlación entre localidades	<i>Pág. 28</i>
3.5.4.2.	Análisis de variancia e interacción genotipo por ambiente	<i>Pág. 28</i>
3.5.4.3.	Heredabilidad para la respuesta frente al tizón común	<i>Pág. 28</i>
3.5.4.4.	Cálculo de medias ajustadas por genotipo	<i>Pág. 29</i>
3.6.	Estudio de mapeo por asociación para la resistencia frente al tizón común	<i>Pág. 29</i>
3.6.1.	Elección del modelo y análisis de mapeo por asociación	<i>Pág. 29</i>
3.6.2.	Identificación de QTL	<i>Pág. 31</i>

4.	RESULTADOS	<i>Pág. 32</i>
4.1	Caracterización molecular del panel de estudio	<i>Pág. 32</i>
4.1.1	Estructura genética del panel	<i>Pág. 32</i>
4.1.2	Análisis de componentes principales	<i>Pág. 35</i>
4.1.3	Distancia genética y análisis de conglomerados	<i>Pág. 37</i>
4.1.4	Parentesco relativo	<i>Pág. 39</i>
4.1.5	Desequilibrio de ligamiento	<i>Pág. 40</i>
4.2	Estudio del comportamiento frente al tizón común	<i>Pág. 41</i>
4.2.1	Condiciones ambientales en los ambientes de evaluación	<i>Pág. 41</i>
4.2.2	Variabilidad fenotípica para la respuesta frente al tizón común	<i>Pág. 44</i>
4.2.3	Medias ajustadas para respuesta frente al tizón común	<i>Pág. 46</i>
4.3	Estudio de mapeo por asociación para la resistencia al tizón común	<i>Pág. 48</i>
4.3.1	Elección del modelo estadístico	<i>Pág. 48</i>
4.3.2	Detección de QTL	<i>Pág. 49</i>
5.	DISCUSIÓN	<i>Pág. 60</i>
5.1	Estructura genética del panel estudiado	<i>Pág. 60</i>
5.2	Diversidad genética y relaciones de parentesco en el panel estudiado	<i>Pág. 63</i>
5.3	Extensión del desequilibrio de ligamiento y potencial para el mapeo por asociación	<i>Pág. 64</i>
5.4	Variabilidad en el comportamiento frente al tizón común en el panel estudiado	<i>Pág. 65</i>
5.5	Parámetros relevantes al mapeo por asociación y elección del modelo	<i>Pág. 67</i>
5.6	QTL para la resistencia al tizón común identificados mediante el mapeo por asociación	<i>Pág. 68</i>
5.7	Relevancia de las asociaciones identificadas para el mejoramiento genético de la resistencia al tizón común	<i>Pág. 72</i>
6.	CONCLUSIONES	<i>Pág. 73</i>
7.	BIBLIOGRAFÍA	<i>Pág. 74</i>
8.	ANEXOS	<i>Pág. 80</i>
8.1	Anexo I: Tablas	<i>Pág. 80</i>
8.2	Anexo II: Figuras	<i>Pág. 88</i>

RESUMEN

El tizón común (TC) es una enfermedad foliar del cultivo de maíz causada por el patógeno fúngico hemibiótrofo *Exserohilum turcicum*, que puede provocar pérdidas de rendimiento de más del 50%, disminución en la calidad del grano y una mayor predisposición a pudriciones de tallo. Disponer de información sobre fuentes genéticas de resistencia al TC en materiales públicos adaptados a la región productiva de nuestro país sería de gran valor para el mejoramiento de la resistencia a la enfermedad. El objetivo de este proyecto fue caracterizar la variabilidad fenotípica y genética para el comportamiento frente al TC de un panel diverso de 216 líneas endocriadas desarrolladas por el Programa de Mejoramiento de Maíz Templado de la EEA INTA Pergamino. Las líneas fueron genotipadas con 56.110 SNPs y su respuesta frente al TC (RTC) fue evaluada con una escala de 1 (muy resistente) a 9 (muy susceptible) en ensayos a campo, bajo inoculación artificial con el patógeno, en cuatro ambientes durante los ciclos agrícolas 2014/15 y 2015/16. La aplicación de diversas técnicas multivariadas en base a la información genotípica permitió identificar dos niveles de estructura poblacional en el panel estudiado: un nivel de estructura primaria de tres subgrupos, del que deriva un segundo nivel con nueve subgrupos. La caída del desequilibrio de ligamiento fue de 1.397.492 pb, sugiriendo buena potencia para estudios de mapeo por asociación (MA) utilizando esta información genotípica. El rango de variación en los valores de RTC observados indican que la presión del patógeno en todas ellas fue discriminante y que la variabilidad fenotípica para el carácter en el panel de líneas estudiado fue alta. Los coeficientes de correlación de Pearson para la RTC entre pares de ambientes presentaron valores altos ($>0,8$) y fueron estadísticamente significativos en todos los casos ($p<0,001$), señalando consistencia en la RTC de las líneas evaluadas a través de los ambientes. La heredabilidad en sentido amplio para la RTC a través de los ambientes calculada a partir de las variancias resultantes de la implementación de un modelo lineal mixto fue de 0,96. Las variancias resultantes del modelo fueron 75,5%, 0,5%, 3,9% y 19,9% del total de la variación observada, para los efectos de genotipos, ambiente, interacción genotipo por ambiente y error experimental, respectivamente. El efecto de la interacción genotipo por ambiente fue estadísticamente significativo ($p<0,001$). La media ajustada para la RTC (RTCaj) a través de ambientes, calculada a partir de los BLUPs resultantes del modelo, presentó una distribución continua y osciló entre 1,25 y 7,34, demostrando una extensa variabilidad genética para el carácter en el panel de líneas estudiado. Treinta y dos líneas mostraron un excelente comportamiento frente a la enfermedad, con RTCaj por debajo de 3. Las

diferencias en la RTCaj a través de ambientes entre los subgrupos establecidos mediante el análisis de estructura poblacional fueron estadísticamente significativas ($p < 0,001$). Mediante análisis de MA se identificaron 91 SNPs a lo largo de los 10 cromosomas que presentaron asociaciones significativas ($p < 0,001$) con la RTCaj a través de ambientes, para un ambiente individual o simultáneamente con dos o más de estas variables. Estos 91 SNPs fueron agrupados en 59 QTL, de los cuales 16 fueron identificados como estables por ser detectados para la RTCaj a través de ambientes y para dos o más ambientes. Los valores de efecto de sustitución alélica absoluto para estos 16 QTL fueron de 0,85 a 2,01. Doce de estos 16 QTL se ubican en posiciones que se superponen con regiones cromosómicas reportadas para QTL y genes mayores identificados en estudios previos de mapeo por ligamiento o MA para la RTC, mientras que las regiones cromosómicas asociadas a los QTL que hemos denominado *qTC 7.02.1*, *qTC 8.03.3*, *qTC 8.03.5* y *qTC 10.04.1* estarían siendo reportadas por primera vez en el presente trabajo. Un estudio más exhaustivo será necesario para determinar los genes candidatos asociados a estos QTL. Al analizar los estados alélicos para los 16 QTL mencionados anteriormente, hemos observado que las líneas evaluadas fueron un mosaico de *loci* de susceptibilidad y resistencia. La implementación de técnicas como la selección asistida por marcadores o la retrocruza asistida por marcadores para la selección indirecta de estos QTL en poblaciones segregantes o durante introgresión a materiales *elite* en retrocruzas presenta un gran potencial en la mejora de la resistencia al TC en el germoplasma de la República Argentina, ya sea perteneciente al sector público o privado.

ABSTRACT

Phenotypic and genetic characterization of temperate inbred lines (*Zea mays* L.) for the reaction to northern leaf blight (*Exserohilum turcicum*)

Northern leaf blight (NLB), caused by *Exserohilum turcicum*, is an important foliar disease of maize worldwide. The objective of this study was to characterize the genetic and phenotypic variation to the reaction to NLB in a panel of 216 lines developed by INTA Temperate Corn Breeding Program in Pergamino Station. The evaluation of these lines in four environments under artificial inoculation showed a large genetic variation for the reaction to the disease, high ($>0,8$) and significant ($p<0,001$) correlation across environments, and high broad-sense heritability (0,96). A genome-wide association study, using 36.665 single-nucleotide polymorphisms (SNPs), identified 91 SNPs significantly associated to NLB resistance ($p<0,001$), which were grouped in 59 QTL. Sixteen QTL showed high stability across environments, and among them, *qTC 7.02.1*, *qTC 8.03.3*, *qTC 8.03.5* y *qTC 10.04.1* fall into regions not reported by previous studies to our knowledge. Further studies should be conducted to identify the candidate genes underlying NLB resistance that are associated to these QTL. The implementation of marker-assisted selection (MAS) or marker-assisted backcross (MABC) using the QTL identified in this study present a great potential for breeding for NLB resistance.

ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS

ACP: análisis de componentes principales.

BLUP: mejor predicción lineal insesgada.

CP: componente principal.

DL: desequilibrio de ligamiento.

D_R: distancia genética de Roger.

ESA: efecto de sustitución alélica.

k: número de subpoblaciones en análisis de estructura genética poblacional (STRUCTURE).

K: parentesco relativo.

LnP(D): logaritmo natural de probabilidad de los datos en análisis de estructura genética poblacional (STRUCTURE).

MA: mapeo por asociación.

MAS: selección asistida por marcadores.

ML: mapeo por ligamiento.

Q: estructura poblacional o proporción de pertenencia de los geotipo a cada subpoblación (STRUCTURE).

QTL: *loci* de caracteres cuantitativos.

RTC: respuesta frente al tizón común.

RTCaj: respuesta frente al tizón común ajustada.

SG: selección genómica.

SNP: marcador molecular de polimorfismo de nucleótido único.

SSR: marcador molecular tipo microsatélite.

TC: tizón común.

1. INTRODUCCIÓN

El maíz (*Zea mays ssp. mays* L.) es una de las especies cultivadas de mayor importancia en el mundo, y constituye una de las principales fuentes de alimento para el ser humano, para la alimentación animal y como materia prima en la síntesis de un amplio rango de productos industriales (FAO, 2017). Asimismo, es una especie modelo de importancia para la comunidad científica en el estudio de diversos fenómenos como la evolución, la domesticación, la heterosis y muchos otros procesos biológicos de relevancia. El genoma del maíz se caracteriza por presentar gran complejidad y alta diversidad genética comparado al de otras especies cultivadas, a lo que se asocia también una amplia diversidad fenotípica (Rafalski y Ananiev, 2009).

1.1 El uso de marcadores moleculares en maíz

La caracterización molecular de la estructura genética poblacional, la diversidad genética y el grado de parentesco en un grupo de germoplasma determinado presenta gran utilidad para diversos objetivos en el mejoramiento vegetal: (i) determinación de grupos y patrones heteróticos para el desarrollo de híbridos (Reif *et al.*, 2003; Flint-García *et al.*, 2009; Lu *et al.*, 2009); (ii) selección de parentales para el desarrollo de poblaciones de gran variabilidad genética (Barret *et al.*, 1998); (iii) inferencia de la estructura poblacional y el parentesco relativo para ser utilizados en estudios de mapeo por asociación (Yu *et al.*, 2006); (iv) estimación de la diversidad genética y su evolución a través del tiempo en un programa de mejoramiento (Reif *et al.*, 2005); (v) identificación de colecciones núcleo de máxima diversidad genética a partir de colecciones amplias en bancos de germoplasma (Romay *et al.*, 2013).

Numerosos estudios de caracterización molecular fueron realizados en maíz utilizando diversos tipos de paneles de estudio y plataformas de marcadores moleculares de distinta naturaleza y densidad de genotipado (Lu *et al.*, 2009; Olmos *et al.*, 2014, 2016; Romay *et al.*, 2013; Semagn *et al.*, 2012; Wen *et al.*, 2011, 2012; Wu *et al.*, 2016; Yan *et al.*, 2009). Entre los tipos de marcadores moleculares utilizados en estos estudios se encuentran polimorfismos en la longitud de los fragmentos de restricción (RFLPs), polimorfismos en la longitud de los fragmentos amplificados (AFLPs), microsatélites (SSRs) y polimorfismos de nucleótido único (SNPs). Estos últimos presentan grandes ventajas sobre otros tipos de marcadores que han llevado a la gran expansión de su uso en la actualidad: son la forma de variación genética más abundante en el genoma, de bajo costo por dato, de baja

tasa de error de genotipado y de carácter codominante (Rafalski, 2002). Para maíz, un gran número de SNPs se encuentran disponibles en bases de datos públicas (www.panzea.org). En este cultivo, las plataformas de genotipado en base a chips desarrolladas por *Illumina* ofrecen un amplio rango de densidad de genotipado, desde 96 a 1536 SNPs en la plataforma *BeadXpress*, hasta más de 500k en la plataforma *Infinium* (www.illumina.com). La disponibilidad de este tipo de tecnologías junto con nuevas técnicas de genotipado de alta densidad, como el *genotipado por secuenciamiento (GBS)*, han permitido un conocimiento más profundo del genoma del maíz y su diversidad, y expandido la utilización en el mejoramiento vegetal de nuevas estrategias, como la selección genómica (SG) y el mapeo por asociación (MA).

1.2 Mapeo por asociación y desequilibrio de ligamiento

El MA, también llamado estudio de asociación del genoma completo (en inglés, *Genome-wide association study* o *GWAS*), es una poderosa herramienta que permite identificar asociaciones entre caracteres y marcadores moleculares explotando el desequilibrio por ligamiento (DL), que se define como la asociación no aleatoria entre alelos de diferentes *loci* (Rafalski y Ananiev, 2009). El DL, generalmente expresado como el coeficiente de determinación (r^2) entre los estados alélicos de dos *loci* polimórficos, se ve afectado por diversos factores, como la recombinación, la deriva génica, la selección, la migración y el sistema de reproducción de la especie (Flint-García *et al.*, 2003). La caída del DL con el aumento de la distancia entre *loci* es un factor muy importante en estudios de MA, dado que, por un lado, afecta la precisión y la resolución del mapeo, y por otro, determina la densidad de marcadores moleculares necesaria. De esta manera, si la caída del DL es rápida, se logrará una alta resolución en las asociaciones identificadas, pero a la vez, se requerirá una alta densidad de genotipado para lograr captar marcadores moleculares lo suficientemente cercanos a sitios funcionales de la característica estudiada (Yu y Buckler, 2006; Flint-García *et al.*, 2003). En maíz, si bien es esperable que la caída del DL sea rápida, esta depende en gran medida de la población analizada. Diversos autores indican que la caída del DL se da en menos de 1.000 pb para variedades de polinización abierta (Tenaillon, 2001), en alrededor de 2.000 pb para paneles diversos de líneas puras (Remington *et al.*, 2001), pudiendo ser mayor a 1 Mb para grupos pequeños de líneas *elite* comerciales (Ching *et al.*, 2002).

1.3 Efecto de la estructura genética poblacional y las relaciones de parentesco en el mapeo por asociación

Por efecto de la domesticación y el mejoramiento genético, las poblaciones utilizadas en el MA generalmente presentan patrones complejos de relacionamiento genético entre los individuos que las componen que pueden provocar asociaciones espurias, es decir, la asociación estadística entre un marcador molecular y un fenotipo cuando ese marcador no se encuentre físicamente ligado a un *loci* responsable en su expresión (Yu y Buckler, 2006). Esta compleja composición genética puede presentarse debido tanto a la presencia de estructura genética poblacional, es decir, de subpoblaciones dentro de la población principal (Pritchard, 2000a), como a relaciones de parentesco entre los genotipos que la integran (Yu *et al.*, 2006).

La estructura genética poblacional de un conjunto de individuos puede ser analizada a partir de diferentes técnicas multivariadas (Mohammadi y Prasanna, 2003). Pritchard *et al.* (2000b) desarrollaron un modelo de agrupamiento basado en un enfoque Bayesiano, implementado en el software STRUCTURE, que permite inferir la estructura poblacional en base a datos de marcadores moleculares *multiloci* estimando la proporción del genoma de cada individuo aportada por una subpoblación específica, denominada Q. Este método asume un modelo en el cual hay k subpoblaciones, cada una caracterizada por una frecuencia alélica determinada en cada *locus*, y cada individuo es asignado probabilísticamente a una población o varias de ellas de manera que se maximice el alcance del equilibrio Hardy-Weinberg y el equilibrio de ligamiento para todos los *loci*. Complementariamente, Evanno *et al.* (2005) desarrollaron una estadística *ad hoc* calculada a partir de los resultados de STRUCTURE, a la que denominaron ΔK , que permite identificar el número de subpoblaciones que mejor se ajuste a la población analizada, para el cual ΔK encuentra su valor máximo. Otro método de la inferencia de la estructura poblacional es el análisis de componentes principales (ACP), que permite dividir la variancia total de múltiples *loci* de marcadores moleculares en un número limitado de nuevas variables no correlacionadas, denominadas componentes principales (CP), que pueden utilizarse para construir diagramas de dispersión bi o tri-dimensionales, de manera que las distancias geométricas entre individuos permitan identificar diferencias genéticas entre ellos y posibles grupos o subpoblaciones (Mohammadi y Prasanna, 2003). Por último, otra técnica para evaluar la estructura poblacional es la aplicación de métodos jerárquicos de agrupamiento basados en distancias genéticas, entre los cuales el método

UPGMA o de encadenamiento promedio es el más utilizado (Mohammadi *et al.*, 2003). Estos métodos permiten la construcción de dendogramas que resultan útiles para identificar agrupamientos entre individuos y estudiar la diversidad genética de un panel de germoplasma determinado.

Por otra parte, las relaciones familiares entre individuos pueden estimarse a partir de datos de marcadores moleculares mediante el cálculo de los coeficientes de parentesco relativo (K) entre ellos. El coeficiente K entre dos individuos indica la probabilidad de que un alelo seleccionado al azar en el primer individuo sea idéntico por descendencia a otro alelo seleccionado al azar en el segundo individuo para un mismo *locus* (Yu *et al.*, 2006). Este coeficiente permite superar las limitaciones que presenta el cálculo de los coeficientes de coancestría en base a las relaciones conocidas entre líneas, el cual puede resultar imposible dada la baja disponibilidad de registros de genealogía o impreciso debido a los sesgos producidos por procesos como la endocría, la selección o la deriva (Ritland, 1996).

Las dificultades en el MA relacionadas a la presencia de estructura poblacional y relaciones de parentesco pueden ser superadas con la inclusión de estos factores en los modelos utilizados. El enfoque propuesto por Yu *et al.* (2006) utiliza un modelo mixto con la inclusión de Q y K, el cual permite mejorar tanto la potencia como el ajuste del modelo. El mismo tiene en cuenta diferentes niveles de relacionamiento entre individuos, ya que las consecuencias genéticas de la adaptación local y la selección disruptiva son ajustadas por Q, mientras que las relaciones familiares entre individuos dentro y entre subpoblaciones son ajustadas por K de manera complementaria.

1.4 El tizón común en maíz

El tizón común (TC) es una enfermedad foliar del cultivo de maíz causada por el patógeno fúngico hemibiótrofo *Exserohilum turcicum* (Pass.) Leonard y Suggs (anteriormente denominado *Helminthosporium turcicum*), forma teleomórfica de *Setosphaeria turcica*. Los síntomas típicos del TC son manchas foliares oblongas verde grisáceas de 3 a 25 cm, las cuales al madurar se tornan de color bronceado con presencia de zonas oscuras de esporulación activa, y confluyen formando manchas extendidas (Formento, 2010; White, 1999). Los síntomas aparecen primero sobre las hojas inferiores y en ataques severos la enfermedad progresa hacia las superiores, disminuyendo el área foliar de la planta y pudiendo provocar su muerte (Pant *et al.*, 2001). La infección con *E. turcicum* puede darse

desde el estado de plántula hasta la completa madurez, aunque el mayor progreso de la enfermedad se observa habitualmente desde panojamiento (V_T) hasta 6 a 8 semanas luego de la emergencia de estigmas (R_1). Infecciones en materiales susceptibles previo a R_1 pueden provocar pérdidas de rendimiento de más del 50% (Formento, 2010; Raymundo y Hooker, 1981), disminución en la calidad del grano y una mayor predisposición a pudriciones de tallo (Fajemisin y Hooker, 1974).

Las condiciones más favorables para el desarrollo del TC se encuentran con temperaturas moderadas (20-25°C), alta humedad relativa (90-100%), largos períodos de mojado foliar y baja luminosidad (Bentolila *et al.*, 1991), pudiéndose presentar epidemias severas de la enfermedad en diversas regiones productivas de maíz en las cuales se presenten estas condiciones ambientales (Hooda *et al.*, 2017). Es considerada una enfermedad de relevancia económica en diversas regiones del mundo, como en el noreste de los Estados Unidos, en el África subsahariana, China, India y varios países de Latinoamérica (Hooda *et al.*, 2016). En la República Argentina, se encuentra diseminada por toda la zona maicera, con apariciones epifíticas esporádicas (Formento, 2010). La severidad del TC es mayor en algunas regiones, como el norte de la provincia de Córdoba y centro-norte de Santa Fe, con subzonas donde la enfermedad es endémica y la severidad se mantiene de moderada a alta año tras año. En las últimas campañas, la intensidad del TC en nuestro país creció asociada a la amplia adopción de fechas de siembra tardías en diversas regiones productivas, realizadas en los meses de diciembre y enero, lo que produce que el período de desarrollo del cultivo coincida con condiciones climáticas favorables para el desarrollo del patógeno, como son las temperaturas moderadas y largos períodos de mojado foliar ocasionados por lluvia o rocío (Formento, 2010; De Rossi *et al.*, 2016).

1.5 Resistencia genética para el control del tizón común

La estrategia más efectiva y sustentable para el control de enfermedades fúngicas consiste en el uso de genotipos que presenten resistencia genética durable (McDonald y Linde, 2002). Los genes de resistencia a patógenos pueden ser clasificados en base su especificidad y durabilidad en genes de resistencia cualitativa o cuantitativa. Los primeros generalmente confieren altos niveles de resistencia, son específicos a una o pocas razas y de herencia monogénica. Diversos genes de resistencia cualitativa al TC han sido detectados en maíz, los cuales son denominados “genes *Ht*” en referencia a *Helminthosporium turcicum*: *Ht1* en el bin 2.07 (Bentolila *et al.*, 1991), *HtP* en el bin 2.08 (Ogliari *et al.*, 2007), *Ht2* en el bin 8.05 (Chung *et al.*, 2010; Yin *et al.*, 2003; Zaitlin *et al.*,

1992) y *Htn1* en el bin 8.06 (Simcox *et al.*, 1993). Asimismo, otros genes mayores que confieren resistencia al TC presentes en otras gramíneas fueron introgresados al maíz, entre ellos, *Ht3*, obtenido de *Tripsacum floridanum* (Hooker, 1981), y Lr34, introgresado del trigo pan (*Triticum aestivum*) (Sucher *et al.*, 2017). La expresión de estos genes *Ht* es altamente dependiente de las condiciones ambientales, específicamente temperatura e intensidad lumínica (Thakur *et al.*, 1989), y del fondo genético en el cual son incorporados (Welz, 1998). El riesgo de la utilización de solo uno de estos genes de resistencia mayor en híbridos comerciales es que normalmente resulta en la ruptura de la resistencia a la enfermedad a través de nuevas razas virulentas producto de la adaptación del patógeno.

En contraposición, la resistencia cuantitativa se caracteriza por ser de herencia oligo o poligénica, estar controlada por genes aditivos o parcialmente dominantes y ser más durable (Parlevliet, 2002). Se considera que la ruptura de este tipo de resistencia es menos probable dado los bajos efectos de cada uno de los *loci* que la componen, asociado a una menor presión de selección sobre el patógeno y a su menor especificidad a la raza de este último (Poland *et al.*, 2011). Son estas características por las cuales este tipo de resistencia es considerada de gran importancia en el mejoramiento vegetal, aunque la detección de los genes que la confieren es de gran complejidad debido a sus pequeños efectos.

Numerosos estudios han sido llevados a cabo en germoplasma de diversos orígenes con el objetivo de identificar QTL (*loci* de caracteres cuantitativos) de resistencia al TC. La mayoría de ellos fueron realizados a través del mapeo por ligamiento (ML) en poblaciones biparentales de materiales segrentes F₂, líneas endocriadas recombinantes (*RILs* o *Recombinant Inbred Lines*) o líneas casi isogénicas (*NILs* o *Near Isogenic Lines*) (Wisser, 2006; Chen *et al.*, 2016). Estudios recientes han utilizado el MA sobre poblaciones estructuradas de *RILs* denominadas “poblaciones anidadas de mapeo asociativo” (*NAM* o *Nested Association Mapping*), generadas a partir de la cruce de líneas endocriadas diversas (Poland *et al.*, 2011) o sobre poblaciones no estructuradas de líneas (Van Inghelandt *et al.*, 2012). Si bien tanto el ML como el MA se basan en el DL, el primero presenta las desventajas de que la posibilidad de explorar diferentes variantes alélicas queda acotada a la diversidad presente entre las dos líneas que dieron lugar a la población de estudio, y que los intervalos de confianza de los QTL detectados son muy amplios. Esta baja resolución se encuentra asociada a la baja cantidad de eventos de recombinación en las poblaciones biparentales utilizadas en este tipo de estudios. Por el

contrario, el MA permite una mayor resolución de mapeo debido a la constitución de las poblaciones de estudio, compuestas por individuos que acumulan un mayor número de generaciones de recombinación histórica (Flint-García *et al.*, 2003). Al mismo tiempo, otra de las ventajas del MA consiste en la posibilidad de explorar la diversidad alélica presente en un panel de amplia diversidad genética.

A nuestro conocimiento, ningún estudio ha sido conducido a la fecha en germoplasma adaptado a la región productiva de la República Argentina para la detección de QTL de resistencia al TC en ambientes de esta región, ya sea por ML o MA. Disponer de información sobre fuentes genéticas de resistencia al TC en materiales públicos adaptados sería de gran valor para el mejoramiento de la resistencia a esta enfermedad mediante la selección asistida por marcadores (en inglés, *Marker-assisted Selection*, o MAS) o la SG.

1.6 Germoplasma público con adaptación local

Como resultado del esfuerzo continuo durante más de 60 años, el Programa de Mejoramiento de Maíz Templado de la Estación Experimental Agropecuaria (EEA) INTA Pergamino ha desarrollado, seleccionado y liberado un gran número de líneas endocriadas de maíz con adaptación a la región productiva templada de la República Argentina. Las mismas fueron seleccionadas en compuestos de base amplia, poblaciones sintéticas y poblaciones derivadas de cruzamientos planificados, que representan germoplasma de diversos orígenes, como variedades de polinización abierta nativas de nuestro país representantes del germoplasma *Flint Argentino* (FA) y en menor medida proveniente de otras regiones del mundo. El germoplasma FA se caracteriza por la dureza de su endosperma, que lo hace apto para la industria de molienda seca, y su tolerancia a factores bióticos y abióticos. Presenta buena aptitud combinatoria con materiales dentados norteamericanos, tanto del grupo heterótico *Reid Yellow Dent* (RYD) como del *Lancaster Sure Crop* (LSC), patrón heterótico que ha sido definido por Eyhérabide *et al.* (2006) como *Flint Argentino vs US Dent*. En trabajos previos del equipo de Mejoramiento de Maíz Templado de la EEA INTA Pergamino, Olmos *et al.* (2014, 2016) caracterizaron molecularmente un panel de 111 líneas pertenecientes a estos programas con 74 SSRs e identificaron una estructura genética poblacional de cuatro subpoblaciones, en la que las líneas representantes del germoplasma FA se separaron en dos subgrupos, denominados P465 y Compuesto Argentino Caribe. Un tercer grupo, denominado LP299-2, agrupó a las de líneas de textura semi-dentada, y un cuarto grupo, denominado BSSS (*Iowa Stiff Stalk*

Synthetics), reunió a las líneas desarrolladas desde poblaciones sintéticas de origen BS13-BSSS.

En 1992 INTA y una gran parte de las empresas productoras de semillas de maíz de Argentina formalizaron el Convenio de Vinculación Tecnológica INTA SEMILLEROS (CVT). El principal objetivo del CVT es la producción de líneas endocriadas para ser utilizadas por estas empresas con diversos objetivos, como la incorporación de características agronómicas específicas, como fuente de variabilidad en la generación de nuevas poblaciones de mejora o para su utilización directa en forma comercial (Eyhérbide, 2004). Dentro de este marco, la identificación de líneas endocriadas desarrolladas por INTA con resistencia al TC y de las regiones genéticas que la confieren podría tener gran impacto en el mejoramiento de la resistencia a la enfermedad tanto en el sector público como en el privado.

1.7 Hipótesis

Las hipótesis del presente trabajo fueron: (i) existe variabilidad genética para el comportamiento frente al TC en un panel diverso de líneas endocriadas de maíz, (ii) existen regiones genéticas ligadas a este carácter, identificables mediante un estudio de mapeo de asociación.

2. OBJETIVO

El objetivo de este proyecto fue caracterizar la variabilidad fenotípica y genética para el comportamiento frente al TC en un panel diverso de líneas endocriadas desarrolladas por el Programa de Mejoramiento de Maíz Templado de la EEA INTA Pergamino. Los objetivos específicos fueron: (i) evaluar la estructura y la diversidad genética de esta población de líneas; (ii) examinar las relaciones de parentesco entre los individuos que la componen; (iii) determinar el alcance del desequilibrio de ligamiento en el panel estudiado; (iv) caracterizar la variación fenotípica existente para el carácter comportamiento frente al TC en este grupo de líneas; (v) identificar regiones genéticas asociadas a la resistencia al TC por medio de un estudio de mapeo por asociación.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Panel de estudio

El material vegetal de este trabajo consistió en 216 líneas públicas de maíz representantes de diversos orígenes genéticos y formas raciales, desarrolladas por el Programa de Mejoramiento de Maíz Templado de la EEA INTA Pergamino durante los últimos 60 años. Estas líneas, que fueron desarrolladas para su adaptación a los ambientes templados de la República Argentina, representan fielmente la diversidad genética presente en el programa de mejoramiento. El listado completo de las líneas que componen el panel, su origen genético, su genealogía y su inclusión en los diferentes análisis realizados en el presente trabajo se encuentran detallados en el Anexo I (Tabla 1).

3.2 Genotipado con SNPs

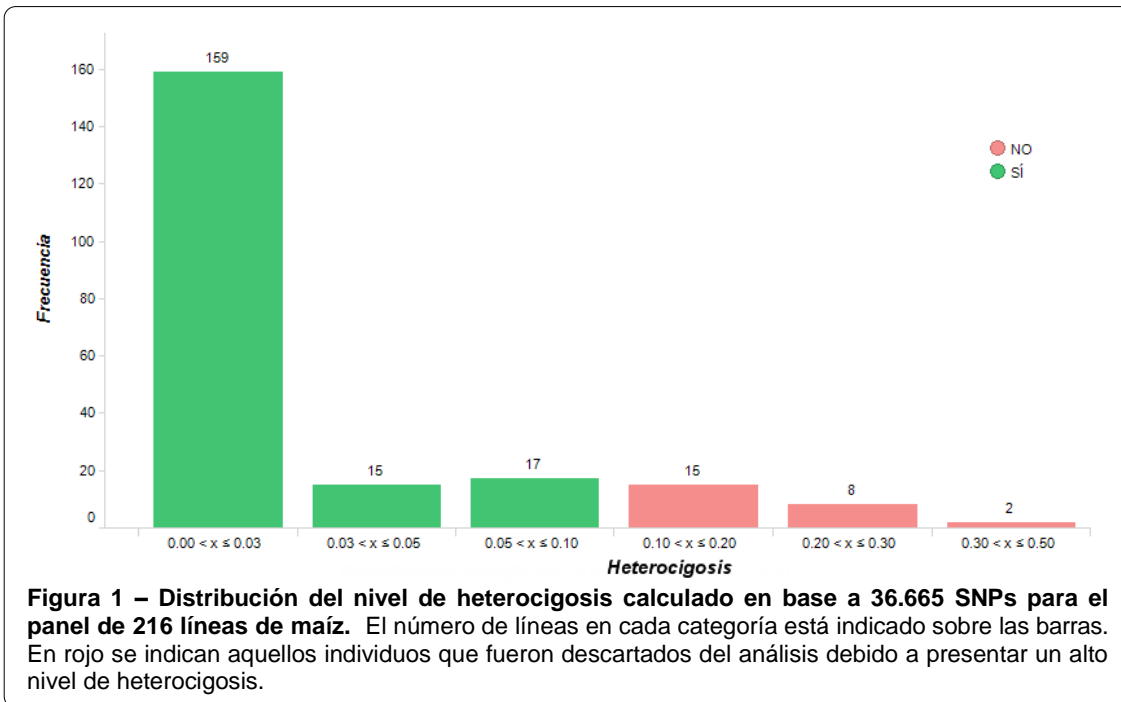
Las líneas del panel estudiado fueron genotipadas en un convenio entre INTA y el semillero *Syngenta Argentina*, en el marco del CVT. En dicho proyecto, se obtuvo una muestra en masa de tejido foliar a partir de un número representativo de plantas para cada línea, de la cual se extrajo ADN según el método propuesto por Saghai-Marooft *et al.* (1984). El genotipado se realizó utilizando la plataforma *MaizeSNP50 BeadChip* (Illumina Inc., San Diego, CA, USA) con 56.110 marcadores moleculares de tipo SNP uniformemente distribuidos a lo largo del genoma de maíz de acuerdo a la secuencia de referencia del genotipo B73 (Ganal *et al.*, 2011).

3.3 Procesamiento de la información genotípica

La limpieza de la matriz de datos a ser utilizada en los análisis de caracterización molecular y MA fue realizada en diferentes pasos. En primer lugar, todos aquellos SNPs con más de 10% de datos faltantes fueron descartados, considerándose también como dato faltante a los datos en estado heterocigota, dada la imposibilidad de su interpretación al analizar líneas endocriadas. Asimismo, se descartaron aquellos SNPs con frecuencia del alelo menor (FAM) por debajo del 5%, excluyendo de esta manera marcadores que no presentaron un nivel de polimorfismo adecuado. Por último, se descartaron aquellos marcadores cuya ubicación en el genoma no fuera de disponibilidad pública. Como resultado, se obtuvo un primer conjunto de 36.665 SNPs (de aquí en adelante llamado *conjunto 37k*) en base al cual se realizó la mayoría de los análisis detallados a continuación. A partir del conjunto 37k se generó otro conjunto de menor tamaño con

9.432 SNPs seleccionados al azar (de aquí en adelante llamado *conjunto 9k*) para ser utilizado en el análisis de la estructura genética poblacional.

En base al conjunto 37k se calculó el porcentaje de heterocigosis para cada una de las líneas evaluadas (Fig. 1). Un total de 25 líneas fueron descartadas de los análisis de caracterización molecular y MA dado que presentaban un nivel de heterocigosis superior a 10% (Fig. 1). Las 191 líneas restantes conformaron el panel en base al cual se realizaron estos análisis (Anexo I: Tabla 1).



3.4 Caracterización molecular del panel de estudio

3.4.1 Estructura genética poblacional y diversidad genética

3.4.1.1 Análisis en STRUCTURE

La estructura genética poblacional para el panel de líneas estudiado fue inferida a partir del conjunto 9k utilizando el método de agrupamiento implementado en el software STRUCTURE v2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000b). Para el análisis se eligió un modelo de ascendencia mixta, el cual asume que cada individuo tiene ascendencia compleja y podría haber heredado fracciones de su genoma de ancestros pertenecientes a diferentes subpoblaciones (k), y frecuencias alélicas correlacionadas, indicando la posibilidad de que las frecuencias alélicas en diferentes k sean similares debido a una ascendencia común (Falush *et al.*, 2003). El análisis se realizó para valores de k de dos a 14, con cinco

repeticiones para cada k elegido. En cada repetición, el período de corrida fue de una duración de 10.000 iteraciones, con 10.000 iteraciones Markov Chain Monte Carlo (MCMC) posteriores. Para cada una de las repeticiones se obtuvo el logaritmo natural de la probabilidad de los datos ($\text{LnP}(D)$).

El número de k más apropiado para el panel estudiado fue determinado a través del método propuesto por Evanno *et al.* (2005), el cual utiliza la estadística *ad hoc* ΔK , basada en la tasa de cambio de $\text{LnP}(D)$ entre valores de k sucesivos y la varianza de $\text{LnP}(D)$ entre repeticiones para un mismo k , calculada como:

$$\Delta K = m[|L(k - 1) - 2L(k) + L(k + 1)|] / s[L(k)]$$

donde $L(k)$ es el $\text{LnP}(D)$ para una repetición con supuesto k subpoblaciones, m es la media de $\text{LnP}(D)$ entre las cinco repeticiones y s es su desvío estándar. La estimación de ΔK fue llevada a cabo con la herramienta Structure Harvester (Falush *et al.*, 2003).

Una vez determinado el número de k apropiado para el panel de líneas estudiado, se realizó nuevamente el análisis para ese valor de k con un período de corrida de 100.000 iteraciones y 100.000 iteraciones MCMC posteriores, a partir del cual se obtuvo la proporción de pertenencia de los individuos a cada subpoblación (valor Q). Las líneas con un valor Q para un subgrupo superior o igual a 0,5 fueron asignados a ese subgrupo, mientras que individuos con probabilidad de pertenencia inferior a 0,5 para todas las subpoblaciones fueron asignados al grupo “mixto”.

3.4.1.2 Análisis de componentes principales

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) a partir el conjunto 37k con el software TASSEL v5 (Bradbury *et al.*, 2007), y las primeras cuatro componentes principales (CP) fueron graficadas mediante diagramas de dispersión con el objetivo de identificar patrones de agrupamiento entre individuos.

3.4.1.3 Distancia genética y análisis de conglomerados

Con el fin de tener mayor entendimiento de la diversidad genética del panel estudiado, se elaboró una matriz de distancias genéticas entre individuos mediante el cálculo de la distancia genética de Roger (D_R , 1972) para cada par de líneas a partir de las frecuencias alélicas de los marcadores del conjunto 37k:

$$D_R = \frac{1}{m} \sum_j^m \sqrt{\frac{1}{2} \sum_i^{a_j} (p_{ij} - q_{ij})^2},$$

donde p_{ij} y q_{ij} son las frecuencias alélicas del i -ésimo alelo del j -ésimo *locus* en los individuos X e Y de cada comparación, respectivamente, a_j es el número de alelos en el j -ésimo *locus* y m es el número de *loci* evaluados. En base a esta matriz, se construyó un dendograma empleando el método jerárquico de agrupamiento denominado UPGMA o de encadenamiento promedio, el cual fue graficado con el software MEGA v6 (Tamura *et al.*, 2013), con el objetivo de identificar patrones de agrupamiento entre las líneas y evaluar el grado de correspondencia con las metodologías descriptas anteriormente.

3.4.2 Parentesco relativo

Se obtuvo una matriz de parentesco relativo (K) comparando todos los pares de individuos utilizando el conjunto 37k, con el software TASSEL v5. K estima la identidad por descendencia ajustando la probabilidad de la identidad por estado entre dos individuos con la probabilidad promedio de la identidad por estado entre individuos al azar. Dado que valores negativos indican una probabilidad de consanguinidad menor a la de dos individuos escogidos al azar, estos fueron convertidos a 0 (Yu *et al.*, 2006).

3.4.3 Desequilibrio de ligamiento

Para estimar la proporción de variabilidad genética alcanzada por el conjunto 37k, se midió el desequilibrio de ligamiento (DL) entre todos los pares de SNPs situados en el mismo grupo de ligamiento a través del coeficiente de determinación (r^2) con el software TASSEL v5. Los valores de r^2 fueron calculados para cada cromosoma y graficados contra la distancia genética (pb).

3.5 Caracterización fenotípica para el comportamiento frente al tizón común

3.5.1 Ensayos a campo

Para evaluar el comportamiento frente al TC de las líneas pertenecientes al panel estudiado, se realizaron ensayos a campo en cinco ambientes en las campañas 2014/15 y 2015/16 (Tabla 1): en la EEA INTA Pergamino, Buenos Aires, durante las campañas 2014/15 y 2015/16 (PE14 y PE15, respectivamente); en la Estación Experimental de Monsanto Argentina en Fontezuela, Buenos Aires, durante la campaña 2015/16 (FO15); en la EEA INTA Marcos Juárez, Córdoba, durante la campaña 2015/16 (MJ15); y en La Cruz, Tucumán, durante la campaña 2014/15 (LC14). Para favorecer la presencia de

condiciones predisponentes para el desarrollo de la enfermedad, se utilizaron fechas de siembra tardías: 23 de enero para PE14, 6 de enero para LC14, 3 de diciembre para FO15, 10 de diciembre para MJ15 y 5 de enero para PE15.

Tabla 1. Ambientes y características de los experimentos a campo diseñados para evaluar el comportamiento frente a tizón común en 216 líneas de maíz desarrolladas por los programas de mejoramiento de INTA.

Localidad	Campaña	Cod. Loc.	Lat.	Long.	Elev. (m)	Parcela	F. S.	Irrig.	Inoc.	# Rep.
Pergamino, Buenos Aires	14/15	PE14	33°57' S	60°34'O	70	2 surcos x 5m	23/1/15	No	Sí	3
La Cruz, Tucumán	14/15	LC14	26°44' S	64°45'O	384	2 surcos x 3m	6/1/15	No	No	3
Fontezuela, Buenos Aires	15/16	FO15	33°53' S	60°26'O	79	2 surcos x 3m	3/12/15	Sí	Sí	3
Marcos Juárez, Córdoba	15/16	MJ15	32°42' S	62°05'O	115	2 surcos x 5m	10/12/15	No	Sí	3
Pergamino, Buenos Aires	15/16	PE15	33°57' S	60°34'O	70	2 surcos x 5m	5/1/16	No	Sí	2

Cod. Loc.: código asignado a cada ambiente; **Lat, Long:** coordenadas de la posición central de cada ensayo; **Elev.:** elevación en metros sobre el nivel del mar; **Parcela:** se indica el número de surcos por parcela y el largo del surco en metros; **F.S.:** fecha de siembra; **Irrig.:** irrigación por aspersión; **Inoc.:** inoculación con granos de sorgo cubiertos de micelio de *S. turcica*; **# Rep:** número de repeticiones en cada experimento.

En todos los ensayos se utilizó un diseño en bloques completos aleatorizados con tres repeticiones, excepto para PE15, donde se utilizó el mismo diseño con dos repeticiones. Para poder determinar si en cada ambiente el nivel de presión de la enfermedad era adecuado para permitir una buena caracterización de los materiales, en cada repetición se incluyeron tres parcelas con un testigo de susceptibilidad al TC conocida, el híbrido DK670VT3P, y otras tres con un testigo resistente, el híbrido DM2771VT3P. En PE14, PE15 y MJ15 cada parcela consistió en dos hileras de 5 m de largo distanciadas a 0,7 m con un pasillo de 0,5 m al final de cada parcela, mientras que en LC14 y FO15 cada parcela fue de dos hileras de 3 m de largo distanciadas a 0,52 m con un pasillo de 0,5 m. La densidad de siembra para todos los ensayos fue de cinco semillas por metro lineal y no se realizó raleo post siembra. En todos los ensayos se realizaron procedimientos estándar de fertilización y control de malezas.

Se utilizó irrigación por aspersión en FO15 durante los 35 días posteriores a la inoculación, con una frecuencia diaria de riego de 10 mm de volumen, debido a la baja humedad relativa y a las escasas precipitaciones durante este período. En el resto de las localidades no se utilizó irrigación dado que las condiciones ambientales fueron adecuadas para el normal desarrollo y crecimiento del cultivo y predisponentes para el desarrollo de la enfermedad.

De las estaciones meteorológicas instaladas en las EEA INTA Pergamino, EEA INTA Marcos Juárez y EE Monsanto Fontezuela se obtuvieron los registros diarios de temperaturas máximas y mínimas, porcentaje de humedad relativa promedio y precipitaciones, lo que permitió caracterizar a los ambientes PE14, FO15, MJ15 y PE15

para las condiciones ambientales que influyen en el desarrollo de la enfermedad estudiada. Cabe mencionar que los datos meteorológicos para FO15 no contemplan los cambios en las condiciones ambientales producto del uso de la irrigación, dada la distancia entre el ensayo y la estación meteorológica de esa localidad.

3.5.2 Producción del inóculo e inoculación

Como primer paso para producir inóculo en condiciones controladas, se recolectaron hojas de plantas con lesiones necróticas características del TC en materiales susceptibles en la Estación Experimental Monsanto Fontezuela (Fig. 2). El aislamiento del patógeno se realizó bajo cámara de flujo laminar tomando secciones de 3 mm del material de la región intermedia entre la zona necrótica afectada y la sana, que luego fueron esterilizadas en alcohol al 70% durante 1 minuto e hipoclorito de sodio al 2% durante 1 minuto, con un posterior doble lavado en agua destilada estéril. Estas muestras fueron depositadas con pinzas en cajas de Petri con medio de cultivo V8® más antibiótico e incubadas en estufa en completa oscuridad a una temperatura de 20°C. Luego de 48 horas, las colonias puras fueron repicadas a nuevas cajas de Petri e incubadas durante dos semanas en cámara de crecimiento a una temperatura de 24±1°C y fotoperiodo de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad.

La multiplicación en masa del patógeno se realizó en granos de sorgo esterilizados (Joshi *et al.*, 1969). Primero se remojaron los granos de sorgo en abundante agua durante 24 horas de manera de lavar los taninos presentes en el tegumento de los granos y otras impurezas. Luego, se drenó el excedente de agua, se colocaron los granos humedecidos en frascos de vidrio en una cantidad de 250 g por frasco y se esterilizaron en autoclave durante 30 minutos, operación que fue repetida a las 24 horas. Posteriormente, en cámara de flujo laminar se realizó la inoculación del sorgo con 10 discos de 7 mm de diámetro de cultivo puro de *E. turcicum* por frasco, los cuales fueron incubados durante tres semanas en cámara de cultivo en condiciones controladas (alternancia de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad, a una temperatura de 24±1°C). Durante este período, los frascos se agitaron diariamente para distribuir el patógeno homogéneamente en los granos de sorgo y evitar su apelmazamiento, controlándose visualmente además la contaminación por otros patógenos. Pasadas las tres semanas los granos de sorgo se encontraban cubiertos de micelio negro del hongo.

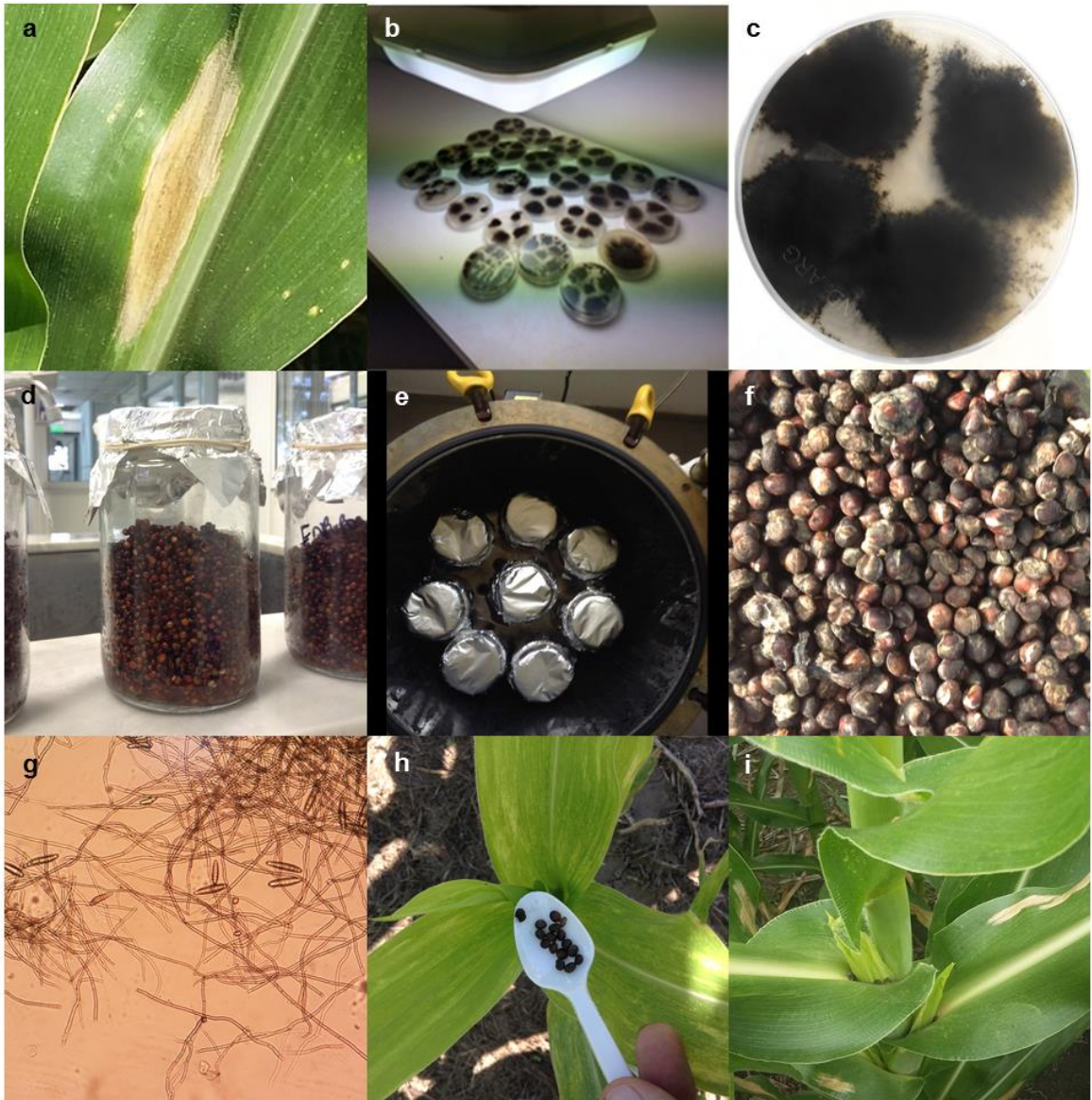


Figura 2. Preparación de inóculo de *E. turcicum* en granos de sorgo e inoculación para la evaluación del comportamiento frente a tizón común de 200 líneas templadas de maíz. a. Recolección de hojas con lesiones necróticas características de la enfermedad para ser utilizadas en el aislamiento de *E. turcicum*. **b.** Incubación en cámara de cultivo de cajas de Petri con colonias puras de *E. turcicum*. **c.** Cajas de Petri completamente colonizadas con colonias puras de *E. turcicum*. **d.** Preparación de granos de sorgo en frascos de vidrio para ser utilizados en la producción del inóculo. **e.** Preparación de frascos de vidrio con sorgo para su esterilización en autoclave. **f.** Inóculo de granos de sorgo cubiertos con micelio de *E. turcicum*. **g.** Validación al microscopio de la presencia de micelio y conidios de *E. turcicum* en el inóculo preparado. **h.** Inoculación artificial con 15-20 granos de sorgo cubiertos con micelio de *E. turcicum* en el cogollo de las plantas al estado V5-V7. **h.** Múltiples lesiones en un material susceptible producto de la inoculación.

La inoculación artificial se realizó depositando 15-20 de estos granos con micelio de *E. turcicum* en el cogollo de todas las plantas de cada parcela en el estado V5-V7 (Carson, 1995). Esta operación se realizó en todos los ensayos excepto en LC15, donde se esperaba contar con presión natural del patógeno por tratarse de un área donde la aparición de la enfermedad es frecuente para la fecha de siembra elegida.

3.5.3 Evaluación del comportamiento frente al tizón común

La respuesta de cada material frente al TC (RTC) fue evaluada en el estado de grano pastoso (R₄) a nivel de parcela con una escala de 1 (muy resistente) a 9 (muy susceptible) basada en la severidad foliar en planta entera (Bergamin Filho *et al.* 1996; Chen *et al.*, 2016), detallada en la Fig. 3.

La evaluación se realizó en todos los ambientes excepto en LC14, donde la presión de la enfermedad no fue suficiente para distinguir las diferencias en la RTC entre el testigo susceptible y el testigo resistente, y sólo se observaron unas pocas lesiones necróticas típicas de la enfermedad en algunos materiales susceptibles. Por esta razón, este ambiente fue descartado del presente trabajo. Por otro lado, 16 líneas no pudieron ser evaluadas correctamente en las cuatro localidades restantes debido a diferentes causas: baja disponibilidad de semilla, fallas en la germinación, presencia de otras enfermedades, entre otras. Las 200 líneas restantes conformaron el panel en base al cual se realizó el análisis estadístico de la información fenotípica (Anexo I: Tabla1).



RHS



Muy Resistente: Sin síntomas o presencia de pocas reacciones típicas de hipersensibilidad.



Resistente: Infección leve, unas pocas lesiones en hojas basales.



Mod. Susceptible: Infección moderada, lesiones abundantes en hojas basales y unas pocas en hojas centrales



Susceptible: Infección severa, lesiones abundantes en hojas basales y centrales, y en menor intensidad en las hojas superiores.



Muy Susceptible: Infección completa, plantas con secado prematuro y muerte.

Figura 3. Escala de 1 (altamente resistente) a 9 (altamente susceptible) utilizada en la evaluación del comportamiento frente a tizón común para 216 líneas templadas de maíz. La numeración indica los valores de la escala correspondientes a cada foto. RHS: reacción de hipersensibilidad típica de materiales altamente resistentes. Los valores pares representan síntomas intermedios a los indicados.

3.5.4 Análisis estadístico de la información fenotípica

3.5.4.1 Correlación entre localidades

El grado de concordancia en la RTC de los genotipos a lo largo de los ambientes evaluados se estimó mediante los coeficientes de correlación de Pearson para los valores medios de RTC de los genotipos entre pares de ambientes.

3.5.4.2 Análisis de variancia e interacción genotipo por ambiente

Los componentes de variancia para la RTC fueron estimados utilizando un modelo lineal mixto con genotipo, ambiente e interacción genotipo por ambiente como efectos aleatorios:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + E_j + GxE_{ij} + \varepsilon_{ijk} ,$$

donde Y_{ijk} es la RTC del i -ésimo genotipo en la k -ésima repetición del j -ésimo ambiente, μ es la media general, G_i es el efecto del i -ésimo genotipo, E_j es el efecto del j -ésimo ambiente, GxE_{ij} es el efecto de la interacción entre el i -ésimo genotipo y el j -ésimo ambiente, y ε es el error residual para el i -ésimo genotipo en la k -ésima repetición del j -ésimo ambiente. La normalidad de la distribución de los residuos del modelo fue evaluada a través de la prueba de Shapiro-Wilks (1965). De la implementación de este modelo se obtuvieron los BLUPs (mejor predicción lineal insesgada) para la RTC del efecto de los genotipos, ambientes y las interacciones entre estos resultantes del modelo propuesto. La significancia de la interacción genotipo por ambiente se evaluó con una prueba de cociente de verosimilitud comparando el modelo antes descrito contra el mismo modelo sin la inclusión de esta interacción. La RTC fue analizada también en cada ambiente por separado mediante un modelo lineal mixto con genotipos como efecto aleatorio con el objetivo de estimar los componentes de la variancia para cada ambiente. Los análisis descriptos en esta sección fueron realizados con el software estadístico *Infostat* (Di Rienzo *et al.*, 2017).

3.5.4.3 Heredabilidad para la respuesta frente al tizón común

En base a las variancias resultantes de los modelos implementados, se calculó la heredabilidad en sentido amplio (H^2) para la RTC en el panel de líneas estudiado para cada ambiente y a través de los ambientes mediante el método descrito por Holland *et al.* (2003):

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \frac{\sigma_{GE}^2}{e} + \frac{\sigma_e^2}{re}}$$

donde σ_G^2 , σ_P^2 y σ_{GE}^2 son las variancias de los genotipos, fenotipos e interacción genotipo por ambiente, respectivamente, σ_e^2 es la variancia residual, r es el número de repeticiones en cada ambiente y e es el número de ambientes.

3.5.4.4 Cálculo de medias ajustadas por genotipo

En base a los BLUPs obtenidos del modelo lineal mixto implementado, se calcularon las medias ajustadas para RTC (RTCaj) de los genotipos a través de los ambientes y por ambiente:

$$RTCaj_i = \mu + BLUP_i$$

$$RTCaj_{ij} = \mu + BLUP_i + BLUP_{ji}$$

donde $RTCaj_i$ es la media ajustada a través de las localidades del i -ésimo genotipo, $RTCaj_{ij}$ es la media ajustada del i -ésimo genotipo en el del j -ésimo ambiente, μ es la media general, $BLUP_i$ es el BLUP del i -ésimo genotipo y $BLUP_{ji}$ es el BLUP de la interacción del i -ésimo genotipo por el j -ésimo ambiente. Dado que se excluyen a los efectos de cada ambiente y del error experimental en su cálculo, la RTCaj permitiría predecir los efectos genéticos de cada línea para la RTC.

Las líneas evaluadas fueron ordenadas en base a las RTCaj por ambiente y a través de ambientes. Por otro lado, a partir a la agrupación de las líneas obtenida mediante el análisis de estructura genética poblacional con supuesto de nueve subpoblaciones, se evaluaron las diferencias entre estas subpoblaciones para la RTCaj a través de las localidades. Las 27 líneas que por diferentes razones no fueron incluidas en el análisis de estructura poblacional fueron agrupadas en la categoría “desconocido”.

3.6 Estudio de mapeo por asociación para la resistencia frente al tizón común

3.6.1 Elección del modelo y análisis de mapeo por asociación

Con el objetivo de establecer el modelo a ser utilizado en el MA, en primer lugar se compararon diversos modelos estadísticos para el MA implementados en el software

TASSEL v5, utilizando como información fenotípica a la RTCaj a través de los ambientes y como matriz genotípica al conjunto 37k. Los diferentes modelos comparados fueron: (1) modelo lineal general (MLG) de efectos fijos con un test de mínimos cuadrados, sin corrección por estructura poblacional; (2) modelo lineal mixto con la inclusión de la matriz de parentesco relativo entre individuos calculada previamente como efecto aleatorio (K); (3) modelo lineal mixto con la inclusión de esta matriz de parentesco relativo entre individuos como efecto aleatorio y la estructura poblacional como covariable de efecto fijo. Para este último, se incluyeron tres variantes en la comparación en base a la estructura poblacional utilizada: la determinada a través del ACP (ACP+K), mediante el análisis en STRUCTURE con $k=3$ (Q3+K) o el análisis en STRUCTURE con $k=9$ (Q9+K).

$$(1) Y = X\beta + e,$$

$$(2) Y = X\beta + Zu + e,$$

$$(3) Y = X\beta + Qu + Zu + e,$$

Donde Y es el vector fenotípico, X es la matriz de SNPs, β es un vector de efectos alélicos desconocido que se desea estimar, Z es la matriz de parentesco relativo, u es el vector de los efectos poligénicos aleatorios del parentesco, Q es la estructura poblacional representada por la matriz de CP o la matriz de valores Q obtenidos en el análisis en STRUCTURE, v es el vector de los efectos poblacionales y e corresponde al error residual. La comparación entre modelos se realizó mediante gráficos cuantil-cuantil (Q-Q plot) realizados en el software TASSEL v5, que permitieron evaluar la desviación de los valores de probabilidad (valores p) observados para la asociación entre SNPs y la RTCaj de los valores p esperados bajo la hipótesis de ausencia de asociaciones entre los marcadores y la variable.

El modelo elegido fue entonces utilizado para la detección mediante el MA de los *loci* que rigen la RTC, expresada por la RTCaj. El panel para este estudio estuvo constituido por las 173 líneas que fueron incluidas tanto en el análisis de caracterización molecular como en el análisis fenotípico de la RTC. El análisis de MA fue realizado por separado para la RTCaj a través de los ambientes y para cada ambiente, utilizando el conjunto 37k, mediante el cual se determinó el efecto de sustitución alélica (ESA) y el valor p para cada uno de los SNPs. Aquellos SNPs con asociaciones de valor $p \leq 0,001$, o lo que es igual, de logaritmo en base 10 del valor p (LOD) ≤ -3 , fueron identificados como estadísticamente asociados a la RTCaj.

3.6.2 Identificación de QTL

Para la determinación de QTL a partir de los SNPs estadísticamente asociados a la RTC identificados en el MA se utilizaron diversos criterios simultáneamente: distancia entre marcadores, ESA, frecuencia alélica y porcentaje de la variación explicada. De esta manera, SNPs contiguos ubicados a una distancia de alto DL, de iguales o similares ESA, frecuencias alélicas y proporciones de la variación explicada fueron clasificados conjuntamente dentro del mismo QTL. Estos QTL fueron denominados con el prefijo “*qTC*”, seguido del cromosoma y bin en el que se ubican, determinado en base a su posición física mediante la herramienta Genome Browser (www.maizegdb.org/qbrowse; Sen *et al.*, 2010).

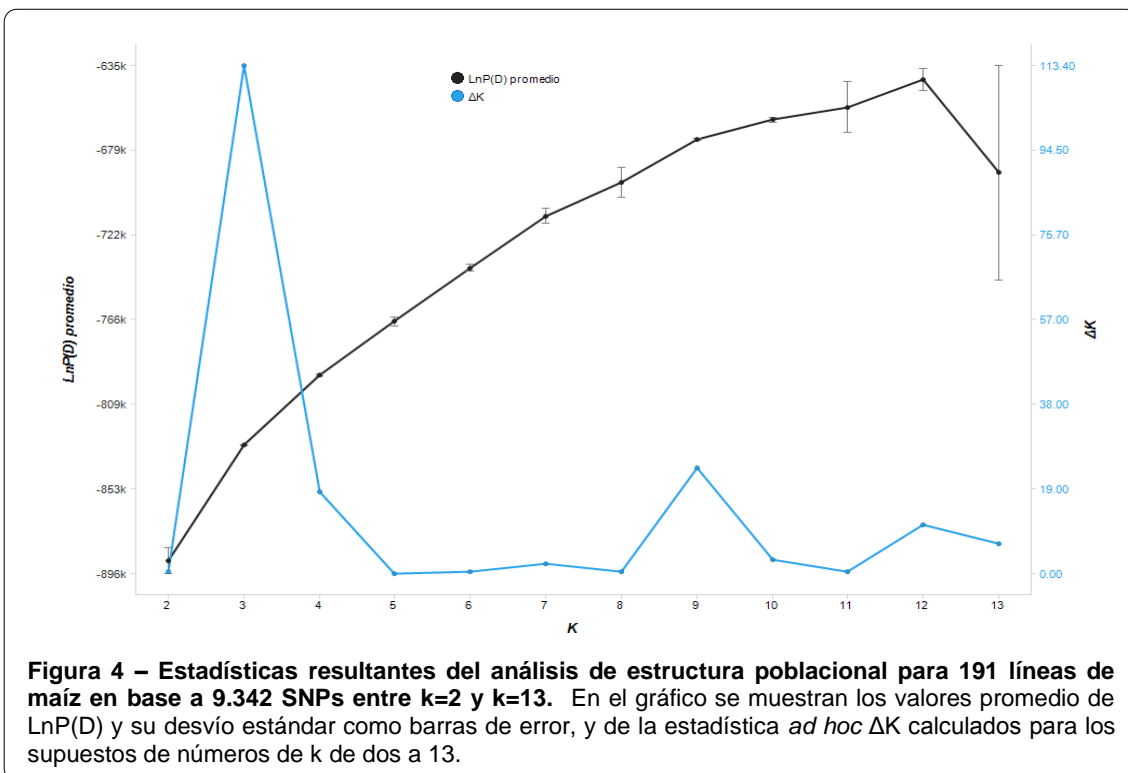
Por último, se determinó el estado alélico de cada una de las líneas estudiadas para aquellos QTL estables en base al estado alélico del SNP de menor valor p dentro de los marcadores que los conforman. Se consideró como estables a aquellos QTL detectados para la RTCaj a través de ambientes y repetidamente en dos o más ambientes. Además, se evaluó el polimorfismo para estos QTL dentro de las subpoblaciones establecidas mediante el análisis de estructura poblacional con el objetivo de determinar la consistencia de su variación a través de grupos.

4. RESULTADOS

4.1 Caracterización molecular del panel de estudio

4.1.1 Estructura genética del panel

Al analizar los valores de $LnP(D)$ para cada supuesto de número de k resultantes del método de agrupamiento basado en el modelo con mixtura y frecuencias alélicas correlacionadas implementado en STRUCTURE, se observó un incremento continuo de esta estadística con el aumento del número de k hasta $k=12$, valor por sobre el cual $LnP(D)$ decreció marcadamente (Fig. 4). Si bien de esta estadística no se desprendió claramente el número adecuado de k para el panel estudiado, el máximo incremento de $LnP(D)$ se observó entre $k=2$ y $k=3$. Por otro lado, el máximo valor de la estadística *ad hoc* ΔK fue alcanzado con $k=3$, observándose un segundo pico de menor valor en $k=9$. Estos resultados sugieren que en el panel estudiado existe un nivel de estructura primario de tres grupos, y un segundo nivel de estructura con nueve subgrupos o subniveles derivados de la estructura primaria. Si se comparan estos resultados con los orígenes genéticos conocidos de las líneas evaluadas, la asignación de estas a los diferentes grupos en $k=9$ es la más consistente con la genealogía de las líneas y representa más adecuadamente la amplia diversidad de orígenes del panel.



Al examinar la asignación de los individuos a las diferentes subpoblaciones, efectuada a partir de sus valores Q, se observó que la proporción de individuos asignados a una población fue de 100% para $k=3$ y de 73,8% para $k=9$ (Fig. 5, Anexo I: Tabla 1). En $k=3$, la mayoría de los individuos del panel fueron asignados al grupo 3, quedando este constituido por 147 líneas desarrolladas a partir de poblaciones de diversos orígenes genéticos. El grupo 1 (BSSS) comprendió 23 líneas que pertenecen al grupo heterótico BSSS (Iowa Stiff Stalk Synthetics), derivadas de la población sintética BS13 mejorada por selección recurrente por aptitud combinatoria utilizando como probadores a líneas de origen *flint* argentino. El grupo 2 (CG280) estuvo compuesto por 21 líneas, casi en su totalidad derivadas de una población biparental generada a partir del cruzamiento de dos líneas desarrolladas a partir del híbrido comercial Cargill280.

Al comparar este agrupamiento con el resultante de la asignación de las líneas en base a los valores Q en $k=9$, se observó la presencia de los grupos BSSS y CG280 con una asignación de líneas casi idéntica, mientras que los individuos pertenecientes al grupo 3 en $k=3$ fueron divididos entre los grupos 3 al 9 en $k=9$. Para este último, el grupo 3 (SSD) estuvo compuesto por 13 líneas, en su mayoría derivadas de poblaciones sintéticas semidentadas, semidentadas semiprecoces o sintéticas producidas a través de la autofecundación de híbridos comerciales de la empresa Pioneer. El grupo 4 (HA/FADC) estuvo integrado por 18 líneas, en su mayoría derivadas por autofecundación de híbridos comerciales argentinos, como AX882, AX884 y AX889 de la empresa Nidera o el M11 de Mycoyen, o de familias desarrolladas por cruzamiento entre materiales Flint Colorado Argentino y materiales dentados canadienses. Las nueve líneas de grano flint que conformaron el grupo 5 fueron derivadas de la población sintética número 34 desarrollada por INTA Leales (S34IL), la cual fue mejorada por selección recurrente en la EEA INTA Pergamino. El grupo 6 estuvo formado por 11 líneas derivadas de los compuestos denominados Compuesto Argentino Caribe y del Compuesto II, y de poblaciones desarrolladas por el cruzamiento de líneas generadas a partir de estos compuestos (CAC/CII). El grupo 7, que comprendió 11 entradas, estuvo integrado por la línea P465, derivada de una variedad local flint, y líneas derivadas de esta o emparentadas a esta en mayor o menor grado. El grupo 8 (FCA) estuvo constituido por 30 líneas, de las cuales la mayoría deriva de poblaciones sintéticas y compuestos de origen Flint Colorado Argentino, como por ejemplo la población sintética entre líneas flint denominada BSGA, la Sintética Colorada Dura, el Compuesto Colorado Precoz y el Compuesto Resistente a Vuelco Paraná, mientras que una minoría fue desarrollada a

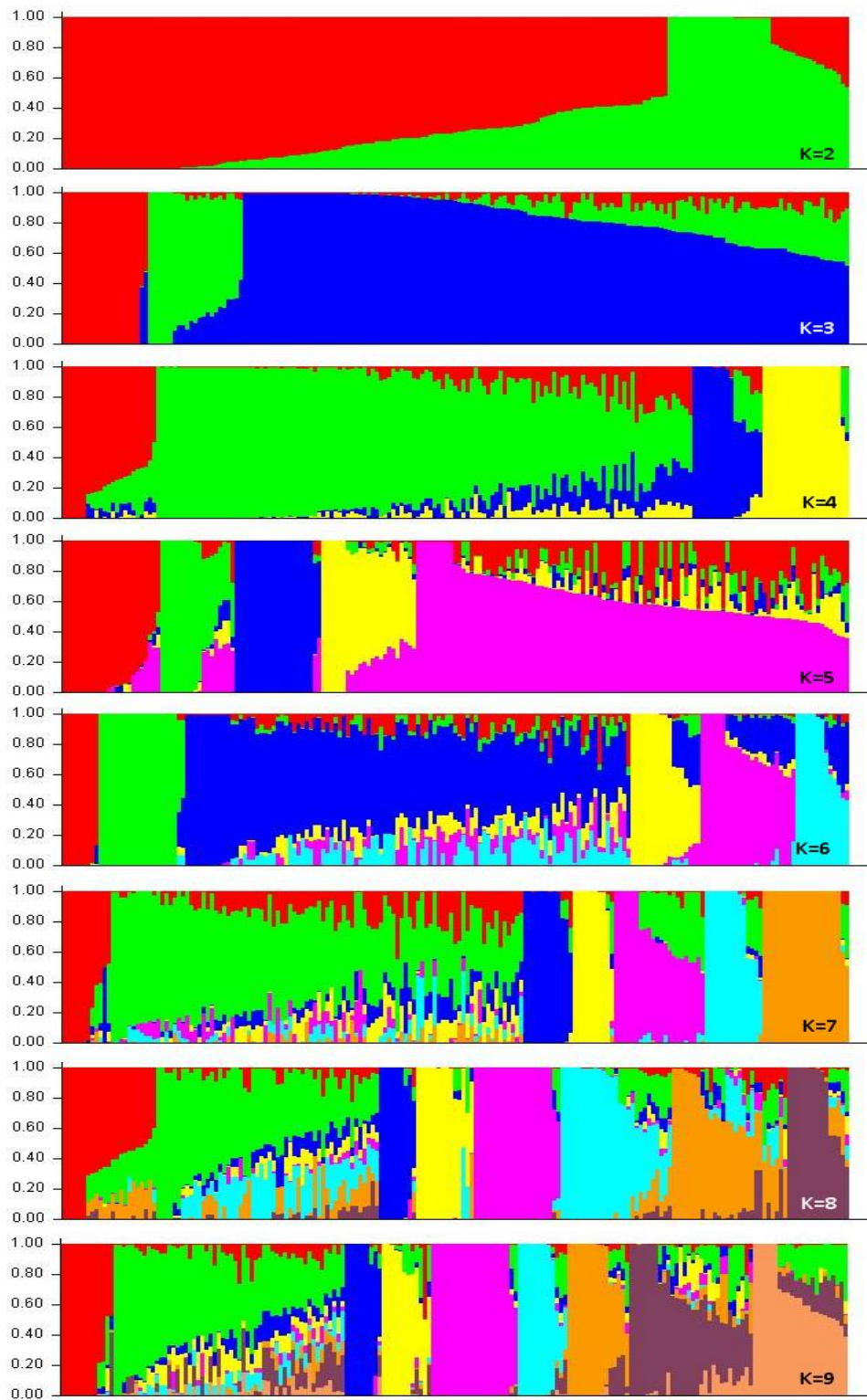


Figura 5 – Estructura poblacional de 191 líneas de maíz en base a 9,432 SNPs entre $k=2$ y $k=9$. Cada línea está representada en el eje X por una única línea vertical particionada en segmentos de color que representan las diferentes subpoblaciones. La longitud de estos segmentos indica la probabilidad de pertenencia a cada uno de los subgrupos inferidos (eje Y).

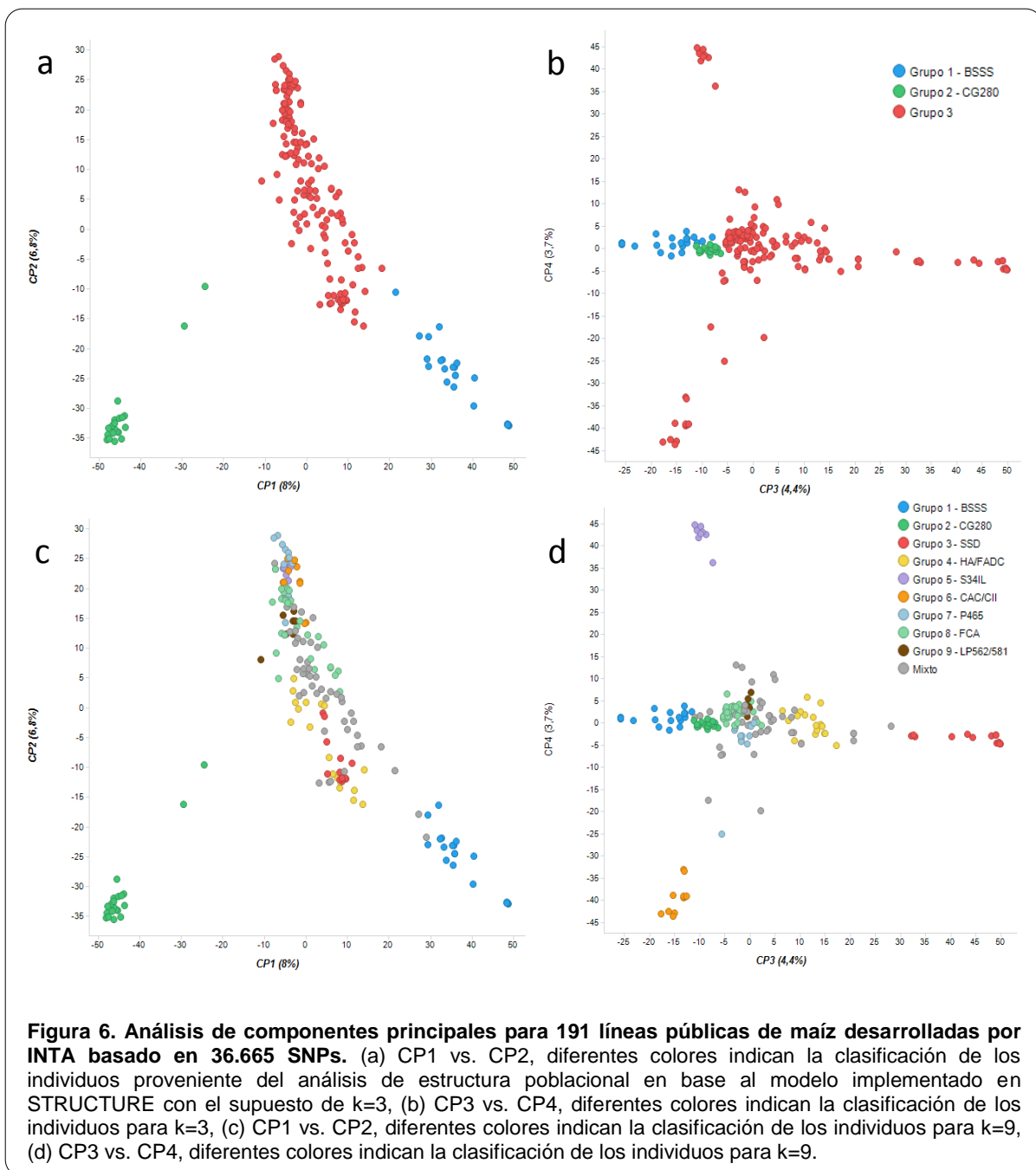
partir de la autofecundación de híbridos comerciales argentinos, fundamentalmente de la marca Dekalb. Por último, el grupo 9 (LP562/581) estuvo compuesto por la línea LP562 y líneas derivadas del cruzamiento de esta línea por LP581.

Adicionalmente a las líneas incluidas en los grupos 1 al 9, que fueron asignadas a ellos por presentar un valor Q superior a 0,5, otras 50 líneas (26,2%) no pudieron ser asignadas mediante ese criterio a ninguna población, por lo cual fueron clasificadas en el grupo "mixto". Dentro de este grupo complejo se encontraron líneas de diversos orígenes: derivadas de autofecundación de híbridos comerciales, desarrolladas a partir del cruzamiento entre materiales flint y dentados o entre líneas derivadas de los compuestos antes descritos, y en menor medida derivadas de otros orígenes, como algunas líneas de ascendencia de germoplasma tropical de tipo Suwan. También se encontraron en este grupo líneas derivadas de compuestos y poblaciones sintéticas incluidas en los grupos anteriores que, si bien presentan un valor Q mayoritario para estos grupos, no alcanzan la proporción de 0,5. La proporción de pertenencia de cada línea a los diferentes grupos y la asignación a ellos definida mediante el análisis en STRUCTURE para $k=3$ y $k=9$ se encuentran detallados en el Anexo I (Tabla 1).

4.1.2 Análisis de componentes principales

Las CP uno a cuatro explicaron 7,9%, 6,9%, 4,4% y 3,7% de la variación entre individuos para los 36.665 SNPs, respectivamente, y en conjunto el 22,7% de esta variación. En el gráfico de dispersión entre las CP uno y dos, que explicaron en conjunto 14,6% de la variación, se distinguió la presencia de tres grupos, siendo el patrón de agrupamiento coincidente al observado para el modelo implementado en STRUCTURE con $k=3$ (Fig. 6a). De esta manera, a partir de estas dos CP se separaron marcadamente los grupos BSSS, CG280, y el grupo 3 obtenidos en $k=3$, agrupándose conjuntamente en éste último los individuos que para el análisis de estructura poblacional con $k=9$ aparecieron asignados a los grupos 3 a 9, con una separación menos marcada dentro de este conjunto entre las líneas pertenecientes a los grupos SSD y HA/FADC, de grano semidentado, de aquellas que componen los grupos S34IL, CAC/CII, P465, FCA y LP562/581, de grano flint (Fig. 6c). Las CP 3 y 4, que explicaron en conjunto 8,1% de la variación, permitieron individualizar del resto de la muestra a los grupos SSD, HA/FADC, S34IL y CAC/CII. (Fig. 6d). La separación de los grupos P465, FCA y LP562/581 a partir de las primeros cuatro CP fue menos marcada que para el resto de las subpoblaciones, ubicándose los individuos que las componen en posiciones cercanas con cierto grado de solapamiento.

Todos aquellos individuos pertenecientes al grupo mixto en k=9 se ubicaron en posiciones intermedias entre subpoblaciones.

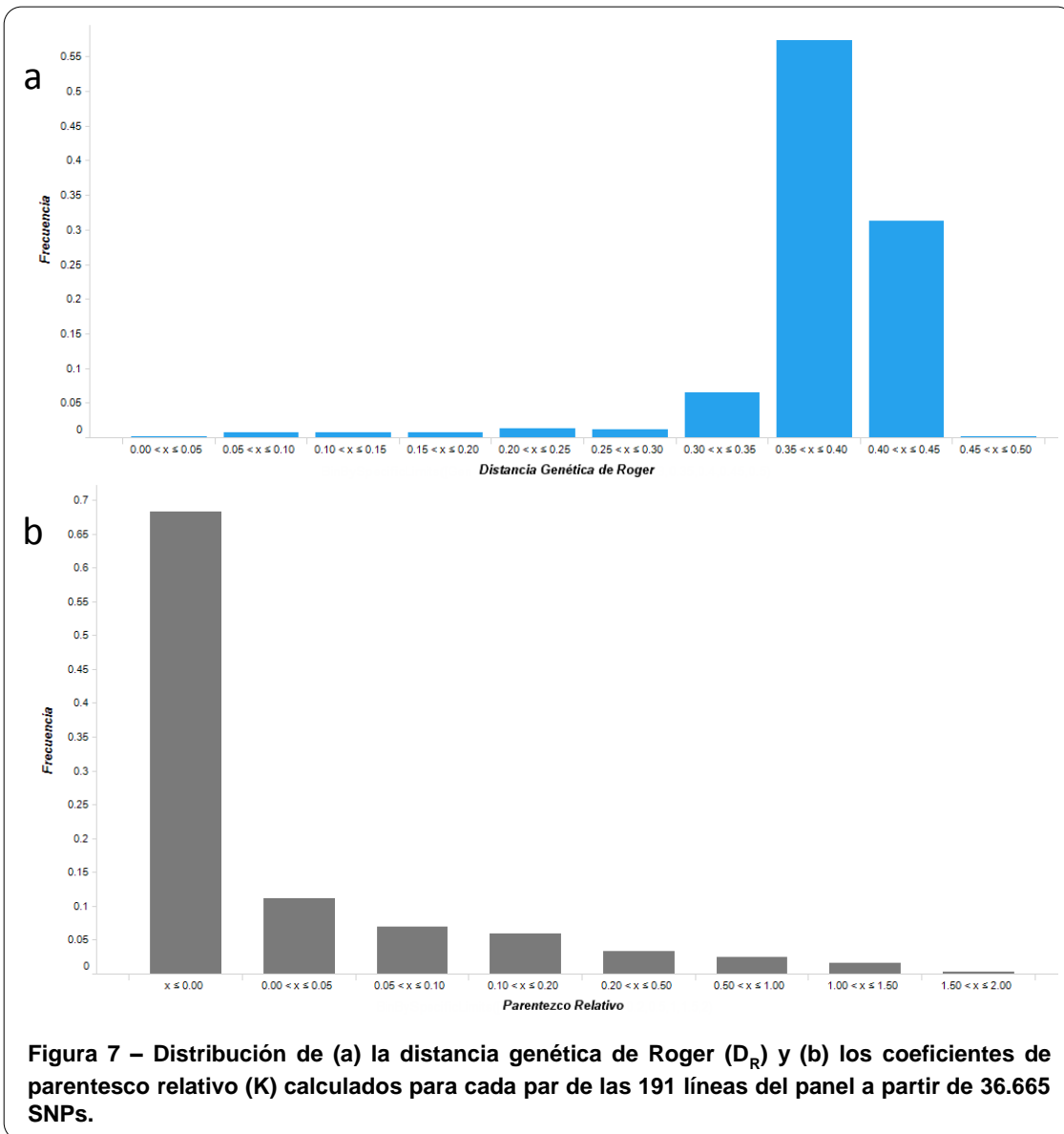


En concordancia con lo obtenido en el análisis estructura poblacional, estos resultados sugieren para el panel de líneas estudiado la existencia de un nivel de estructura primaria en donde se separan claramente las subpoblaciones BSSS, CG280 y Grupo 3 determinados en k=3, y un segundo nivel de estructura donde a partir de este último

aparecen subdivisiones de los individuos estudiados entre los grupos 3 al 9 obtenidos en $k=9$.

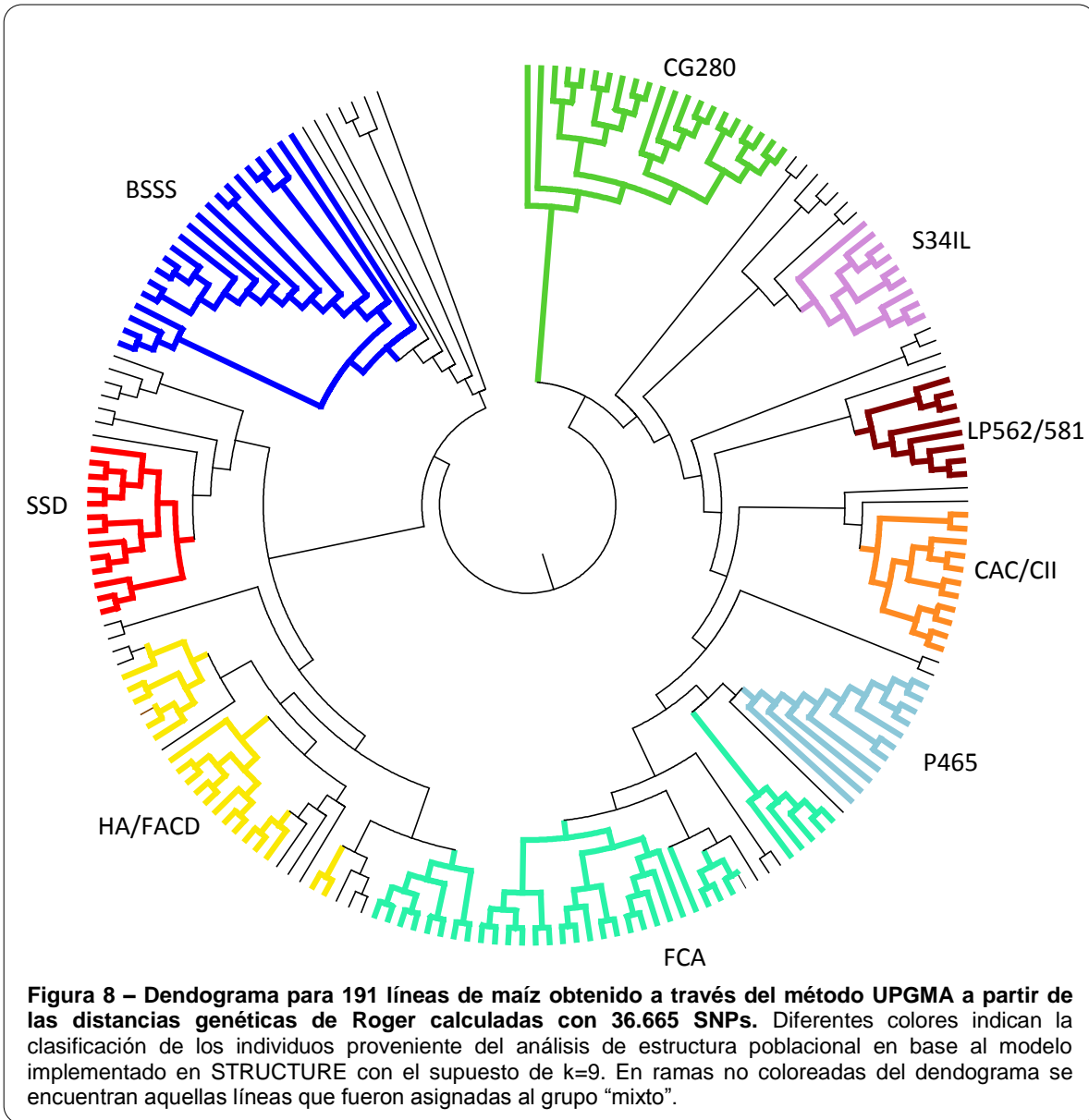
4.1.3 Distancia genética y análisis de conglomerados

Las distancias genéticas de Roger (D_R) resultantes de las comparaciones entre individuos oscilaron entre 0,001 y 0,451, con un promedio de 0,378, y la gran mayoría, más del 85%, estuvo en el rango de 0,35 a 0,45 (Fig. 7a).



Al estudiar la D_R promedio entre las líneas pertenecientes a las subpoblaciones establecidas en el análisis de estructura genética con el supuesto de $k=9$, las mayores

distancias se observaron entre el grupo BSSS y los grupos S34IL, P465 y CG280, con valores de 0,431, 0,427 y 0,421, respectivamente (tabla 2). Las menores distancias se encontraron en las comparaciones entre las poblaciones FCA, P465, LP562/581 y CAC/CII, con promedios entre 0,357 y 0,376.



En el dendrograma generado por el método UPGMA a partir de las D_R , las 191 líneas evaluadas fueron separadas en dos ramas principales y cuatro grandes grupos, con subgrupos dentro de dos de ellos (Fig. 8). En uno de estos grandes grupos fueron agrupadas las 21 líneas pertenecientes al grupo CG280 establecido en el análisis de estructura genética. Un segundo grupo derivado de la misma rama principal que el

anterior, agrupó a 84 líneas entre las cuales se encuentran todas las agrupadas en el análisis de estructura poblacional en los grupos S34IL, LP562/581, CAC/CII, P465, la mayor parte de las líneas de la subpoblación FCA y 20 líneas pertenecientes al grupo “mixto” ubicadas en diversas posiciones entre y dentro de estos grupos. De la segunda rama principal se derivan los dos grupos mayores restantes. En el primero de ellos se agrupan las líneas pertenecientes a la subpoblación BSSS, junto a otras seis líneas pertenecientes al grupo mixto. El segundo grupo mayor derivado de la segunda rama principal agrupó 58 líneas, entre las que se encuentran las pertenecientes a los grupos SSD, HA/FADC, ocho líneas pertenecientes al grupo FCA y 19 líneas del grupo “mixto”.

4.1.4 Parentesco relativo

Para el panel de 191 líneas estudiado, los coeficientes de parentesco relativo (K) para la mayoría de las comparaciones entre pares de líneas, el 68,2%, fue igual a 0, indicando ningún tipo de relacionamiento o parentesco para estas comparaciones (Fig. 7b). Los valores de K remanentes fluctuaron entre 0,001 y 1,98, observándose una disminución continua del número de comparaciones con el aumento de K.

Tabla 2 – Promedios de distancia genética de Roger (D_R) y parentesco relativo (PR) entre líneas pertenecientes a las diferentes subpoblaciones resultantes del análisis de estructura poblacional para $K=9$, calculados con 36.665 SNPs. Por encima de la diagonal, los promedios de D_R , y por debajo de la diagonal, los promedios de K en grupos. Para comparaciones entre individuos del mismo grupo, el valor a la derecha indica el promedio de D_R y el de la izquierda el promedio de K.

Grupo	BSSS	CAC/CII	CG280	FCA	HA/FADC	LP562/581	P465	S34IL	SSD
BSSS	0,885 / 0,202	0,417	0,421	0,410	0,396	0,420	0,427	0,431	0,393
CAC/CII	0,000	1,023 / 0,165	0,390	0,371	0,409	0,376	0,362	0,389	0,413
CG280	0,000	0,000	1,080 / 0,117	0,383	0,385	0,377	0,391	0,395	0,388
FCA	0,005	0,027	0,005	0,189 / 0,331	0,398	0,363	0,357	0,377	0,399
HA/FADC	0,038	0,000	0,002	0,010	0,398 / 0,310	0,403	0,402	0,415	0,385
LP562/581	0,000	0,007	0,012	0,043	0,007	0,883 / 0,196	0,373	0,380	0,397
P465	0,000	0,059	0,000	0,079	0,021	0,004	0,862 / 0,194	0,384	0,401
S34IL	0,000	0,000	0,000	0,037	0,000	0,016	0,001	1,304 / 0,143	0,418
SSD	0,011	0,000	0,000	0,000	0,020	0,000	0,000	0,000	0,910 / 0,188

Los valores promedios de K entre diferentes grupos fluctuaron entre 0 y 0,079 (tabla 2). El valor máximo para el promedio de K entre individuos de la misma subpoblación fue de 1,304 para S34IL, mientras que el menor valor fue de 0,189 para la población FCA. Los valores restantes de K promedio entre individuos pertenecientes al mismo subgrupo fueron, en orden decreciente, 1,08, 1,023, 0,91, 0,885, 0,883, 0,862, 0,398, para CG280, CAC/CII, SSD, BSSS, LP562/581, P465 y HA/FADC, respectivamente.

4.1.5 Desequilibrio de ligamiento

El DL a través de todo el genoma, medido como r^2 , cayó de manera sostenida con el aumento de la distancia física entre marcadores, siendo este patrón similar en los diez cromosomas con poca variación (Fig. 9, Tabla 3). El DL promedio entre SNPs cercanos, a distancias menores de 250 pb, fluctuó entre 0,54 y 0,59 dependiendo del cromosoma, y la mitad de este valor inicial se observó entre 5 kb y 10 kb. En distancias superiores al 1 Mb, los valores de DL promedio estuvieron por debajo de 0,1.

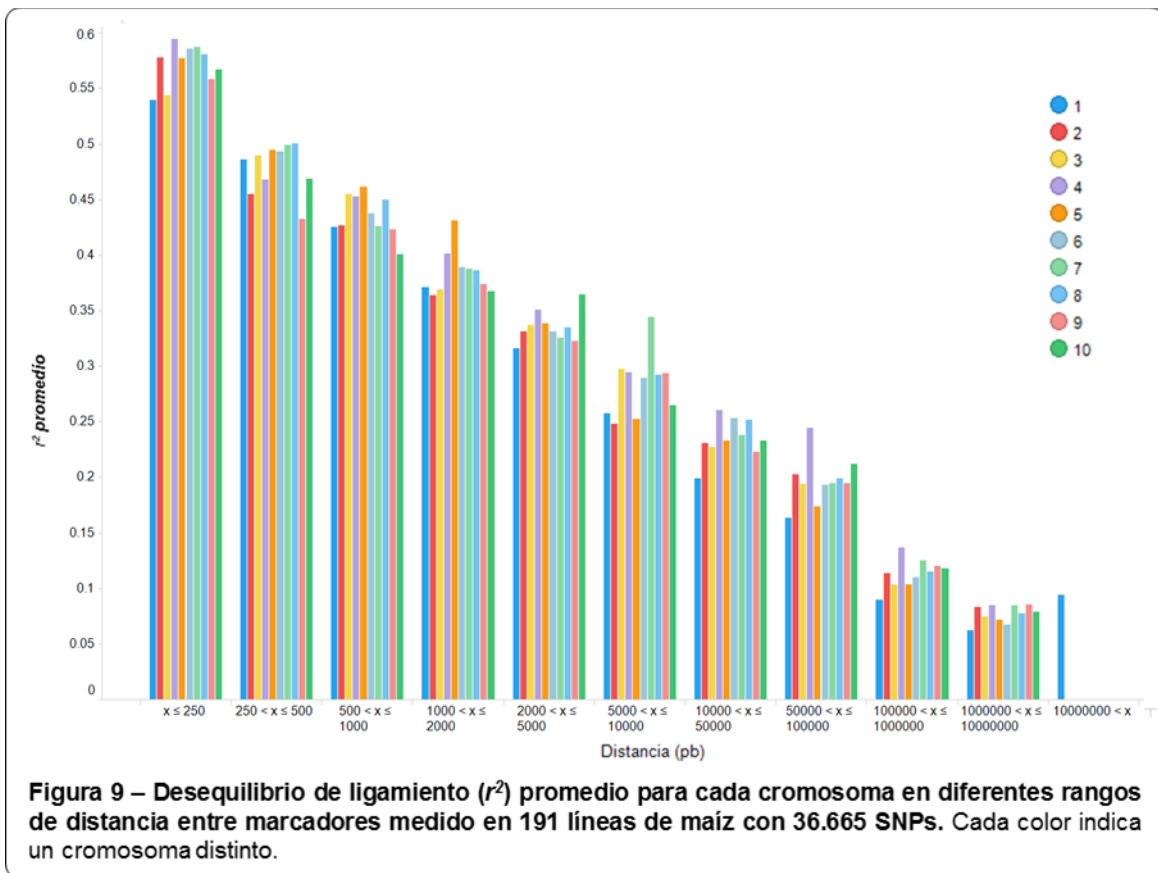


Tabla 3 – Promedios de disequilibrio de ligamiento (r^2) a través de cromosomas para diferentes rangos de distancia entre marcadores medido en 191 líneas de maíz con 36.665 SNPs.

Distancia (pb)	N	Prom. (r^2)	D.E. (r^2)	Número mín. de marcadores requerido para cubrir todo el genoma
0-250	6115	0,57	0,38	>9.600.000
250-500	3291	0,48	0,37	4.800.000-9.600.000
500-1.000	4567	0,44	0,37	2.400.000-4.800.000
1.000-2.000	6154	0,38	0,36	1.200.000-2.400.000
2.000-5.000	10718	0,33	0,35	480.000-1.200.000
5.000-10.000	9163	0,28	0,32	240.000-480.000
10.000-50.000	28893	0,23	0,30	48.000-240.000
50.000-100.000	34077	0,19	0,27	24.000-48.000
100.000-1.000.000	618891	0,11	0,18	2.400-24.000
1.000.000-10.000.000	1097459	0,08	0,12	240-2.400
>10.000.000	1023	0,09	0,17	<240

Teniendo en cuenta que el genoma de maíz tiene una extensión total de alrededor de 2.400Mb, la densidad de cobertura del conjunto 37k fue de un SNP cada 65,5kb. El DL promedio para esta distancia se encontró dentro del rango entre 0,18 para los cromosomas 1 y 5, y 0,24 para el cromosoma 4.

4.2 Estudio del comportamiento frente al tizón común

4.2.1 Condiciones ambientales en los ambientes de evaluación

Para los cuatro ambientes, la temperatura durante el período entre la inoculación y R_4 , momento en el que se realizó la evaluación, estuvo en el rango considerado como predisponente para el desarrollo de la enfermedad, el cual encuentra su óptimo con temperaturas entre 20 y 25 °C (Fig. 10a, Anexo II: Fig. 1). Debido a la siembra en fechas más tardías, las temperaturas mínimas y máximas durante el período entre inoculación y R_4 fueron menores en PE15 y PE16 en comparación con FO15 y MJ15.

Al analizar los promedios diarios de porcentaje de humedad relativa (%HR) se puede observar que la mayoría de los días presentaron valores por encima del 70% para el período entre inoculación y R_4 , excepto para FO15 donde los valores fueron menores durante el período entre inoculación y R_1 (Fig. 10b, Anexo II: Fig. 1). Dado que durante dicho período en este ambiente se utilizó irrigación por aspersión, se estima que los valores de %HR en el ensayo fueron superiores a los registros climáticos disponibles. Durante el período entre inoculación y R_1 el %HR fue superior en PE14 y PE15 y similar entre estos ambientes, en comparación con FO15 y MJ15. La tendencia fue la inversa

para el período entre R_1 y la evaluación, durante el cual el %HR fue mayor en FO15 y MJ15 y similar entre estos ambientes, siendo menor en PE14 y PE15.

Las precipitaciones acumuladas durante el período entre la siembra y la evaluación fueron, en orden decreciente, de 383mm, 313mm, 239mm y 211mm para MJ15, FO15, PE14 y PE15, respectivamente (Anexo II: Fig. 1). Respecto al momento de ocurrencia, las precipitaciones estuvieron concentradas mayoritariamente entre la siembra y la inoculación en PE14; entre R_1 y la evaluación en FO15; en los períodos entre siembra e inoculación en primer lugar y entre R_1 y evaluación en segundo para MJ15; y por último, entre inoculación y R_1 para PE15.

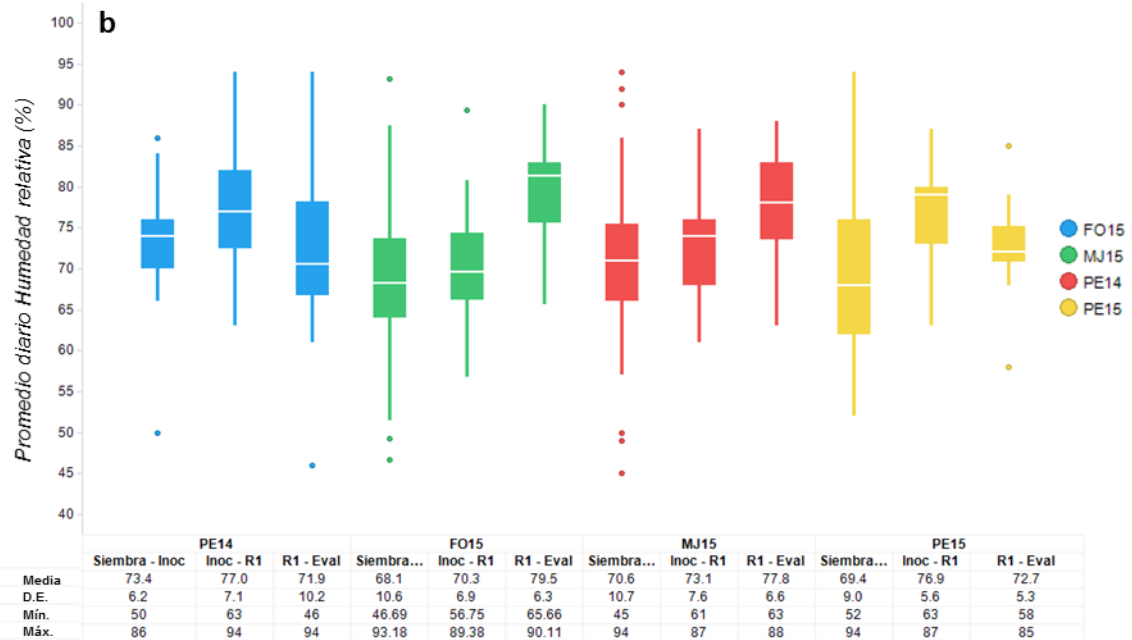
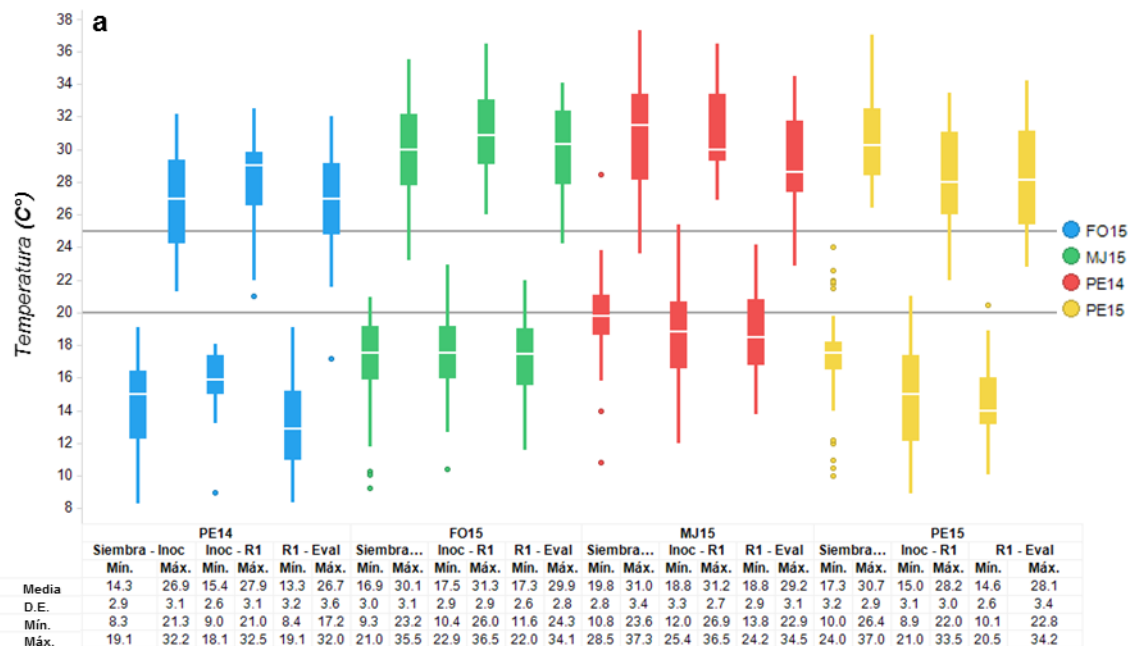
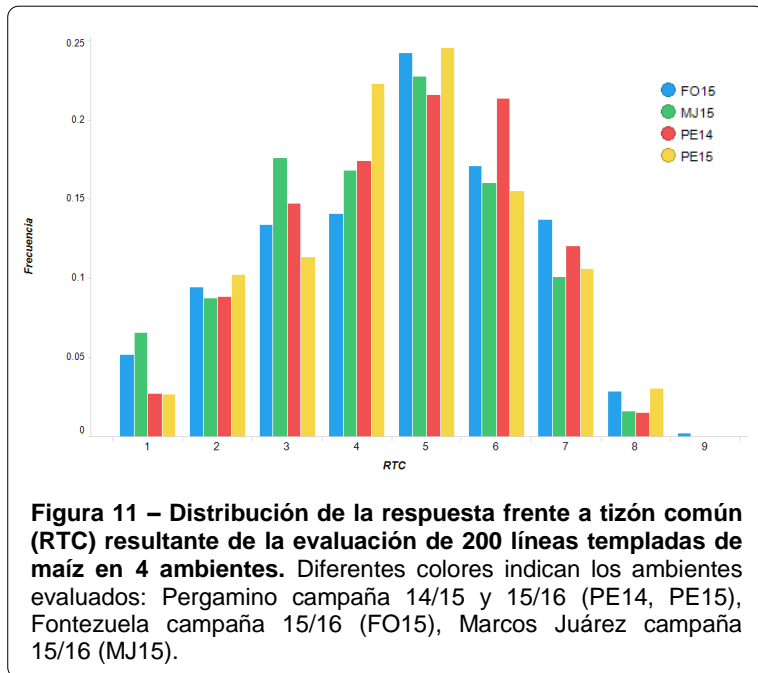


Figura 10 – Gráfico de cajas y medidas resumen para condiciones ambientales en los 4 ambientes de evaluación de la respuesta frente a tizón común de 200 líneas templadas de maíz, durante los períodos siembra-inoculación, inoculación-R1 y R1-evaluación. a. Temperaturas máximas y mínimas diarias. Las líneas horizontales muestran el rango de temperatura más predisponente para el desarrollo de la enfermedad. **b.** Promedio diario de humedad relativa. Diferentes colores indican los ambientes evaluados: Pergamino campaña 14/15 y 15/16 (PE14, PE15), Fontezuela campaña 15/16 (FO15), Marcos Juárez campaña 15/16 (MJ15).

4.2.2 Variabilidad fenotípica para la respuesta frente al tizón común

Se observaron síntomas típicos de tizón común en las cuatro localidades analizadas. Los valores de RTC observados mostraron un amplio rango en todas las localidades, de 1 a 8 en PE14, MJ15 y PE15, y de 1 a 9 en FO15, lo que indica que la presión del patógeno en todas ellas fue discriminante y que la variabilidad fenotípica para el carácter en el panel de líneas estudiado



fue alta (Fig. 11). Asimismo, para las cuatro localidades las medias de los testigos estuvieron por debajo de 3 para el testigo resistente y por encima de 6 para el testigo susceptible, indicando un nivel apropiado de presión de la enfermedad producto de la inoculación. Los promedios de RTC por localidad fluctuaron entre 4,37 en MJ15 y 4,67 en PE14 (Tabla 5).

Los coeficientes de correlación de Pearson para RTC entre pares de ambientes oscilaron desde un mínimo de 0,8 para la comparación entre PE14 y FO15, y un máximo de 0,89 entre MJ15 y FO15, con un promedio de 0,86, siendo estadísticamente significativos en todos los casos ($p < 0,001$), e indicando una alta consistencia en la RTC de las 200 líneas

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Pearson entre ambientes para los valores medios de respuesta frente a tizón común de 200 líneas templadas de maíz. Por debajo de la diagonal se indican los coeficientes de correlación y por encima de la diagonal, los valores de significancia estadística para cada comparación.

	PE14	FO15	MJ15	PE15
PE14	1	<0,0001	<0,0001	<0,0001
FO15	0,800	1	<0,0001	<0,0001
MJ15	0,806	0,893	1	<0,0001
PE15	0,824	0,871	0,858	1

Ambientes: Pergamino campaña 14/15 y 15/16 (PE14, PE15), Fontezuela campaña 15/16 (FO15), Marcos Juárez campaña 15/16 (MJ15).

evaluadas a lo largo de los ambientes (Tabla 4, Anexo II: Fig. 2).

Las variancias de los efectos aleatorios resultantes del modelo lineal mixto utilizado para analizar la RTC a través de las localidades fueron de 2,2, 0,02, 0,11 y 0,58 para los efectos de los genotipos, los ambientes, de la interacción genotipo por ambiente y del error experimental, respectivamente (Tabla 5). En términos relativos, estos valores representaron el 75,5%, 0,5%, 3,9% y 19,9% del total de la variación observada, respectivamente. Esto muestra que los factores genéticos que controlan la RTC contribuyeron predominantemente en la expresión final del fenotipo ya que la variación asignada a los ambientes y la interacción genotipo por ambiente fue mucho menor que la variación asignada a los genotipos. Los residuos de este modelo presentaron una distribución normal ($p=0,787$) testeados mediante la prueba de Shapiro-Wilks (Anexo II: Fig. 3).

La variancia del efecto del genotipo resultante del modelo lineal mixto utilizado para analizar RTC en cada ambiente fue de 2,03, 2,63, 2,37 y 2,21 en PE14, FO15, MJ15 y PE15, respectivamente, mientras que la variancia del error experimental fue de 0,68, 0,58, 0,54 y 0,46 para los ambientes en el mismo orden (Tabla 5).

La heredabilidad en sentido amplio para RTC a través de los ambientes calculada a partir de las variancias resultantes del modelo mixto fue de 0,96, mientras que para cada ambiente de evaluación fue de 0,9, 0,93, 0,93 y 0,91 en PE14, FO15, MJ15 y PE15, respectivamente (Tabla 5).

Tabla 5. Promedio (\pm DS), rango de variación, componentes de la variancia y heredabilidad en sentido amplio (H^2) para la respuesta a tizón común de 200 líneas templadas de maíz evaluadas en cuatro ambientes.

Ambiente	Promedio	Rango	σ^2_G	σ^2_E	σ^2_{GE}	σ^2_e	H^2	H^2
Pergamino, 14/15	4.67 \pm 1.64	1-8	2,03			0,68	0,90	0,90
Fontezuela, 15/16	4.63 \pm 1.79	1-9	2,63			0,58	0,93	0,93
Marcos Juárez, 15/16	4.37 \pm 1.74	1-8	2,37			0,54	0,93	0,93
Pergamino, 15/16	4.60 \pm 1.64	1-8	2,21			0,46	0,91	0,91
Combinado	4.56 \pm 1.72	1-9	2,20	0,02	0,11	0,58	0,96	0,96

σ^2_G , σ^2_{GE} , σ^2_e : variancias de los efectos de los genotipos, de la interacción genotipo por ambiente y del error residual, respectivamente.

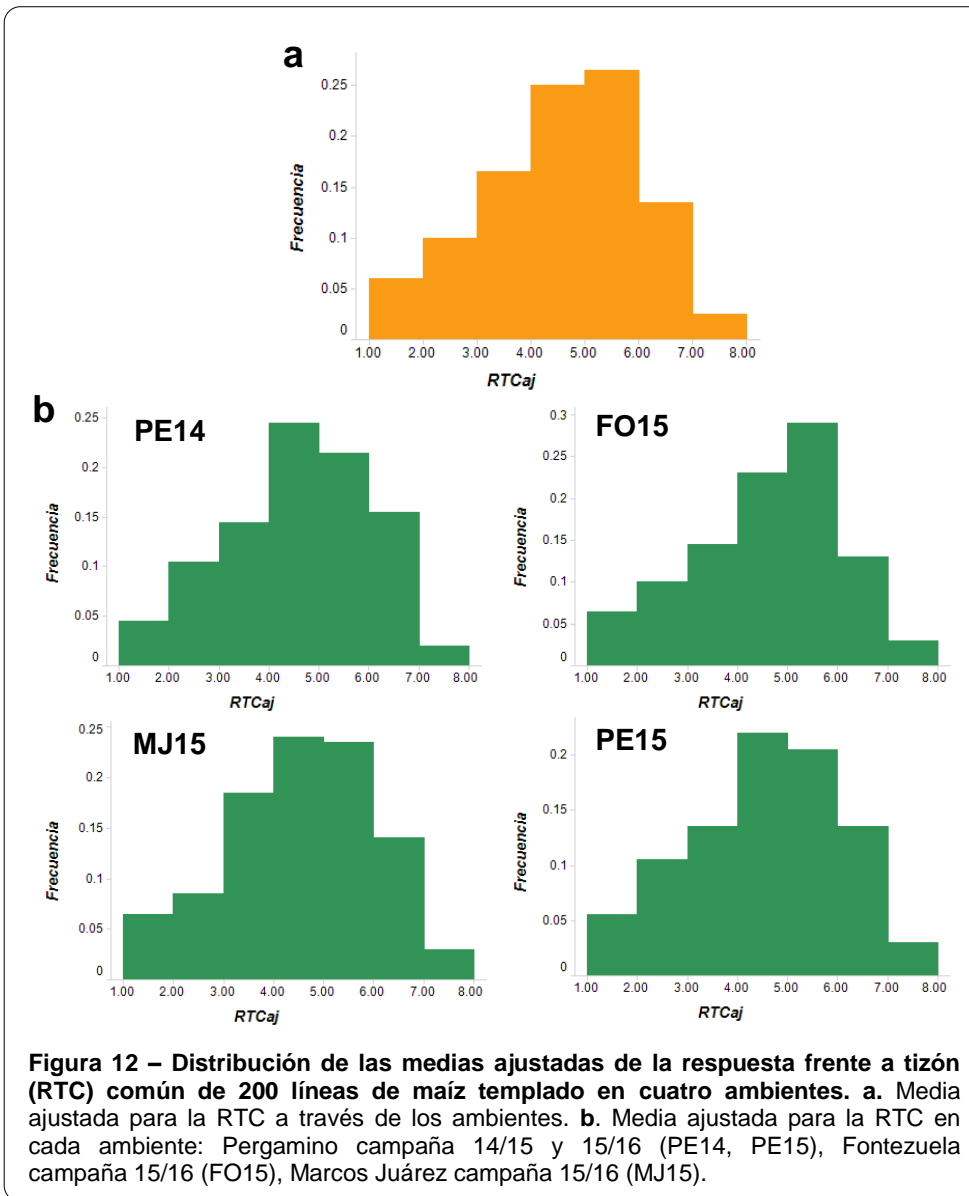
De la comparación entre el modelo lineal mixto con inclusión de la interacción genotipo por ambiente contra el mismo modelo sin la inclusión de esta interacción, se obtuvo que el primero tuvo un mejor ajuste para los datos de RTC, indicado por un menor valor de los

parámetros AIC y BIC (Anexo II: Tabla 2). Asimismo, la diferencia entre los modelos corroborada mediante la prueba de cociente de verosimilitud fue significativa ($p < 0,001$), lo que indica que el efecto de la interacción genotipo por ambiente fue estadísticamente significativo.

4.2.3 Medias ajustadas para respuesta frente al tizón común

La RTCaj a través de ambientes osciló entre 1,25, para la línea [Syn34IL]-80, y 7,34, para el genotipo LP2, mostrando una extensa variabilidad genética para el carácter en el panel de líneas estudiado (Fig. 12a). El 51,5% de las líneas presentaron valores de RTCaj entre 4 y 6. El 16% del panel, 32 líneas, mostraron un excelente comportamiento frente a la enfermedad, con valores de RTCaj por debajo de 3. Estas genotipos fueron, en orden de RTCaj creciente, [Syn34IL]-80, [Syn34IL]-88, [Syn34IL]-123, [Syn34IL]-119, [Syn34IL]-54, [Syn34IL]-112, LP178, [Syn34IL]-79, [M11]-840, [Syn34IL]-143, [Syn34IL]-46, [BS29]-701, LP236, [FESTIVAL]-785, (L196xLP122)-1283-2, [SynArgxCan]-171, [Syn34IL]-86, [CII]-3462, [CII]-180, [SynArgxCan]-160, [AX889]-715, [M11]-681, [AX882]-746, LP562, LP214, [AX884]-762, [QUICHUA]-809, [AX889]-719, LP662, LP221, [SynSD]-2189 y P21. En el otro extremo, el 16% del panel, 32 genotipos, mostraron una alta susceptibilidad con valores de RTCaj por encima de 6.

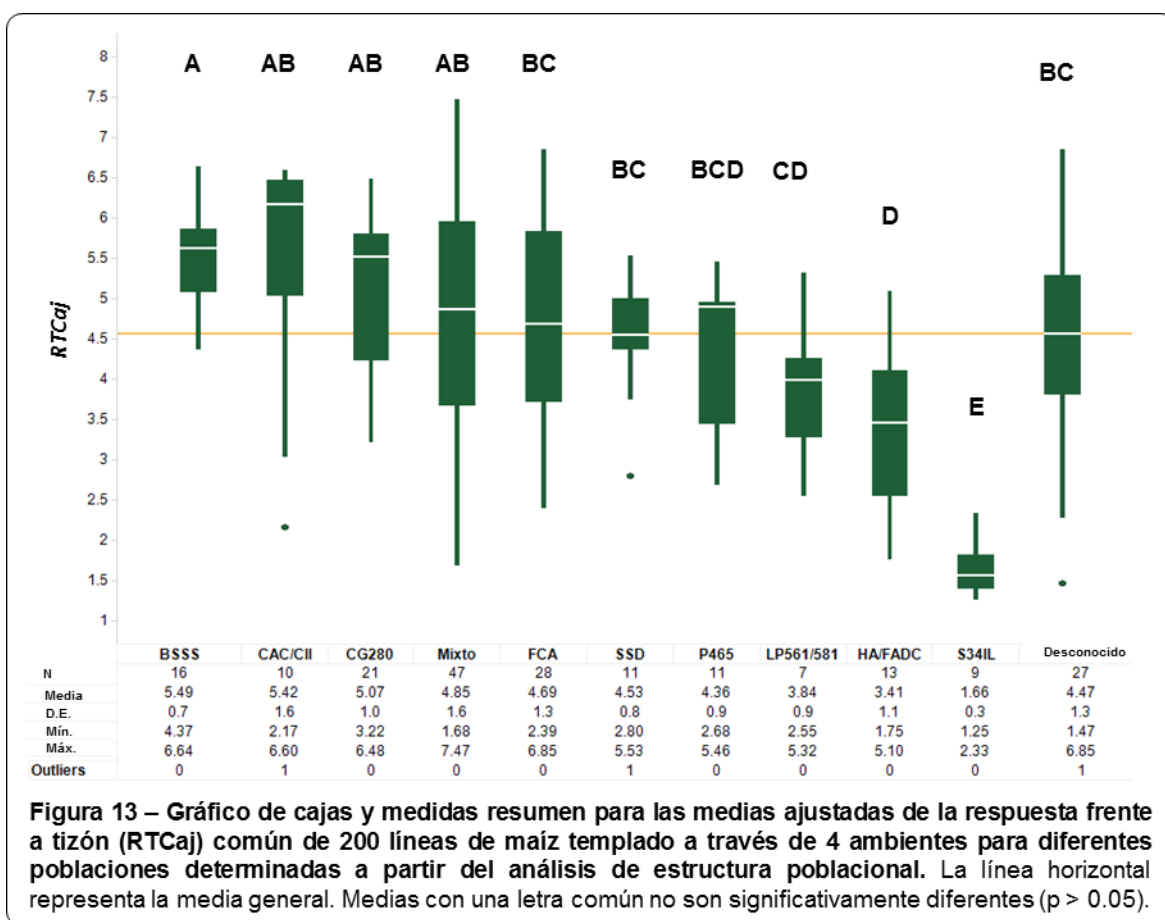
La RTCaj por ambiente presentó una distribución similar a la descrita para la RTCaj a través de ambientes (Fig. 12b). El rango de esta variable estuvo entre 1,2 y 7,44 para PE14, entre 1,14 y 7,76 para FO15, entre 1,21 y 7,56 para MJ15, y entre 1,21 y 7,51 para PE15. Para todos los ambientes, la mayoría de los genotipos presentaron una RTCaj entre 4 y 6. Debido a los bajos valores de BLUPs de los efectos de la interacción genotipo por ambiente, que fluctuaron entre -0,47 y 0,54, el ordenamiento de los genotipos en base a los valores de RTCaj fue muy similar entre ambientes, y al obtenido en base a la RTCaj a través de ambientes.



Las diferencias en la RTCaj a través de ambientes entre las poblaciones establecidas mediante el análisis de estructura poblacional con supuesto de nueve subpoblaciones fueron estadísticamente significativas ($p < 0,001$).

La población S34IL exhibió el mejor comportamiento frente a la enfermedad, con una RTCaj media de 1,66, difiriendo significativamente del resto de los subgrupos (Fig. 13). La siguieron los grupos HA/FADC, LP562/581 y P465, con medias de 3,41, 3,84 y 4,36, respectivamente, las cuales no difirieron significativamente entre sí. El grupo BSSS fue el que presentó el peor comportamiento, con una media para RTCaj de 5,49, aunque sin diferir significativamente de los grupos CAC/CII, CG280 y Mixto, que presentaron medias

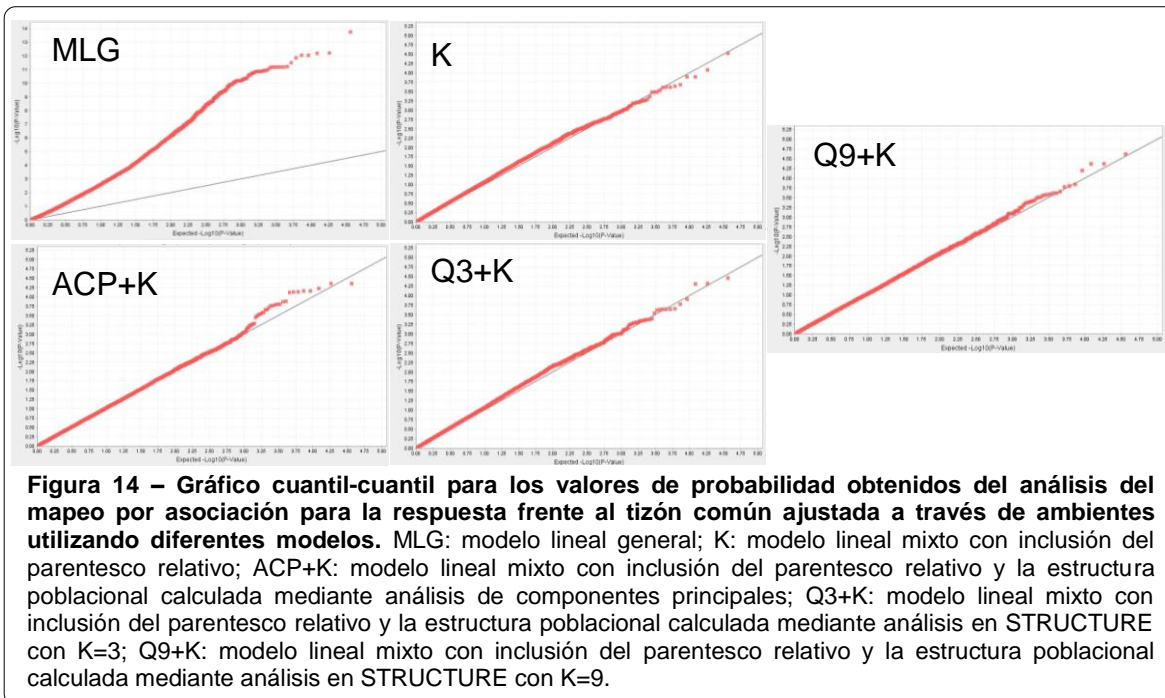
de 5,42, 5,07 y 4,85, respectivamente. Los grupos SSD y FCA presentaron comportamientos intermedios, con medias de 4,53 y 4,69, respectivamente, las cuales no difirieron significativamente entre sí, y sí lo hicieron de las poblaciones BSSS, HA/FADC y S34IL. Las poblaciones que mostraron mayor variabilidad en la RTCaj fueron el grupo Mixto, FCA y CAC/CII, con rangos de 5,79, 4,46, 4,42 y desvíos estándares de 1,57, 1,31 y 1,6, respectivamente. En el extremo opuesto, los grupos que exhibieron menor variabilidad fueron SSD, BSSS y S34IL, con rangos de 2,73, 2,28 y 1,08 y desvíos estándares de 0,76, 0,67 y 0,34, respectivamente.



4.3 Estudio de mapeo por asociación para la resistencia al tizón común

4.3.1 Elección del modelo estadístico

A través de la distribución de los valores p se comparó la capacidad de control del error tipo 1 de cinco modelos estadísticos de MA implementados en el software TASSEL V5 (Fig. 14).



La distribución de los valores p en el MLG, sin corrección por estructura poblacional o parentesco relativo, se alejaron bastante de la distribución esperada en ausencia de asociaciones entre marcadores y la variable estudiada, presentando una inflación significativa y, consecuentemente, un alto nivel de falsos positivos. Dentro de los modelos con control por estructura poblacional o parentesco relativo, el modelo ACP+K fue el que presentó menor capacidad de corrección de falsos positivos, mientras que los tres modelos restantes, K, Q3+K y Q9+K, presentaron un buen ajuste y corrección de estos errores, con leves diferencias entre ellos. Dado que Q9+K fue el modelo que presentó el mejor ajuste para valores p por encima del nivel de significancia estadística establecido, es decir, para valores $p > 0,001$ o $LOD > -3$, este fue seleccionado para ser utilizado en el MA para las variables RTCaj a través de los ambientes y en cada ambiente con el objetivo de estudiar la arquitectura genética de la RTC.

4.3.2 Detección de QTL

Un total de 91 SNPs a lo largo de los 10 cromosomas presentaron asociaciones significativas con la RTCaj (valor $p < 0,001$) ya sea a través de los ambientes, en un ambiente determinado o simultáneamente con dos o más de estas variables (Tabla 6, Fig. 15). Particularmente para cada variable, el total de SNPs con asociaciones significativas fueron 42, 37, 40, 50 y 30 para la RTCaj a través de ambientes, en PE14, FO15, MJ15 y

PE15, respectivamente. Los ESA absolutos para estos SNPs fluctuaron entre 0,76 y 2,01 para la RTCaj a través de ambientes, entre 0,73 y 2,02 para la RTCaj en PE14, entre 0,78 y 1,49 para la RTCaj en FO15, entre 0,77 y 2 para la RTCaj en MJ15, y entre 0,93 y 1,77 para la RTCaj en PE15. Adicionalmente, la proporción de la variación explicada por estos SNPs estuvo en los rangos de 6,4 a 10,7% para la RTCaj a través de ambientes, de 6,7 a 11% para la RTCaj en PE14, de 7,5 a 10% para la RTCaj en FO15, de 6,4 a 11,2% para la RTCaj en MJ15, y de 7,2 a 10,6% para la RTCaj en PE15.

En base a la distancia entre ellos, su E.S.A, su frecuencia alélica y proporción de la variación explicada, los 91 SNPs con asociaciones estadísticamente significativas a la RTCaj fueron agrupados en 59 QTL. Entre estos, seis fueron detectados en todos los análisis, es decir, para la RTCaj a través de ambientes y en cada ambiente (*qTC 1.07.1*, *qTC 1.10.1*, *qTC 3.06.1*, *qTC3.09.1*, *qTC 8.03.5* y *qTC 8.06.1*); cuatro QTL fueron detectados para la RTCaj a través de ambientes y en tres ambientes; y otros seis QTL fueron detectados para la RTCaj a través de ambientes y en dos ambientes. Estos 16 QTL detectados para la RTCaj a través de ambientes y repetidamente en dos o más ambientes fueron identificados como los QTL más estables, mientras que los 43 QTL restantes fueron detectados sólo en una o dos variables. La mayoría de los QTL, 39 de ellos, estuvieron conformados por un solo SNP, mientras que en el otro extremo *qTC 8.06.1* estuvo integrado por 9 SNPs (Tabla 5).

Tabla 6 – SNPs y QTL identificados en el análisis de mapeo por asociación para la respuesta frente a tización común en 4 ambientes.

SNP	QTL	Cr.	Bin	RTCaj a través de amb.			RTCaj PE14			RTCaj FO15			RTCaj MM15			RTCaj PE15		
				Valor p	r ²	Al. E.S.A. n	Valor p	r ²	Al. E.S.A. n	Valor p	r ²	Al. E.S.A. n	Valor p	r ²	Al. E.S.A. n	Valor p	r ²	Al. E.S.A. n
PZE-10-096691	QTC 1.05.1	1	94,090,456	4.97E-04	7.1%	A -1.21 16	5.59E-04	7.4%	A -1.25 16	2.27E-04	8.1%	A -1.4077 16	7.05E-04	6.9%	A -1.2107 16			
PZE-10-096694	QTC 1.07.1	1	94,090,661	1.05			7.27E-04	7.2%	A 0.87591 123	6.88E-05	9.6%	A 1.14975 129						
PZE-10-1188128	QTC 1.08.1	1	227,178,798	1.07			6.14E-04	7.2%	A -1.4501 29	8.47E-04	6.6%	A -1.4738 29	3.15E-04	7.8%	A -1.5244 28	7.29E-04	7.7%	A -1.7667 28
PZE-10-1214422	QTC 1.09.1	1	263,970,996	1.09						7.32E-04	6.8%	A -0.8931 61						
SYN15888	QTC 1.10.1	1	273,061,866	1.10			2.39E-05	10.7%	A 0.93 112	7.98E-04	6.7%	A 0.78253 111	1.93E-05	11.2%	A 0.98043 110	8.38E-04	7.6%	A -1.0811 86
SYN34114		1	274,384,205	1.10			2.70E-04	7.8%	A -0.94 32				2.62E-04	8.0%	A -0.9636 32	4.85E-04	8.2%	A 0.93075 101
PZE-10-1220069		1	274,673,495	1.10			4.19E-04	7.4%	A -0.82 61	7.05E-04	6.6%	A -0.8549 59	5.52E-04	7.2%	A -0.8329 60	2.06E-04	9.5%	A -1.2561 26
PZE-10-1228519		1	274,678,150	1.10			7.06E-04	6.7%	A 0.78 108				9.18E-04	6.5%	A 0.78634 105	8.71E-04	7.9%	A -1.0031 52
PUT-1038-4888486-2131	QTC 1.10.3	1	277,431,599	1.10									6.05E-04	7.3%	A 0.94194 100			
PZE-10-3054671	QTC 2.06.1	2	166,681,398	2.06									7.56E-04	6.7%	A 1.26305 15			
PZE-10-142917	QTC 2.07.1	2	186,783,000	2.07			9.51E-04	6.4%	A 1.04 44	5.41E-04	7.2%	A -1.0738 32	6.81E-04	7.0%	A -0.9781 31			
PZE-10-1188128	QTC 2.07.2	2	188,728,234	2.07			8.25E-04	6.6%	A -0.93 32	3.94E-04	7.5%	A 1.08568 135	5.62E-04	7.1%	A 0.9905 134			
PZE-10-1446585	QTC 3.04.1	3	188,728,300	3.04			6.74E-04	6.7%	A 0.94 137	3.94E-04	7.5%	A 1.08568 135	5.62E-04	7.1%	A 0.9905 134			
SYN6811	QTC 3.05.1	3	188,728,977	3.05			6.74E-04	6.7%	A 0.94 137				7.29E-04	7.1%	A -1.259 151			
PZE-10-3054671	QTC 3.06.1	3	183,417,780	3.06			1.44E-04	8.5%	A 0.93 78				7.15E-04	6.8%	A -1.02384 75	5.16E-04	8.3%	A 1.06918 70
PZD0008_3	QTC 3.07.1	3	163,617,500	3.07			4.34E-05	9.9%	A 0.99 74	2.40E-04	8.0%	A -1.0482 93	2.32E-05	10.9%	A -1.0741 92	1.39E-04	9.9%	A -1.15822 81
PZE-10-112871	QTC 3.08.1	3	171,155,937	3.08			3.14E-04	7.6%	A 1.18 28	2.40E-04	8.0%	A 1.0482 75	6.71E-04	7.1%	A 0.77005 47			
SYN12519	QTC 3.09.1	3	193,829,274	3.09			3.14E-04	7.6%	A 1.18 28	2.40E-04	8.0%	A 1.0482 75	6.71E-04	7.1%	A 0.77005 47			
PZE-10-3136226	QTC 4.03.1	4	218,258,439	4.03			3.14E-04	7.6%	A 1.18 28	2.40E-04	8.0%	A 1.0482 75	6.71E-04	7.1%	A 0.77005 47			
PUT-838-71331783-3183	QTC 4.05.1	4	218,258,439	4.05			3.14E-04	7.6%	A 1.18 28	2.40E-04	8.0%	A 1.0482 75	6.71E-04	7.1%	A 0.77005 47			
PZE-10-3173692	QTC 4.05.2	4	218,258,439	4.05			3.14E-04	7.6%	A 1.18 28	2.40E-04	8.0%	A 1.0482 75	6.71E-04	7.1%	A 0.77005 47			
SYN1498	QTC 4.05.3	4	218,258,439	4.05			3.14E-04	7.6%	A 1.18 28	2.40E-04	8.0%	A 1.0482 75	6.71E-04	7.1%	A 0.77005 47			
PZE-10-4016935	QTC 4.05.4	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.5	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.6	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.7	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.8	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.9	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.10	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.11	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.12	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.13	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.14	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.15	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.16	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.17	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.18	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.19	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.20	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.21	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.22	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.23	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.24	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.25	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.26	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.27	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.28	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.29	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.30	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.31	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.32	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.33	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.183 133	3.97E-04	8.7%	A -1.342 118
PZE-10-4016935	QTC 4.05.34	4	18,444,468	4.05			5.64E-04	7.0%	A -1.18 136	8.95E-04	6.7%	A -0.8981 70	9.43E-04	6.6%	A -1.			

Tabla 6 (continuación) – SNPs y QTL Identificados en el análisis de mapeo por asociación para la respuesta frente a tización común en 4 ambientes.

SNP	QTL	Cr.	Pos. (pb)	RTCaJ a través de amb.			RTCaJ FO15			RTCaJ MLH5			RTCaJ PE15				
				Valor p	r ²	AL, E.S.A. n	Valor p	r ²	AL, E.S.A. n	Valor p	r ²	AL, E.S.A. n	Valor p	r ²	AL, E.S.A. n		
PZE-10016022	QTC 6.01.1	6	30,666,643	6.01	8.25E-04	6.4%	A 1.45	12	8.72E-04	7.2%	A -0.9871	40	7.28E-04	6.7%	A 1.51402	12	
PZE-10030092	QTC 6.01.2	6	69,762,307	6.01	6.88E-04	7.1%	A 0.80643	85	5.66E-04	7.0%	A 0.84652	87	9.54E-04	6.5%	A 0.93344	39	
SYN4805	QTC 6.05.1	6	150,852,925	6.05	4.01E-04	7.2%	A 0.83	89					3.29E-04	7.7%	A 0.87526	85	
PZE-100119574	QTC 6.07.1	6	162,795,044	6.07	8.03E-04	6.6%	A 0.88	51					4.41E-04	7.5%	A 0.96373	51	
PZA02141.1	QTC 6.07.2	6	164,999,362	6.07	8.59E-04	6.6%	A 0.83	62					4.75E-04	7.5%	A 0.80885	111	
SYN30011	QTC 6.07.3	6	165,113,869	6.07	7.24E-04	6.9%	A 0.76	115					7.59E-05	10.3%	A 1.05713	73	
PZE-100126267	QTC 7.02.1	7	43,279,466	7.02	6.48E-05	10.2%	A 1.03	74	1.60E-04	9.0%	A 0.99181	73	1.96E-04	8.8%	A 0.9845	74	
PZE-107031423	QTC 7.03.1	7	43,301,782	7.03	1.68E-04	8.8%	A 0.96	75	6.34E-04	7.0%	A -0.83889	64					
PZE-107069278	QTC 7.03.2	7	138,661,086	7.03													
PZE-107096336	QTC 7.03.2	7	145,280,969	7.03													
SYN11216		7	145,329,114	7.03													
SYN11212		7	145,331,490	7.03													
SYN11213		7	145,331,916	7.03													
SYN3658	QTC 7.03.3	7	150,919,216	7.03													
SYN3660	QTC 7.03.3	7	150,919,219	7.03													
PZE-107110721	QTC 7.03.4	7	155,090,926	7.03													
SYN10522		7	155,209,903	7.03													
PZE-107120325	QTC 7.04.1	7	160,163,522	7.04	8.10E-04	6.7%	A 1.22	142	5.34E-04	8.1%	A 1.26927	129	7.90E-04	6.8%	A 0.80946	43	
PZE-107120360		7	160,165,394	7.04													
PZE-108028996	QTC 8.03.1	8	26,485,396	8.03	3.02E-04	8.4%	A 1.32523	134									
PZE-108027003	QTC 8.03.2	8	26,497,773	8.03	6.34E-04	7.2%	A 0.91016	51									
PZE-108027004	QTC 8.03.2	8	26,497,827	8.03	1.65E-04	9.3%	A 1.02249	114									
PZE-108032073	QTC 8.03.3	8	37,233,691	8.03	2.89E-04	8.1%	A -0.9818	41									
PZE-108033821	QTC 8.03.4	8	40,957,179	8.03	8.88E-04	6.7%	A -2.0207	155									
SYN27067		8	40,957,216	8.03	7.43E-04	7.2%	A 0.7316	81									
PZE-108106831	QTC 8.03.5	8	74,818,934	8.03	3.45E-04	8.0%	A 1.77001	81									
PZE-108106892	QTC 8.06.1	8	159,592,414	8.06	4.90E-04	7.4%	A 1.43566	17	3.85E-04	7.4%	A 1.48849	19	3.22E-04	7.7%	A 1.38257	18	
SYN27236		8	159,742,219	8.06	6.97E-04	7.1%	A -0.9014	43									
PZE-108107052		8	159,789,374	8.06	5.65E-04	7.2%	A 0.80	111									
PZE-108107063		8	159,806,929	8.06	4.05E-04	7.3%	A -0.93	43									
SYN30177		8	159,894,589	8.06	4.31E-04	7.2%	A -0.89	46									
PZE-108127168		8	159,897,193	8.06	4.29E-04	7.3%	A -0.93	45									
SYN27230		8	159,898,059	8.06	4.32E-04	7.8%	A -0.96419	50									
PZE-108127168		8	159,898,056	8.06	2.55E-04	7.7%	A -0.86	53									
SYN27240		8	159,898,066	8.06	1.71E-04	8.7%	A -0.9408	50									
PZE-108107072		8	159,898,745	8.06	1.67E-04	8.4%	A 0.98814	114									
PZE-108111057	QTC 8.06.2	8	162,439,278	8.06	1.10E-04	9.3%	A -1.0876	46									
SYN30177	QTC 8.06.3	8	163,572,073	8.06	8.82E-04	6.4%	A -0.9175	52									
PZE-108127168	QTC 8.07.1	8	169,928,381	8.07	7.89E-04	6.9%	A -0.9818	132									
SYN2761	QTC 9.02.1	9	12,676,972	9.02	8.22E-04	6.5%	A -0.80	79									
PZE-109002030	QTC 9.03.1	9	100,880,411	9.03	6.63E-04	6.9%	A -0.8573	73									
PZE-109005406	QTC 9.04.1	9	102,624,465	9.04	3.89E-04	7.4%	A 1.07829	77									
PZE-110050269	QTC 10.04.1	10	94,800,227	10.04	2.93E-04	7.8%	A 1.14384	33									
SYN22123	QTC 10.05.1	10	129,159,177	10.05	7.89E-04	7.1%	A -0.7923	110									
					4.43E-04	7.8%	A 0.92274	35									
					9.53E-04	6.5%	A -0.8237	78									
					1.80E-04	8.3%	A 1.06128	74									
					2.80E-04	7.9%	A 1.15889	45									
					8.18E-04	6.9%	A -0.8966	45									
					9.48E-04	7.4%	A 0.94072	104									
					7.82E-04	7.8%	A -1.0834	37									
					2.67E-04	8.9%	A -1.0894	43									
					2.67E-04	8.9%	A 1.08935	107									
					2.80E-04	9.3%	A -1.1589	38									

Cr.: Cromosoma; Pos.: posición física en el cromosoma en base a la secuencia de referencia de [genotipo B73]; AL: Alelo de referencia en el cálculo del efecto de sustitución alélica; E.S.A.: efecto de sustitución alélica; n: número de individuos con el alelo indicado.

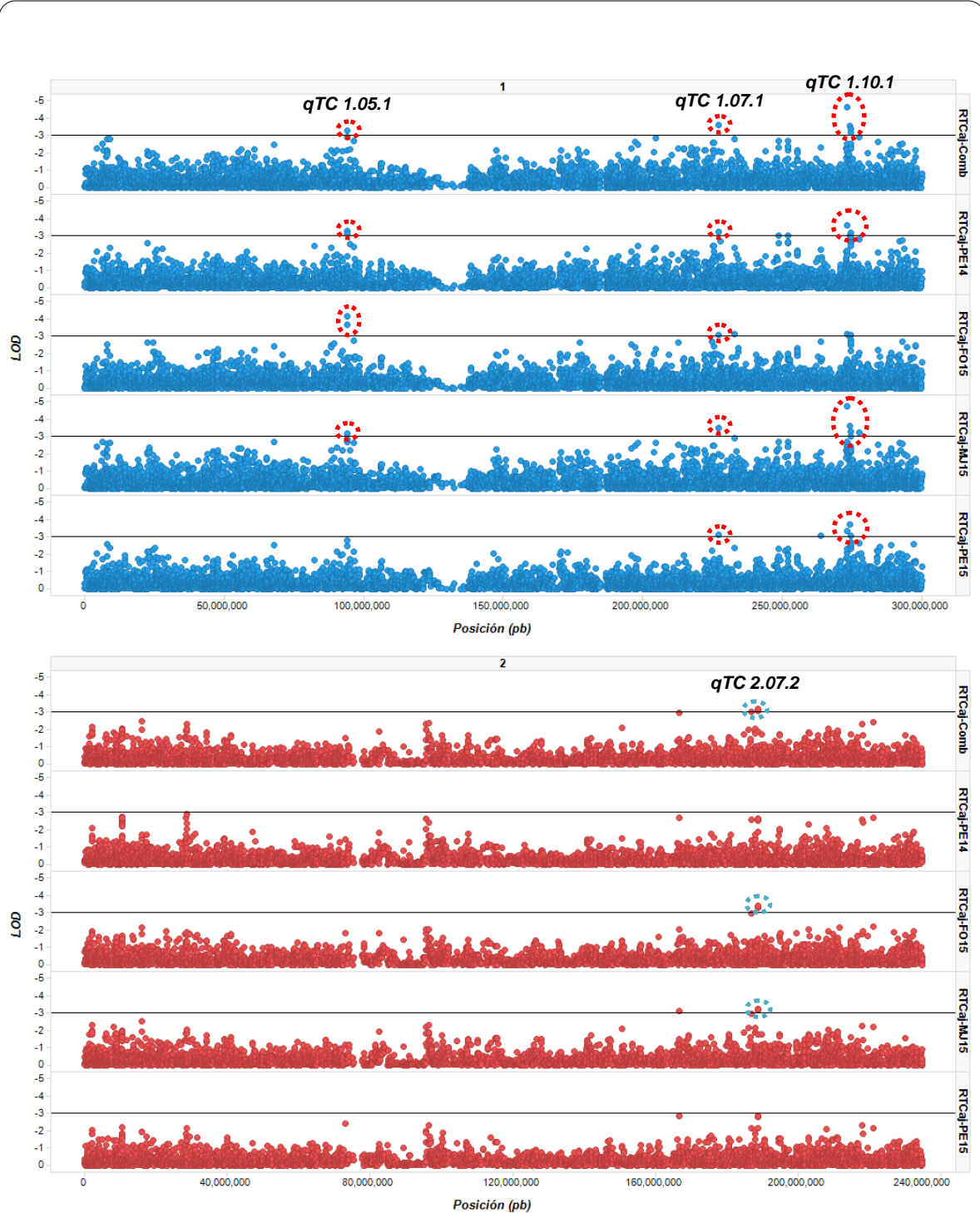


Figura 15 – Logaritmo en base 10 de los valores de probabilidad (LOD) resultantes del mapeo por asociación para la respuesta frente a tizón común ajustada (RTCaJ) a través de los ambientes (RTCaJ comb) y para cada ambiente. Las circunferencias indican los SNPs significativos (valores LOD por debajo de -3) para aquellos QTL identificados en RTCaJ comb y en al menos 2 ambientes.

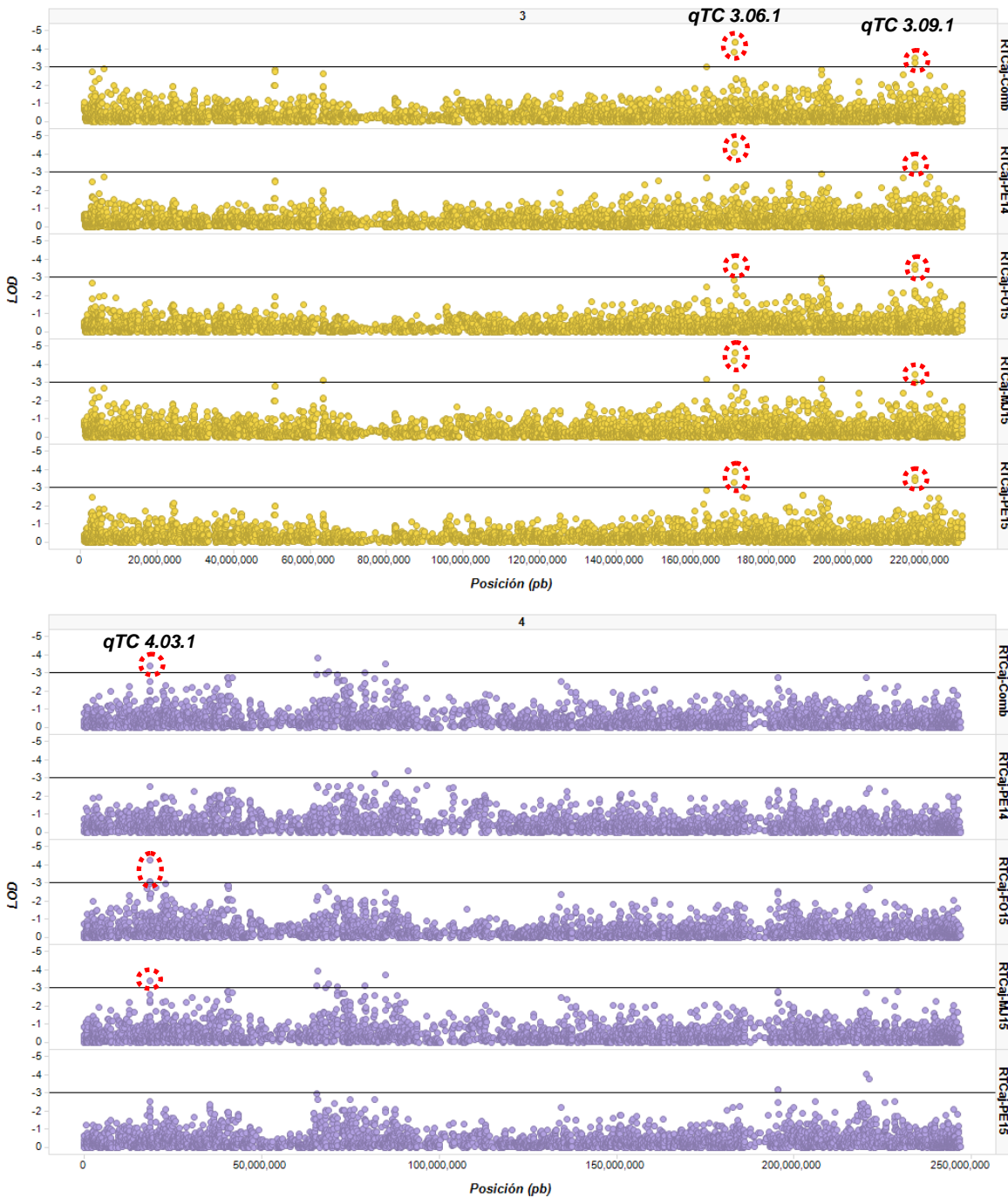


Figura 15 (continuación) – Logaritmo en base 10 de los valores de probabilidad (LOD) resultantes del mapeo por asociación para la respuesta frente a tizón común ajustada (RTCaJ) a través de los ambientes (RTCaJ comb) y para cada ambiente. Las circunferencias indican los SNPs significativos (valores LOD por debajo de -3) para aquellos QTL identificados en RTCaJ comb y en al menos 2 ambientes.

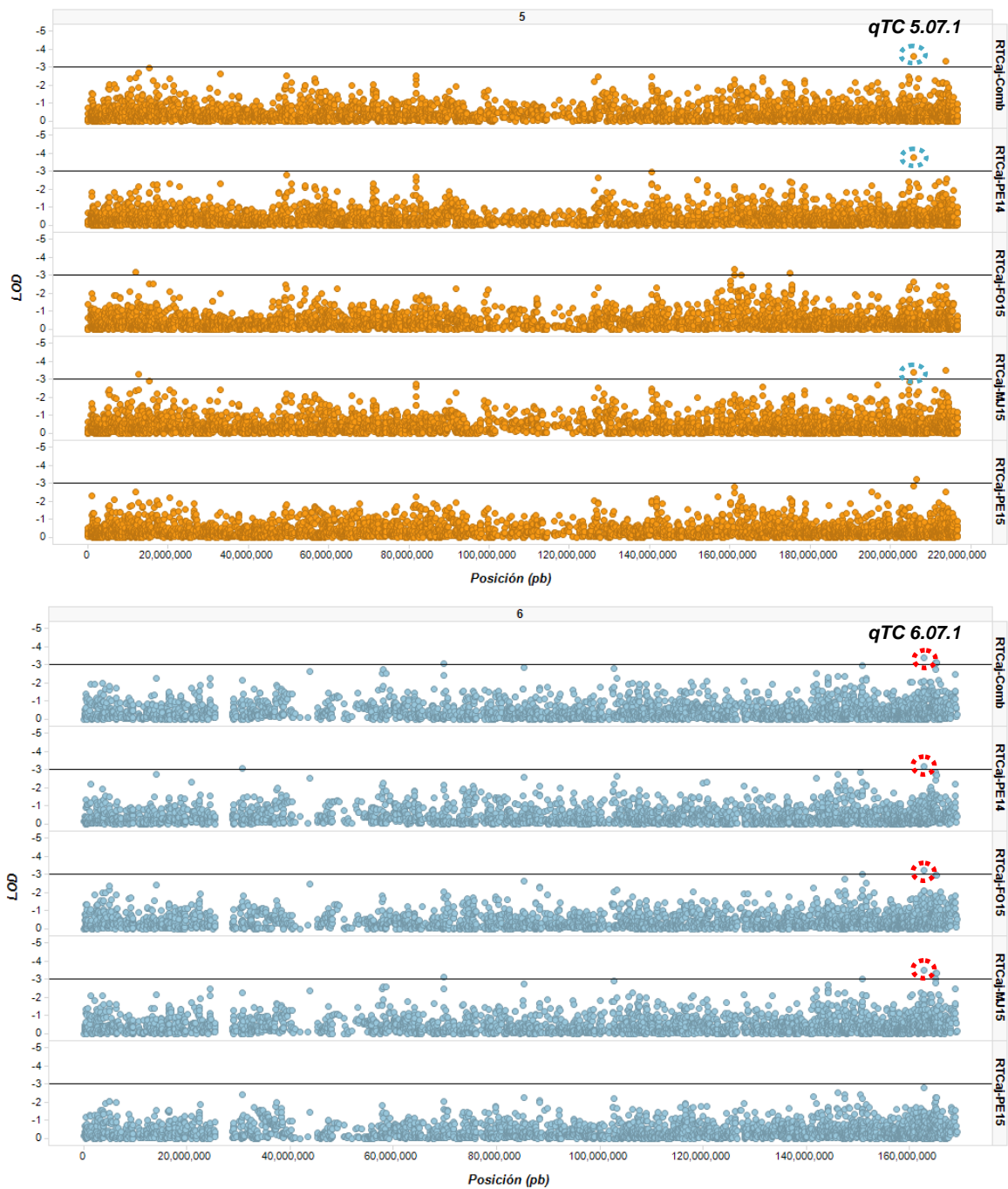


Figura 15 (continuación) – Logaritmo en base 10 de los valores de probabilidad (LOD) resultantes del mapeo por asociación para la respuesta frente a tizón común ajustada (RTCaJ) a través de los ambientes (RTCaJ comb) y para cada ambiente. Las circunferencias indican los SNPs significativos (valores LOD por debajo de -3) para aquellos QTL identificados en RTCaJ comb y en al menos 2 ambientes.

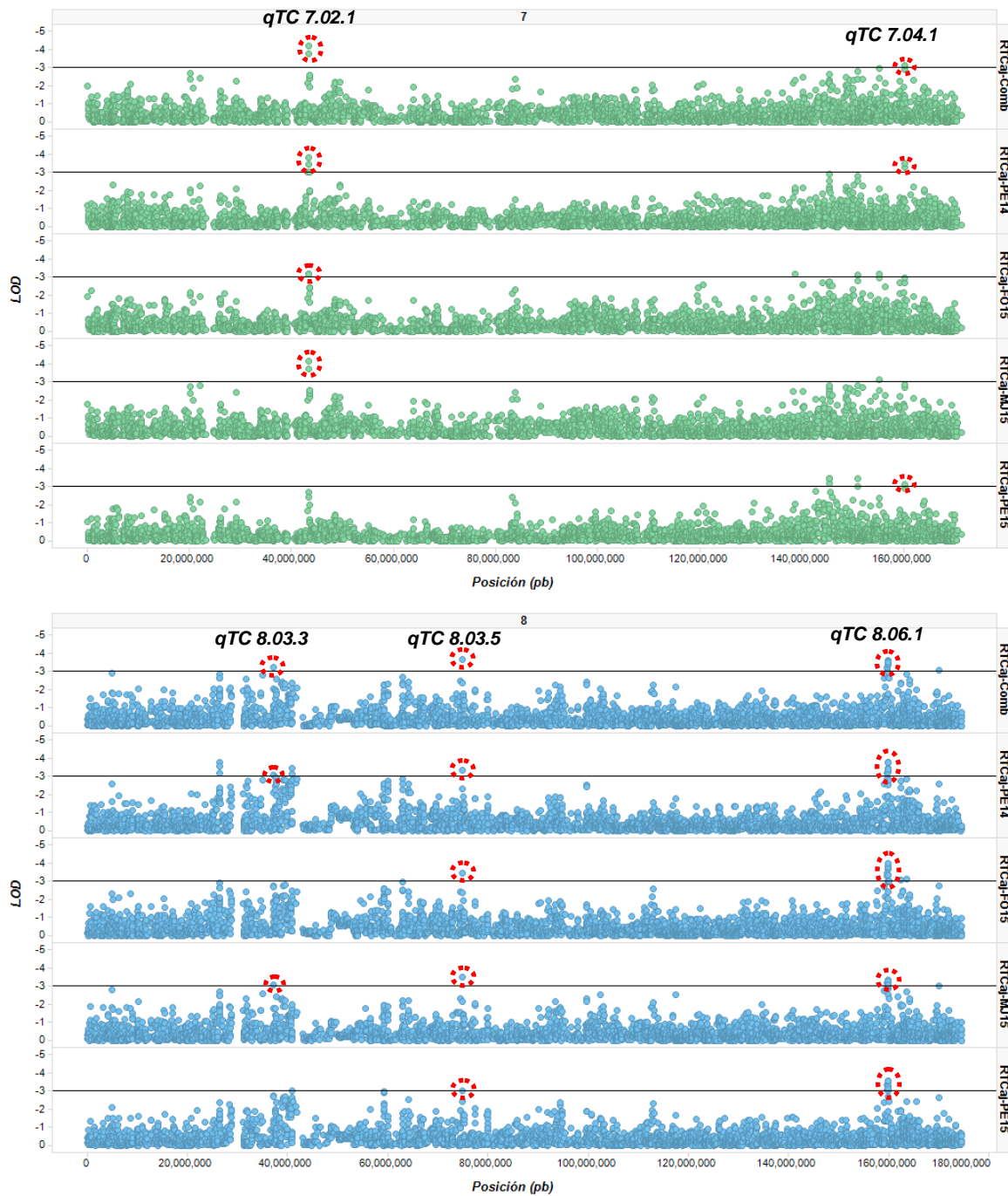


Figura 15 (continuación) – Logaritmo en base 10 de los valores de probabilidad (LOD) resultantes del mapeo por asociación para la respuesta frente a tizón común ajustada (RTCaj) a través de los ambientes (RTCaj comb) y para cada ambiente. Las circunferencias indican los SNPs significativos (valores LOD por debajo de -3) para aquellos QTL identificados en RTCaj comb y en al menos 2 ambientes.

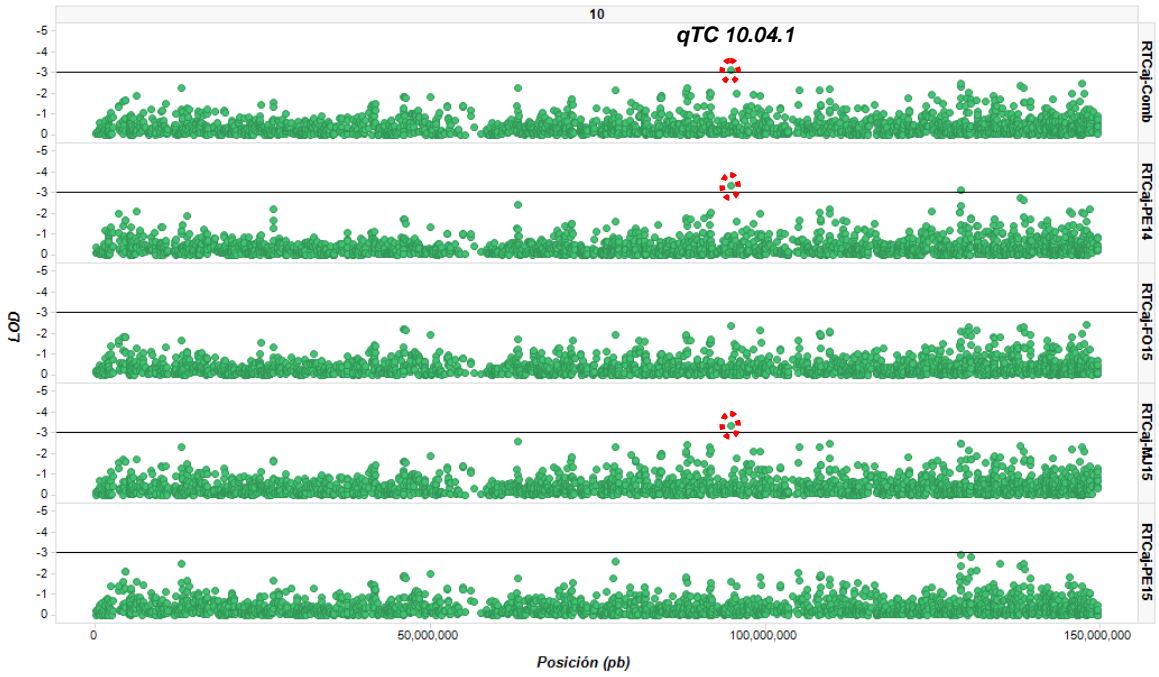
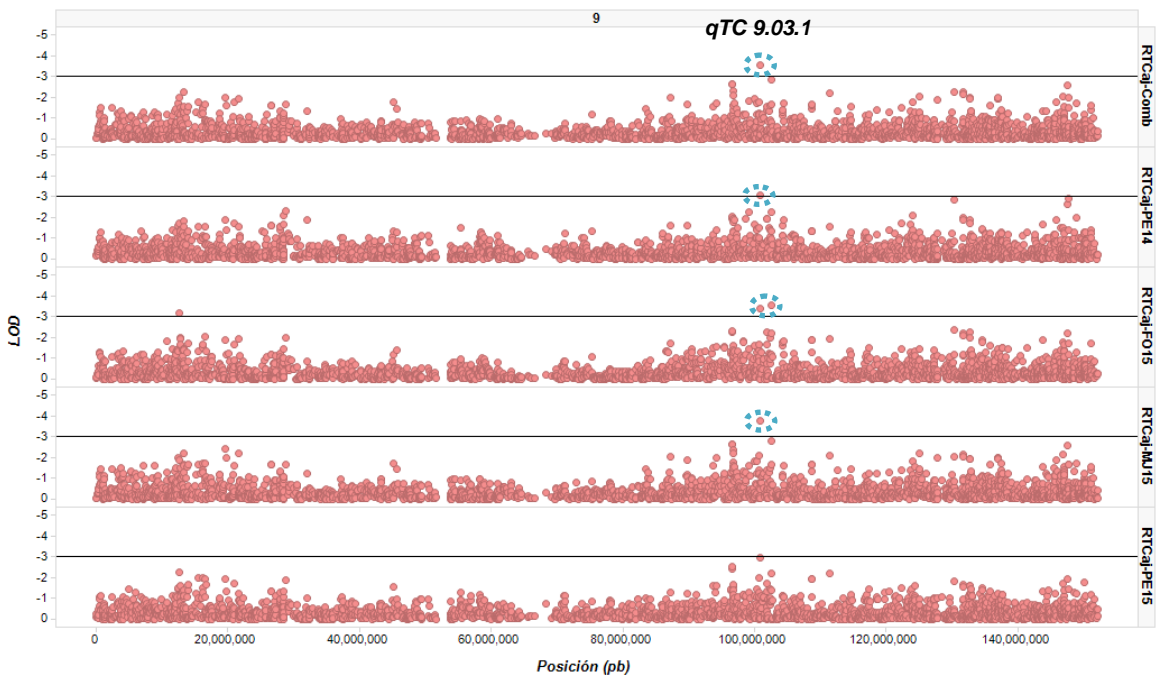


Figura 15 (continuación) – Logaritmo en base 10 de los valores de probabilidad (LOD) resultantes del mapeo por asociación para la respuesta frente a tizón común ajustada (RTCaj) a través de los ambientes (RTCaj comb) y para cada ambiente. Las circunferencias indican los SNPs significativos (valores LOD por debajo de -3) para aquellos QTL identificados en RTCaj comb y en al menos 2 ambientes.

En el Anexo I (Tabla 3) se encuentra detallado el estado alélico para cada una de las líneas que integraron el análisis de MA para los 16 QTL más estables (Fig. 16). Las frecuencias del alelo que confiere en mejor comportamiento para estos QTL oscilaron entre un mínimo de 9,2% para *qTC 1.05.1* y un máximo de 94,2% para *qTC 8.03.3*.

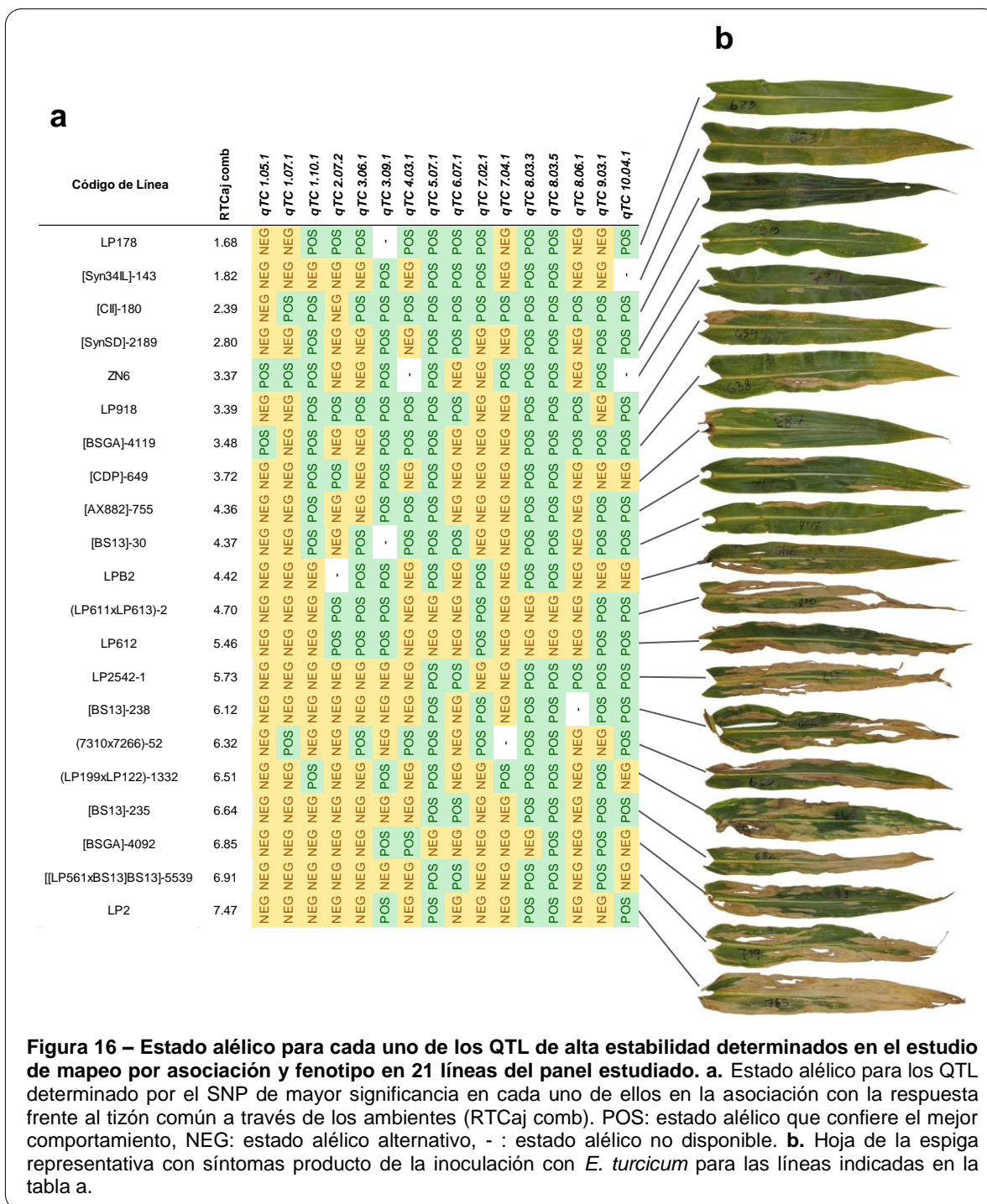
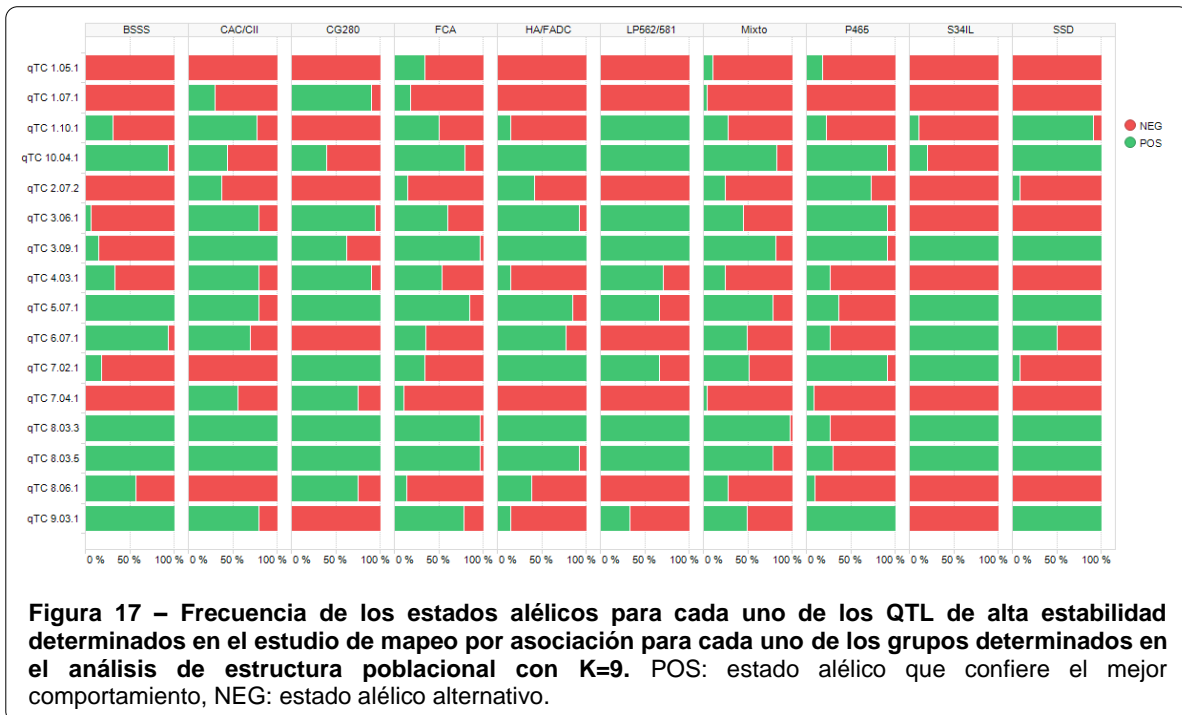


Figura 16 – Estado alélico para cada uno de los QTL de alta estabilidad determinados en el estudio de mapeo por asociación y fenotipo en 21 líneas del panel estudiado. a. Estado alélico para los QTL determinado por el SNP de mayor significancia en cada uno de ellos en la asociación con la respuesta frente al tizón común a través de los ambientes (RTCaj comb). POS: estado alélico que confiere el mejor comportamiento, NEG: estado alélico alternativo, -: estado alélico no disponible. **b.** Hoja de la espiga representativa con síntomas producto de la inoculación con *E. turcicum* para las líneas indicadas en la tabla a.

Al analizar las frecuencias alélicas para estos QTL en las subpoblaciones determinadas en el análisis de estructura poblacional con $k=9$, se puede observar que todos los QTL presentaron polimorfismo en al menos tres de las subpoblaciones y que la mayoría lo presentó en cinco o más subgrupos (Fig. 17). Por otra parte, hubo dos subpoblaciones, las denominadas FCA y Mixta, en las que se observó polimorfismo para todos los QTL mientras que, en el otro extremo, el subgrupo S34IL presentó polimorfismo en sólo dos QTL.



5. DISCUSIÓN

5.1 Estructura genética del panel estudiado

En el presente estudio, la aplicación de diversas técnicas multivariadas permitió identificar los diferentes subgrupos que componen la estructura poblacional de un panel de líneas pertenecientes al Programa de Mejoramiento de Maíz Templado de la EEA INTA Pergamino y establecer evidencia cuantitativa de la presencia de estos subgrupos.

En concordancia con lo informado en otros estudios de estructura genética poblacional (Lu *et al.*, 2009; Semagn *et al.*, 2012; Wen *et al.*, 2011; Yan *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2011), el logaritmo natural de la probabilidad de los datos ($\ln P(D)$) resultante del análisis en STRUCTURE no permitió determinar concluyentemente el número más adecuado de subgrupos para el panel de estudio, dado que se incrementó de forma continua con el aumento del número de subpoblaciones, tendencia que en nuestro análisis se produjo hasta $k=12$. Por el contrario, la estadística *ad hoc* ΔK propuesta por Evanno *et al.* (2005) constituyó una herramienta eficaz que permitió identificar claramente dos niveles de estructura poblacional: un nivel de estructura primaria de tres subgrupos para el cual ΔK alcanzó su valor máximo, del que deriva un segundo nivel con nueve subgrupos por la separación de las líneas comprendidas en el más grande de ellos en siete nuevos clústeres, identificado por el segundo pico de mayor magnitud para ΔK . Como se mencionó en la sección 3.4.1.1, la asignación de las líneas que componen el panel a los diferentes grupos en $k=9$ es más consistente con la genealogía de las líneas y permitió clasificar en mejor detalle la amplia diversidad de orígenes presentes en el panel. Una interpretación similar de la estadística ΔK fue aplicada por Muñoz-Amitraín *et al.* (2014) al estudiar la estructura poblacional de una amplia colección de accesiones de cebada, quienes observaron que el segundo pico de mayor valor para esta estadística coincidía con el número de subgrupos que mejor dividía a los integrantes del panel en base a su diversidad genética, mientras que su agrupación para el mayor pico de ΔK era correcta pero insuficiente para explicar esta diversidad. En cuanto al valor Q mínimo utilizado para asignar a los individuos a las diferentes subpoblaciones, que en nuestro estudio fue establecido en 0,5, cabe destacar que si bien mayores valores (0,6 a 0,8) son utilizados normalmente con el mismo fin en estudios de caracterización molecular (Lu *et al.*, 2009; Olmos *et al.*, 2014, 2016; Semagn *et al.*, 2012; Wen *et al.*, 2011; Yan *et al.*, 2009), este estuvo en coincidencia con otros estudios (Wu *et al.*, 2016) y con lo determinado por Van Inghelandt *et al.* (2010). Estos autores indicaron que este umbral debe ser menos estricto

si el número de subpoblaciones es muy alto, como sucede en nuestro estudio para $k=9$. De esta manera, si el valor Q utilizado para la asignación a subpoblaciones hubiera sido, por ejemplo, de 0,8, el 66,5% de los individuos hubiera sido clasificado en el grupo Mixto, dificultando la interpretación de los resultados.

Resultados concordantes a los obtenidos mediante el análisis en STRUCTURE fueron obtenidos mediante el ACP y el análisis de conglomerados. La misma estructura primaria de tres subgrupos detectados en $k=3$ fue identificada en el ACP mediante el gráfico de dispersión de las primeras dos CP, mientras que todas las subpoblaciones determinadas en $k=9$, excepto P465, FCA y LP562/581, pudieron ser individualizadas claramente en el gráfico de dispersión de las CP 3 y 4. El hecho de que los individuos representantes de los tres grupos mencionados se presenten agrupados con un alto grado de solapamiento podría ser consecuencia de que las diferencias a nivel molecular entre ellos para los 36.665 SNPs analizados sea parte de la variación no explicada por las primeras cuatro CP, que en conjunto explican sólo el 22,7% de esta variación. Asimismo, la baja proporción de la variación explicada estas CP indica una alta complejidad en la estructura genética de la población analizada, ya que la variancia total para la gran cantidad de *loci* evaluados no pudo ser resumida eficientemente en un número limitado de CP. Similares resultados fueron obtenidos por Lu *et al.* (2009), quienes estudiaron una amplia colección de líneas de maíz y observaron que el ACP fue incapaz de detectar todos los grupos del nivel de estructura secundaria de ese panel.

Por otro lado, el dendograma producido a partir de las D_R con el método UPGMA fue eficaz en agrupar conjuntamente a los grupos determinados a partir del estudio en STRUCTURE para $k=9$ en base a su origen genético, tipo racial y a su aptitud combinatoria. A diferencia del análisis en STRUCTURE y el ACP, este método dividió a las líneas en una estructura primaria de cuatro grupos principales. Los grupos con mayoría de líneas semi-dentadas SSD, HA/FADC y las líneas derivadas de híbridos pertenecientes al grupo FCA se ubicaron en un mismo grupo mayor, y en la misma rama principal que el grupo BSSS de origen dentado. De esta manera, en esta rama principal se agruparon mayormente líneas dentadas o semi-dentadas seleccionadas por aptitud combinatoria contra probadores de origen *flint* argentino. Por otra parte, los materiales de textura *flint* o semi-*flint* de los grupos S34IL, LP562/581, CAC/CII, P465 y las líneas de origen *flint* argentino del grupo FCA se ubicaron en un mismo grupo mayor, y en la misma rama principal que el grupo CG280. Consecuentemente, en esta segunda rama principal

se ubicaron mayoritariamente líneas *flint* o *semi-flint* seleccionadas por aptitud combinatoria contra probadores de tipo dentados del grupo BSSS. Otra de las diferencias en el agrupamiento de las líneas entre los resultados del análisis de STRUCTURE y el obtenido en el dendograma reside en la clasificación de las líneas del grupo FCA: el segundo permitió separar a las líneas de origen Flint Argentino ubicándolas junto con el resto de los materiales flint, de líneas derivadas de híbridos comerciales argentinos que se situaron en cercanía a las líneas derivadas de híbridos pertenecientes al grupo HA/FADC.

El agrupamiento de las líneas del panel mediante estas técnicas presentó buena coincidencia con los resultados obtenidos por Olmos *et al.* (2014, 2016), quienes caracterizaron molecularmente un panel más acotado de estas líneas con SSRs e identificaron una estructura de cuatro subpoblaciones. La asignación de las líneas obtenida por estos autores fue muy similar a la del presente trabajo para las subpoblaciones P465, BSSS y SSD (denominada en esos estudios como LP299-2), mientras que las líneas agrupadas en el subgrupo denominado Compuesto Argentino Caribe por estos autores se agruparon en su mayoría en el grupo CAC/CII y en menor medida en el grupo FCA en el presente análisis. Respecto a las líneas asignadas al grupo Mixto por estos autores, algunas de ellas fueron clasificadas en la misma categoría en el presente estudio mientras que otras pudieron ser asignadas efectivamente a una de las nueve subpoblaciones definidas en $k=9$. La capacidad del presente estudio para caracterizar con más detalle la compleja estructura genética del germoplasma desarrollado por el Programa de Mejoramiento de Maíz Templado de la Estación Experimental Agropecuaria (EEA) INTA Pergamino y la identificación de un mayor número de subgrupos en este germoplasma podría ser explicada por diversos factores: mayor número de genotipos evaluados, diferencias en la proporción de genotipos representativos de cada subgrupo entre los paneles de estudio, una mayor densidad de genotipado o el tipo de marcador molecular utilizado.

La creación de grupos heteróticos en maíz se basa en la selección a largo plazo. Mientras que el desarrollo de grupos heteróticos en maíz templado en Norteamérica comenzó hace alrededor de 100 años luego de los primeros estudios en endocría y heterosis (Shull, 1952), el mejoramiento en los Programas de INTA en Argentina hasta fines de la década de 1980 estuvo enfocado en la generación de compuestos de amplia base genética y su mejora mediante métodos como la selección recurrente, con menor atención al desarrollo

de grupos heteróticos (Olmos *et al.*, 2014), el cual comenzó a cobrar mayor importancia a partir de esta década. Esto permite entender por qué la división entre grupos heteróticos no fue del todo clara en este estudio, si bien el análisis de clústeres permitió dividir al panel estudiado en dos ramas principales con un patrón relacionado a la mejora por aptitud combinatoria de las líneas.

Por último, una de las ventajas de la aplicación de estos análisis multivariados consistió en permitir clasificar a líneas de fondo genético desconocido, como son todas aquellas derivadas de poblaciones desarrolladas a partir de la autofecundación de híbridos comerciales, y de líneas derivadas de poblaciones de base genética amplia cuya clasificación a partir su genealogía resultaría imprecisa.

5.2 Diversidad genética y relaciones de parentesco en el panel estudiado

Todas las líneas incluidas en el análisis de caracterización molecular presentaron algún grado de heterocigosis residual al ser analizadas con el conjunto 37k, la cual fluctuó entre en 0,1 y 9%, lo que indica que no se encuentran completamente estabilizadas. Si bien todas estas líneas fueron desarrolladas a través de diversas generaciones de autofecundación, es esperable encontrar un cierto nivel de heterocigosis residual, la cual fue efectivamente detectada por el genotipado con alta densidad de marcadores utilizado en este estudio.

Entre las 18.145 comparaciones de a pares para las 191 líneas, el 95,1% se encontró en una D_R superior a 0,3, y sólo el 0,9% estuvo por debajo de 0,1 para este parámetro. Coincidentemente, los coeficientes de K para el 95% de las comparaciones estuvieron por debajo de 0,5. Similares resultados fueron observados por Olmos *et al.* (2016), quienes encontraron valores de K menores o iguales a 0,05 para el 93% de las comparaciones al estudiar un panel similar. Esto indica, por un lado, la baja redundancia entre las líneas incluidas y, por el otro, la potencialidad de la mayoría de ellas para aportar variabilidad a través de nuevos alelos en un programa de mejoramiento. Las D_R entre grupos presentaron una buena concordancia con los orígenes genéticos de las líneas que componen cada uno de ellos: las menores distancias se observaron entre las poblaciones FCA, P465, LP562/581 y CAC/CII, que representan el germoplasma Flint Argentino, mientras que las mayores distancias se encontraron entre el subgrupo BSSS y los materiales flint de los grupos P465, S34IL y CG280. Por otro lado, la D_R promedio entre individuos pertenecientes al mismo grupo permitió evaluar la divergencia genética interna

de cada uno de ellos. Utilizando este criterio, los grupos que mostraron mayor variabilidad genética fueron FCA y HA/FADC, mientras que la menor variabilidad interna fue observada para S34IL.

El análisis de los coeficientes K reveló una historia familiar compleja entre los individuos que componen el panel, consistente con la historia del programa de mejoramiento en el cual fueron desarrolladas. Para aquellas comparaciones entre individuos de genealogía conocida, estos coeficientes se asimilaron suficientemente a los coeficientes de coancestría determinados a partir de la genealogía de las líneas. El promedio de K entre individuos de los diferentes grupos establecidos a partir del análisis de estructura poblacional fue 0 (o cercano a 0) para todos los grupos, de lo que se desprende que prácticamente no hay ningún tipo de parentesco o relacionamiento familiar entre individuos de diferentes poblaciones. Esto indica que el análisis de estructura poblacional fue capaz de separar a las líneas de tal manera que el grado de relacionamiento entre individuos de diferentes grupos sea mínimo o nulo. Por el contrario, sí se observaron relaciones de parentesco entre individuos de la misma subpoblación, encontrándose el valor máximo de K promedio para S34IL, compuesta por nueve líneas derivadas de la misma población sintética y, por lo tanto, con un alto grado de parentesco. En el otro extremo, el menor valor fue observado para la población FCA, compuesta por líneas de diversos orígenes y que en la mayoría de los casos no tiene ningún tipo de relación genealógica. De esta manera, y como era de esperarse, se observó un patrón inverso entre distancia genética y coeficiente de parentesco entre individuos de la misma subpoblación, conforme a lo informado por otros autores (Semagn *et al.*, 2012).

5.3 Extensión del desequilibrio de ligamiento y potencial para el mapeo por asociación

Diversos estudios previos han medido la caída del DL en maíz en diferentes colecciones de germoplasma con varios tipos y densidades de marcadores moleculares (Yan *et al.*, 2009; Wen *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2004; Tenaillon, 2001; Remington *et al.*, 2001; Ching *et al.*, 2002). Comparado a la mayoría de estos estudios, la caída del DL para el panel de líneas estudiado en el presente trabajo fue más lenta, lo que podría estar relacionado con el tamaño de la población estudiada, su diversidad genética, o el grado de parentesco entre los individuos que las componen (Zhang *et al.*, 2004). Si bien las relaciones de parentesco para la mayoría de las comparaciones entre líneas fueron prácticamente nulas, ciertas subpoblaciones, como S34IL, CG280 y CAC/CII presentaron un fuerte grado de

consanguinidad intrapoblacional, factor que puede provocar un aumento del DL. En un estudio previo de DL con 74 SSRs en este germoplasma, Olmos *et al.* (2016) encontraron bajos valores de DL y ninguna relación entre su caída y la distancia entre marcadores. Las diferencias entre nuestros resultados y los de aquel trabajo podrían deberse al tipo de marcadores utilizados y a la gran diferencia en la densidad de genotipado entre los dos estudios.

El promedio de r^2 puede ser utilizado para predecir la potencia de una matriz genotípica de marcadores moleculares para el MA en un panel determinado. El umbral de r^2 normalmente utilizado en maíz para caracterizar la caída del DL es de 0,1, de manera que esta es expresada como la distancia física para la cual el r^2 promedio alcanza este valor. Utilizando estos criterios, la caída del DL para el panel de líneas caracterizado en el presente estudio fue de 1.397.492 pb, lo que sugiere que un mínimo de alrededor de 2.000 SNPs distribuidos equitativamente a lo largo del genoma serían necesarios para poder explorarlo por completo en un estudio de MA. Sin embargo, se observó una variación considerable para r^2 dentro de una distancia determinada por diferencias en el DL entre diferentes regiones cromosómicas. Similares patrones de variación del DL fueron reportados por otros autores (Wen *et al.*, 2011; Yan *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2004). Esto implica que un mayor número de marcadores serían necesarios para la implementación exitosa de análisis de MA que la cantidad calculada en base al r^2 promedio. Dado que la distancia entre marcadores promedio para el conjunto 37k es de 65.458 pb, 21 veces menor a la distancia de caída del DL, y que para esta distancia r^2 promedio fue de 0,21, se espera contar con una buena potencia para la detección de asociaciones entre marcadores moleculares y sitios funcionales en estudios de MA utilizando esta información genotípica. Por otro lado, dado que como se mencionó anteriormente, la caída de DL fue más lenta a la exhibida por paneles utilizados en otros estudios de MA en maíz, se espera una menor resolución que en esos estudios, aunque superior a cualquier análisis de ML.

5.4 Variabilidad en el comportamiento frente al tizón común en el panel estudiado

El nivel de desarrollo de una enfermedad generada por un patógeno fúngico en un hospedante determinado depende de numerosos factores, como el grado de penetración del patógeno, su tasa de crecimiento luego de la infección, el período de latencia, el número y tamaño de las lesiones, la tasa de esporulación del patógeno, entre otros (Craven y Fourie, 2011). Todos estos factores varían en función de la raza del patógeno,

la resistencia genética del hospedante, las condiciones ambientales y la interacciones entre estos factores. En el presente estudio, se observó una amplia variabilidad fenotípica en la RTC en los cuatro ambientes de evaluación y una alta consistencia en los fenotipos observados a través de estos ambientes. Esto implica que tanto las condiciones ambientales como la técnica de inoculación permitieron generar condiciones propicias para el desarrollo de la enfermedad de manera que se exhiban las diferencias genéticas en el comportamiento frente al tizón común de los genotipos. Si bien hubo diferencias en factores ambientales entre ambientes de evaluación durante el período entre inoculación y evaluación, como la temperatura y la humedad relativa (medida indirecta de la longitud de los períodos de mojado foliar), que podrían haber afectado diferencialmente al desarrollo de la enfermedad, la respuesta de los genotipos fue muy estable, como lo muestran los altos coeficientes de correlación entre ambientes (mayores a 0,8). FO15 y MJ15 fueron los ambientes en los cuales los factores ambientales analizados fueron más semejantes, y de manera coincidente, para los cuales la respuesta de los genotipos frente a la enfermedad mostró la mayor correlación.

Adicionalmente, la escala utilizada en la evaluación fue adecuada para captar la variabilidad fenotípica en cada uno de los ambientes de evaluación. El uso de esta escala numérica, si bien presenta subjetividad y requiere experiencia en su implementación por parte del evaluador, presenta las ventajas de ser de rápida evaluación y permitir resumir en un solo parámetro varios aspectos que hacen al comportamiento diferencial de los genotipos frente a la enfermedad: intensidad, severidad, y tipo, tamaño y distribución de las lesiones. Chen *et al.* (2016) encontraron una alta correlación entre la evaluación realizada mediante esta escala y el tamaño de lesión al caracterizar una población de RILs para el comportamiento frente a la enfermedad.

La buena consistencia a través de ambientes se vio reflejada en altos coeficientes de correlación entre localidades, en una baja proporción de la variancia explicada por el efecto de los ambientes y de la interacción genotipo por ambiente, y en un alto valor de la heredabilidad en sentido amplio para el carácter a través de los ambientes. La heredabilidad en sentido amplio a través de ambientes obtenida en esta evaluación fue similar o algo superior a las obtenidas por algunos autores al estudiar esta enfermedad en paneles diversos de líneas (Poland *et al.*, 2011; Van Inghelandt *et al.*, 2012; Wisser *et al.*, 2008), y superior a las obtenidas por otros autores al estudiar poblaciones biparentales (Chen *et al.*, 2016; Zwonitzer *et al.*, 2010).

La distribución continua observada en la RTCaj a través de los ambientes y en cada ambiente indica una compleja arquitectura genética en la herencia del carácter para el panel estudiado, de naturaleza completamente cuantitativa o conferida por los efectos de genes tanto cuantitativos como cualitativos. Por otra parte, la caída marcada en las frecuencias de la distribución de estas variables en valores superiores a 7, podría indicar un descarte de genotipos de alta susceptibilidad por efecto de la presión de selección a través de numerosos ciclos de mejoramiento en ambientes de la región templada maicera de nuestro país, donde la aparición de la enfermedad es frecuente. Este estudio permitió identificar una gran cantidad de genotipos de diversos orígenes genéticos con excelente y estable comportamiento frente al TC, con valores de RTCaj a través de los ambientes por debajo de 3. Todas las subpoblaciones determinadas en $k=9$, excepto BSSS y CG280, incluyeron al menos uno de estos genotipos resistentes. Cabe resaltar que todas las líneas pertenecientes al grupo S34IL estuvieron en este rango. Adicionalmente, hubo grandes diferencias en la variabilidad para la RTAaj expuesta por cada uno de los grupos, la cual estuvo relacionada positivamente en líneas generales con la divergencia genética interna de cada subpoblación, evaluada a partir de la D_R promedio entre individuos pertenecientes al mismo grupo.

5.5 Parámetros relevantes al mapeo por asociación y elección del modelo

El panel ideal para el MA es una población de fondo genético uniforme, el cual no afecte significativamente la expresión del carácter a analizar. Sin embargo, la mayoría de las especies cultivadas que han pasado por procesos de domesticación y mejoramiento, como el maíz, presentan una profunda estratificación en estructura genética poblacional y complejas relaciones de parentesco entre individuos (Flint-García *et al.*, 2003). La estructura poblacional se caracteriza por la presencia de diferencias sistemáticas en las frecuencias alélicas entre subpoblaciones originadas por diferencias en ascendencia, las cuales pueden llevar a asociaciones espurias en estudios de MA (Yu y Buckler, 2006). En el presente trabajo, hemos mostrado que el panel de estudio presenta una compleja estructura genética compuesta por diferentes niveles, los cuales están representados por diferentes subpoblaciones. Asimismo, estas subpoblaciones difirieron significativamente ($p<0,001$) en la respuesta frente al TC, característica cuya arquitectura genética fue el objeto de estudio mediante el MA. Por otro lado, se detectaron patrones complejos de relaciones de parentesco dentro de estos subgrupos, con diversos grados de coeficientes K entre los individuos que los componen. Todos estos factores justificaron la

implementación de un modelo de MA que permitiera incluir la estimación de sus efectos y su corrección.

El enfoque propuesto por *Yu et al.* (2006) utiliza un modelo mixto que incluye a la estructura poblacional como efecto fijo y a la matriz de K como efecto aleatorio y permitió corregir eficientemente las asociaciones espurias producto de los factores mencionados. Dentro de las diferentes variantes de este modelo evaluadas en base a la matriz de estructura poblacional utilizada, el modelo Q9+K fue el que permitió el mejor ajuste. Esto podría estar relacionado a que la estructura poblacional obtenida en STRUCTURE para $k=9$ permitió explicar con más detalle las variaciones en el carácter estudiado a lo largo de la compleja estructura poblacional observada. Algunos autores (*Van Inghelandt et al.*, 2009, *Yang et al.*, 2011) informaron similares o mejores niveles de ajuste con la utilización de la matriz de CP para la corrección por efectos de estructura poblacional, lo que permitiría evitar las desventajas de los largos períodos de corrida y de la necesidad de implementar métodos estadísticos adicionales en búsqueda del número de subpoblaciones, requeridos en el análisis en STRUCTURE. En nuestro estudio, el modelo ACP+K presentó un ajuste incluso inferior al modelo con corrección únicamente por relaciones de parentesco (K), lo que podría estar asociado a la baja proporción de la variación acumulada explicada por las CP.

Otro parámetro importante en los estudios de MA es el nivel de significancia establecido para declarar un marcador como estadísticamente asociado al carácter. En nuestro análisis, el nivel de corte establecido (valor $p \leq 0,001$) estuvo en concordancia con el utilizado por otros autores en estudios de MA para caracteres de herencia compleja en el cultivo de maíz (*Poland et al.*, 2011; *Shi et al.*, 2014; *Weng et al.*, 2011).

Si bien, tal como se mencionó anteriormente, se observó una alta consistencia en el comportamiento de los genotipos en la respuesta frente al TC a través de los ambientes, el efecto de la interacción genotipo por ambiente fue estadísticamente significativo ($p < 0,001$) al probarlo a través de la prueba de cociente de verosimilitud. Por esta razón, se decidió llevar adelante el análisis de MA no sólo para la RTCaj a través de ambientes, sino también para esta variable en cada uno de ellos individualmente, para posteriormente estudiar la consistencia de las asociaciones obtenidas de estos análisis.

5.6 QTL para la resistencia al tizón común identificados mediante el mapeo por asociación

En el presente estudio, el MA demostró ser una herramienta efectiva para identificar las bases genéticas que regulan la resistencia frente al TC. La implementación de esta metodología permitió identificar 16 QTL asociados a la RTC con buena estabilidad a través de los ambientes. Si bien algunos de estos QTL no presentaron asociaciones estadísticamente significativas para la RTCaj en algunos de los ambientes de evaluación, para la mayoría de ellos se observaron picos muy cercanos al nivel de significancia establecido. Dados los altos ESA absolutos para estos QTL, que fluctuaron entre 0,82 y 2,01, y que la proporción de la variación explicada por ellos estuvo entre 6,7 y 10,2%, es muy posible que todos o casi todos los SNPs que conformaron estos QTL se encuentren cercanamente o dentro de genes de resistencia cualitativa al TC o genes cuantitativos de efecto importante. El hecho de no haber encontrado en el presente estudio QTL con efectos más pequeños podría estar asociado al tamaño poblacional. Yang *et al.* (2011) encontraron que un tamaño poblacional de al menos 500 individuos es requerido para lograr captar la mayoría de las variantes que expliquen proporciones tan bajas como 3% de la variación para el carácter analizado.

La posición de los QTL estables detectados en este análisis fue comparada con resultados de estudios previos. Diversos desafíos debieron ser afrontados durante este proceso, relacionados a las poblaciones de estudio, el tipo de marcadores utilizados y la forma de reportar los resultados en esos estudios. Como resultado, observamos que algunos de los QTL detectados en este estudio se ubican en posiciones que se superponen con regiones reportadas para QTL y genes mayores identificados en estudios previos de ML y MA, mientras que otros se encuentran en regiones que no fueron informadas previamente a nuestro conocimiento.

Los QTL que hemos denominado *qTC 1.05.1*, *qTC 1.07.1*, *qTC 1.10.1*, *qTC 3.06.1*, *qTC 3.09.1*, *qTC 4.03.1*, *qTC 5.07.1*, *qTC 6.07.1*, *qTC 7.04.1* y *qTC 9.03.1* coinciden con intervalos de confianza de QTL previamente publicados en estudios de ML (Chen *et al.*, 2016; Welz y Geiger, 2000; Wisser *et al.*, 2006) o se ubican en regiones cercanas del mismo *bin* a SNPs informados por Polland *et al.* (2011) en un estudio de NAM. Por otro lado, *qTC 2.07.2* se encuentra en el *bin 2.07* donde está localizado el gen de resistencia cualitativa *Ht1* (Bentolila *et al.*, 1991), mientras que *qTC 8.06.1* se encuentra en el *bin 8.06* donde está localizado *Htn1* (Simcox *et al.*, 1993) y donde Chen *et al.* (2016) detectaron un QTL asociado al tamaño de las lesiones causadas por el TC. Sin embargo, las posiciones físicas de *Ht1* y *qTC 2.07.2* difieren en alrededor de 18 Mpb, y las de *Htn1*

y *qTC 8.06.1* alrededor de 7,5Mpb. Dado que estas distancias son muy superiores a la caída del DL para el panel estudiado, es improbable que estos QTL detectados correspondan a esos genes mayores, aunque estudios posteriores mediante otras técnicas, como el ML, serán necesarios para su confirmación. Estos resultados aportan aún más indicios de que en estas regiones donde numerosas asociaciones han sido detectadas por diferentes estudios, como en el bin 8.06, existen complejos de múltiples genes de defensa frente al TC que han evolucionado conjuntamente durante la domesticación y adaptación del maíz.

A nuestro conocimiento, las regiones cromosómicas que influyen en la resistencia al TC asociadas a *qTC 7.02.1*, *qTC 8.03.3*, *qTC 8.03.5* y *qTC 10.04.1* estarían siendo reportadas por primera vez en el presente trabajo. Dado los altos valores de ESA absolutos para estos QTL, que estuvieron entre 0,85 y 2,01, es muy posible que todos o casi todos los SNPs que conformaron estos QTL se encuentren ligados o dentro de genes de resistencia cualitativa al TC. Estos hallazgos refuerzan que el MA es un enfoque efectivo no sólo para confirmar regiones detectadas previamente, sino también para la identificación de nuevas regiones asociadas a caracteres de herencia compleja.

Dado que la caracterización de las líneas evaluadas en el presente estudio fue realizada en ambientes característicos de la región maicera templada de la República Argentina mediante la inoculación con un aislado colectado en un ambiente típico de esta región, es esperable que los QTL detectados presenten una respuesta estable en estos ambientes bajo infestación natural de la enfermedad. Si bien no existen para nuestro país estudios publicados de razas para el patógeno, De Rossi *et al.* (2015) caracterizaron diversos aislados monospóricos de Argentina y Brasil, y no encontraron diferencias entre ellos en cuanto a patogenicidad, concluyendo estaban íntimamente relacionados genéticamente.

Los genes de resistencia identificados por los estudios de MA pueden tener un efecto directo o indirecto sobre la enfermedad. Dentro de los genes de efecto indirecto, se encuentran aquellos que afectan el crecimiento y desarrollo de las plantas. El TC es una enfermedad necrotrófica que tiende a ser más severa sobre tejidos senescentes luego de la antesis, cuando los recursos comienzan a ser dirigidos hacia el llenado de grano en detrimento del crecimiento foliar y la defensa contra patógenos (Wisser *et al.*, 2006; Zwonitzer *et al.*, 2010). Varios autores encontraron que una proporción de la variación genética observada para la resistencia al TC se encuentra relacionada a variación en madurez entre genotipos, y que muchos de los QTL identificados para esta resistencia

tuvieron efecto sobre la enfermedad de manera indirecta al afectar el tiempo a floración (Poland *et al.*, 2010; Van Inghelandt *et al.*, 2012). Si bien no existen grandes diferencias en tiempo a floración en el panel estudiado en este trabajo, es posible que alguno de los QTL de menores ESA detectados se encuentren asociados a *loci* que regulen esa característica, u otras que afecten a la resistencia al TC de manera indirecta. Un estudio más exhaustivo será necesario para determinar los genes candidatos asociados a los QTL identificados en el presente estudio. Cabe destacar que las líneas analizadas se encuentran accesibles a la comunidad científica para la validación de los resultados del presente estudio.

Al analizar los estados alélicos para los 16 QTL mencionados anteriormente, se puede observar que las líneas evaluadas fueron un mosaico de *loci* de susceptibilidad y resistencia, lo que está en consonancia con la distribución continua observada para la respuesta frente a la enfermedad. Todas las líneas presentaron alelos de susceptibilidad y resistencia, aunque en diferentes proporciones.

Diversos estudios de MA han mostrado que la variación en algunos caracteres está relacionada con alelos de baja frecuencia que podrían explicar una fracción adicional de la variación genética observada (Romay *et al.*, 2013). Si un grupo determinado de germoplasma se encuentra sub-representado en el estudio, puede ocurrir que un polimorfismo no esté presente en una frecuencia apreciable y no pase los filtros de calidad durante el procesamiento de la información genotípica. En nuestro estudio, por ejemplo, se estableció un mínimo de FAM, es decir, de frecuencia del alelo de menor frecuencia para cada *loci*, de 5%. Esto implica que un alelo determinado tuvo que estar presente en un mínimo de 10 individuos para que ese marcador fuera tenido en cuenta en el análisis de caracterización molecular y específicamente, de MA. Las subpoblaciones LP562/581 y S34IL estuvieron representadas por siete y nueve individuos, respectivamente y, por lo tanto, todos aquellos marcadores con alelos exclusivos a estas subpoblaciones relacionados a la resistencia al TC no formaron parte de la matriz genotípica utilizada en el MA y, por consiguiente, no podrían haber sido detectados por este estudio. Por otro lado, todos los QTL detectados presentaron polimorfismo en al menos tres subpoblaciones, lo que podría ser resultado de la corrección por estructura poblacional implementada en el modelo de MA implementado. Estos factores podrían ser la explicación por la cual no se logró detectar los componentes genéticos que permitan explicar por completo el buen comportamiento distintivo del subgrupo S34IL, para el cual

la mayoría de las líneas que lo componen fueron negativas para la mayoría de los QTL detectados.

5.7 Relevancia de las asociaciones identificadas para el mejoramiento genético de la resistencia al tizón común

Luego de la identificación de asociaciones entre marcadores moleculares y regiones genéticas que codifican para la resistencia al TC, el siguiente paso en el mejoramiento genético de este carácter consiste en explotar estas asociaciones para la selección indirecta mediante estrategias como MAS o la retrocruza asistida por marcadores (MABC o Marker Assisted Backcross). La selección indirecta consiste en seleccionar por un carácter secundario, en este caso del genotipo de un individuo determinado mediante marcadores moleculares, para obtener una respuesta positiva en el carácter deseado (Hallauer *et al.*, 2010). Esta técnica es de gran valor cuando los caracteres para los cuales se selecciona indirectamente presentan herencia mono u oligo-génica y cuya evaluación fenotípica resulta dificultosa debido a presentar baja heredabilidad o ser económicamente costosa (Bernardo, 2002). Si bien como se demostró en este estudio el comportamiento frente al TC es un carácter de alta heredabilidad en el germoplasma estudiado, su evaluación requiere de la implementación de inoculación artificial o la infestación natural del patógeno, fenómeno que para la región templada de nuestro país resulta difícil de predecir. Por otro lado, los QTL detectados en este trabajo presentan valores medios a altos de ESA. Por estas razones, la implementación de técnicas como MAS o MABC para la selección indirecta de estos QTL a través de marcadores moleculares en poblaciones segregantes o durante introgresión a materiales *elite* en retrocruzas presenta un gran potencial en la mejora de la resistencia al TC en el germoplasma de la República Argentina, ya sea perteneciente al sector público o privado. Dado que ninguna línea en el panel estudiado fue positiva para todos los QTL detectados, una estrategia de valor podría ser la generación de poblaciones segregantes a través de cruzamientos dirigidos en cada grupo heterótico con el objetivo de generar líneas de excelente comportamiento con resistencia durable que apilen todos o gran parte de los QTL identificados.

6. CONCLUSIONES

En el presente proyecto, identificamos los diferentes niveles de estructura poblacional y las subpoblaciones que componen esta estructura para un panel de líneas desarrolladas por el Programa de Mejoramiento de Maíz Templado de la EEA INTA Pergamino a través de la exitosa aplicación de diversas técnicas multivariadas, y encontramos buena correspondencia de estos resultados con los grupos y patrones heteróticos conocidos. Para la mayoría de las comparaciones entre líneas la distancia genética fue alta y el coeficiente de parentesco fue bajo, indicando una baja redundancia entre las líneas estudiadas. La caída del DL para el panel estudiado fue de 1.397.492 pb con leves diferencias entre cromosomas, lo que sugiere una buena potencia del conjunto de 36.665 SNPs utilizado en este trabajo para estudios de MA sobre caracteres de herencia compleja.

El panel estudiado exhibió una amplia variabilidad fenotípica y genética para la RTC, y una alta consistencia en la respuesta para este carácter a través de los ambientes. La heredabilidad en sentido amplio para la RTC a través de los ambientes fue de 0,96 y la variación del efecto de la interacción genotipo por ambiente, si bien este fue estadísticamente significativo, representó sólo el 5% en relación a la variación explicada por el efecto de los genotipos. Treinta y dos líneas muestran un excelente comportamiento frente a la enfermedad, con RTCaj por debajo de 3. La implementación del MA con el método propuesto por Yu *et al.* (2006) con corrección por estructura poblacional y relaciones de parentesco permitió estudiar las bases genéticas que regulan la resistencia frente al TC en este panel de líneas. Mediante el MA, hemos detectado 16 QTL estables a través de los ambientes que explicaron individualmente entre 6,7 y 10,2% de la variación, con ESA absolutos entre 0,82 y 2,01. La ubicación de la mayoría de estos QTL coincide con regiones cromosómicas publicadas en estudios previos como asociadas a la resistencia frente al TC, mientras que cuatro de ellos se ubican en regiones informadas por primera vez en el presente trabajo. Un estudio más exhaustivo es requerido para determinar los genes candidatos asociados a estos QTL. Los resultados del presente proyecto presentan gran potencial para la mejora de la resistencia frente a TC.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Barrett BA, Kidwell KK. 1998. AFLP-based genetic diversity assessment among wheat cultivars from the Pacific Northwest. *Crop Sci* 38:1261-1271.
- Bentolila S, Guitton C, Bouvet N, Sailand A, Nykaza S, Freyssinet G. 1991. Identification of RFLP marker tightly linked to the *Ht1* gene in maize. *Theor Appl Genet* 82:393-398.
- Bergamin Filho A, Amorim L. 1996. Doenças de plantas tropicais: epidemiologia e controle econômico. Piracicaba. *Agronômica Ceres* 299.
- Bernardo R. 2010. Breeding for quantitative traits in plants. Second Edition. Stemma Press.
- Bradbury PJ, Zhang Z, Kroon DE, Casstevens TM, Ramdoss Y, Buckler ES. 2007. TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatics* 23:2633-2635.
- Chen G, Wang X, Long S, Jaqueth J, Li B, Yan J, Ding J. 2016. Mapping of QTL conferring resistance to northern corn leaf blight using high-density SNPs in maize. *Molecular breeding* 36:4.
- Ching A, Caldwell KS, Jung M, Dolan M, Smith OS. 2002. SNP frequency, haplotype structure and linkage disequilibrium in elite maize inbred lines. *BMC Genet* 3:19.
- Chung CL, Jamann T, Longfellow J, Nelson R. 2010. Characterization and fine mapping of a resistance locus for northern leaf blight in maize bin 8.06. *Theor Appl Genet* 121:205–227.
- Craven M, Fourie AP. 2011. Field evaluation of maize inbred lines for resistance to *Exserohilum turcicum* South African Journal of Plant and Soil 28:1,69-74.
- De Rossi RL, Melo Reis E, Brustolin R. 2015. Morfologia de conídios e patogenicidade de isolados de *Exserohilum turcicum* da Argentina e do Brasil em milho. *Summa Phytopathol* 41:58-63.
- De Rossi RL, Guerra F, Plaza MC, Vuletic E, Brücher E, Guerra G, Couretot L, Parisi L, Magnone G. 2016. Enfermedades del maíz en las últimas cinco campañas. XXIV Congreso AAPRESID.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW. 2017. InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Mol Ecol* 14:2611–2620.
- Eyhéabide GH. 2004. Aportes Tecnológicos del INTA al Cultivo de Maíz. Artículo de opinión, INTA Pergamino.
- Eyhéabide GH, Nestares G, Hourquescos MJ. 2006. Development of a heterotic pattern in orange flint maize. *Plant breeding: the Arnel R Hallauer International Symposium* 368-379

- Falush D, Stephens M, Pritchard JK. 2003. Inference of population structure: Extensions to linked *loci* and correlated allele frequencies. *Genetics* 164:1567–1587.
- Fajemisin JM, Hooker AL. 1974. Predisposition to *Diplodia zeae* stalk rot in corn affected by three *Helminthosporium* leaf blights. *Phytopathology* 64:1496–1499.
- Flint-Garcia SA, Thornsberry JM, Buckler ES. 2003. Structure of linkage disequilibrium in plants. *Annu Rev Plant Biol* 54:357-374.
- Flint-Garcia SA, Buckler ES, Tiffin P, Ersoz E, Springer NM. 2009. Heterosis is prevalent for multiple traits in diverse maize germplasm. *PLoS One* 4:e7433.
- Formento AN. 2010. Enfermedades foliares reemergentes del cultivo de maíz: royas (*Puccinia sorghi* y *Puccinia polysora*), tizón foliar (*Exserohilum turcicum*) y mancha ocular (*Kabatiella zeae*). <http://inta.gob.ar/documentos/>
- Ganal MW, Durstewitz G, Polley A, Berard A, Buckler ES, Charcosset A, Clarke JD, Graner EM, Hansen M, Joets J, Paslier MCL, McMullen MD, Montalent P, Rose M, Schon CC, Sun Q, Walter H, Martin OC, Falque M. 2011. A large maize (*Zea mays* L.) SNP genotyping array: development and germplasm genotyping, and genetic mapping to compare with the B73 reference genome. *PLoS ONE* 6:e28334.
- Hallauer AR, Carena MJ, Miranda Filho JB. 2010. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer.
- Holland JB, Nyquist WE, Cervantes-Martinez CT. 2003. Estimating and interpreting heritability for plant breeding: An update. *Plant Breed Rev* 22:9–112.
- Hooda KS, Khokhar MK, Meena Shekhar, Karjagi CG, Kumar B, Mallikarjuna N, Devlash RK, Chandrashekara C. 2017. Turcicum leaf blight—sustainable management of a re-emerging maize disease. *J Plant Dis Prot* 124:101-113.
- Hooker AL. 1981. Resistance to *Helminthosporium turcicum* from *Tripsacum floridanum* incorporated into corn. *Maize Genet Coop Newsl* 55:87–88.
- Joshi LM, Goel LB, Renfro BL. 1969. Multiplication of inoculum of *Helminthosporium turcicum* on sorghum seeds. *Indian Phytopathology* 22:146-148.
- Lu Y, Yan J, Guimarães C, Taba S, Hao Z, Gao S. 2009. Molecular characterization of global maize breeding germplasm based on genome-wide single nucleotide polymorphisms. *Theor Appl Genet* 120:93-115.
- McDonald BA, Linde C. 2002. The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance. *Euphytica* 124:163–180.
- Mohammadi SA, Prasanna BM. 2003. Analysis of genetic diversity in crop plants - salient statistical tools and considerations. *Crop Sci* 43:1235-1248.
- Muñoz-Amatriáin M, Cuesta-Marcos A, Endelman JB, Comadran J, Bonman JM, Bockelman HE. 2014. The USDA Barley Core Collection: Genetic Diversity, Population Structure, and Potential for Genome-Wide Association Studies. *PLoS ONE* 9:e94688.

- Ogliari JB, Guimaraes MA, Aranha Carnargo LE. 2007. Chromosomal locations of the maize (*Zea mays* L.) *HtP* and *rt* genes that confer resistance to *Exserohilum turcicum*. *Genet Mol Bio* 30:630–634.
- Olmos SE, Delucchi C, Ravera M, Negri ME, Mandolino C, Eyhéabide GH. 2014. Genetic relatedness and population structure within the public Argentine collection of maize inbred lines. *Maydica* 59:16–31.
- Olmos SE, Lia VV, Eyhéabide GH. 2016. Genetic diversity and linkage disequilibrium in the Argentine public maize inbred line collection. *Plant Genetic Resources* 15:1–12.
- Pant SK, Pramod K, Chauhan VS. 2001. Effect of turcicum leaf blight on photosynthesis in maize. *Indian Phytopathology* 54:251–252.
- Parlevliet J. 2002. Durability of resistance against fungal, bacterial and viral pathogens; present situation. *Euphytica* 12:147–156.
- Poland JA, Bradbury PJ, Buckler ES, Nelson RJ. 2011. Genome-wide nested association mapping of quantitative resistance to northern leaf blight in maize. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:6893–6898.
- Pritchard JK, Stephens M, Rosenberg NA, Donnelly P. 2000a. Association mapping in structured populations. *Am J Hum Genet* 67:170–181.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000b. Inference of population structure using *multilocus* genotype data. *Genetics* 155:945–959.
- Rafalski A. 2002. Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Curr Opin Plant Biol* 5:94-100.
- Rafalski A, Ananiev E. 2009. Genetic Diversity, Linkage Disequilibrium and Association Mapping. *Maize Handbook - Volume II: Genetics and Genomics*. Springer.
- Raymundo AD, Hooker AL. 1981. Measuring the relationship between northern corn leaf blight and yield losses. *Plant Dis* 65:325–327.
- Reif JC, Melchinger AE, Xia XC, Warburton ML, Hoisington DA. 2003. Use of SSRs for establishing heterotic groups in subtropical maize. *Theor Appl Genet* 107:947–957.
- Reif JC, Zhang P, Dreisigacker S, Warburton ML, Van Ginkel M, Hoisington D. 2005. Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding. *Theor Appl Genet* 110:859-864.
- Remington DL, Thornsberry JM, Matsuoka Y, Wilson LM, Whitt SR. 2001. Structure of linkage disequilibrium and phenotypic associations in the maize genome. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:11479–11484.
- Ritland K. 1996. Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genet Res* 67:175-186.
- Rogers JS. 1972. Measures of genetic similarity and genetic distance. *Stud Genet VII Univ Texas Publ* 7213:145-153.

Romay MC, Millard MJ, Glaubitz JC, Peiffer JA, Swarts KL, Casstevens TM, Gardner CA. 2013. Comprehensive genotyping of the USA national maize inbred seed bank. *Genome Biology* 14(6):R55.

Saghai-Marooif M, Soliman K, Jorgensen RA, Allard R. 1984. Ribosomal DNA spacer-length polymorphisms in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location, and population dynamics. *Proc Natl Acad Sci USA* 81:8014–8018.

Semagn K, Magorokosho C, Vivek BS, Makumbi D, Beyene Y, Mugo S, Prasanna BM, Warburton ML. 2012. Molecular characterization of diverse CIMMYT maize inbred lines from eastern and southern Africa using single nucleotide polymorphic markers. *BMC Genom* 13:113.

Sen TZ, Harper LC, Schaeffer ML, Andorf CM, Seigfried T, Campbell DA, Lawrence CJ. 2010. Choosing a genome browser for a Model Organism Database: surveying the Maize community. *Database* baq007.

Shi LY, Lv XL, Weng JF, Zhu HY, Liu CL, Hao ZF, Zhou Y, Zhang DG, Li MS, Ci XK, Li XH. 2014. Genetic characterization and linkage disequilibrium mapping of resistance to gray leaf spot in maize (*Zea mays* L.). *Crop J* 2:132-143.

Shull GH. 1952. Beginnings of the heterosis concept. *Heterosis* J.W. Gowen Iowa State University. Press, Ames, IA. 14–48

Simcox KD, Bennetzen JL. 1993. The use of molecular markers to study *Setosphaeria turcica* resistance in maize. *Phytopathology* 83:1326–1330.

Sucher J, Boni R, Yang P, Rogowsky P, Büchner H, Kastner C, Kumlehn J, Krattinger SG, Keller B. 2017. The durable wheat disease resistance gene *Lr34* confers common rust and northern corn leaf blight resistance in maize. *Plant Biotechnol J* 15(4):489-496.

Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30:2725-2729.

Tenaillon MI, Sawkins MC, Long AD, Gaut RL, Doebley JF. 2001. Patterns of DNA sequence polymorphism along chromosome 1 of maize (*Zea mays* ssp. *mays* L.). *Proc Natl Acad Sci USA* 98:9161–9166.

Thakur RP, Leonard KJ, Leath S. 1989. Effects of temperature and light on virulence of *Exserohilum turcicum* on corn. *Phytopathology* 79:631–635.

Van Inghelandt D, Melchinger AE, Lebreton C, Stich B. 2010. Population structure and genetic diversity in a commercial maize breeding program assessed with SSR and SNP markers. *Theor Appl Genet* 120(7):1289-1299.

Van Inghelandt D, Melchinger AE, Martinant JP, Stich B. 2012. Genome-wide association mapping of flowering time and northern corn leaf blight (*Setosphaeria turcica*) resistance in a vast commercial maize germplasm set. *BMC Plant Biology* 12:56.

Welz HG. 1998. Genetics and epidemiology of the pathosystem *Zea mays/Setosphaeria turcica*. Habilitation thesis, University of Hohenheim, Stuttgart.

- Welz HG, Geiger HH. 2000. Genes for resistance to northern corn leaf blight in diverse maize populations. *Plant Breeding* 119:1–14.
- Wen W, Araus JL, Trushar S, Cairns J, Mahuku G, Bänziger M, Torres JL, Sánchez C, Yan J. 2011. Molecular characterization of a diverse maize inbred line collection and its potential utilization for stress tolerance improvement. *Crop Sci* 51:2569–2581
- Wen W, Franco J, Chavez-Tovar VH, Yan J, Taba S. 2012. Genetic characterization of a core set of a tropical maize race tuxpeño for further use in maize improvement. *PLoS ONE* 7:e32626.
- Weng JF, Xie CF, Hao ZF, Wang JJ, Liu CL, Li MS, Zhang DG, Bai L, Zhang SH, Li XH. 2011. Genome-wide association study identifies candidate genes that affect plant height in Chinese elite maize (*Zea mays* L.) inbred lines. *PLoS ONE* 6:e29229.
- White DG. 1999. *Compendium of Corn Diseases*, third ed. American Phytopathological Society, St. Paul, MN, USA.
- Wisser RJ, Balint-Kurti PJ, Nelson RJ. 2006. The genetic architecture of disease resistance in maize: A synthesis of published studies. *Phytopathology* 96:120–129.
- Wisser RJ, Murray SC, Kolkman JM, Ceballos H, Nelson RJ. 2008. Selection Mapping of *Loci* for Quantitative Disease Resistance in a Diverse Maize Population. *Genetics* 180(1):583–599.
- Wu Y, San Vicente F, Huang K, Dhliwayo T, Costich DE, Semagn K, Sudha N, Olsen M, Prasanna BM, Zhang X, Babu R. 2016. Molecular characterization of CIMMYT maize inbred lines with genotyping-by-sequencing SNPs. *Theor Appl Genet* 129:753–765.
- Yan J, Shah T, Warburton MI, Buckler ES, McMullen MD, Crouch J. 2009. Genetic characterization and linkage disequilibrium estimation of a global maize collection using SNP markers. *PLoS One* 4:e8451
- Yang X, Gao S, Xu S, Zhang Z, Prasanna, BM, Lin L, Jiansheng Li J, Yan J. 2011. Characterization of a global germplasm collection and its potential utilization for analysis of complex quantitative traits in maize. *Molecular Breeding* 28(4):511-526.
- Yin X, Wang Q, Yang J, Jin D, Wang F, Wang B, Zhang J. 2003. Fine mapping of the *Ht2* (*Helminthosporium turcicum* resistance 2) gene in maize. *Chin Sci Bull* 48:165–169.
- Yu J, Buckler ES. 2006. Genetic association mapping and genome organization of maize. *Curr Opin Biotechnol* 17:155-160.
- Yu J, Pressoir G, Briggs WH, Bi IV, Yamasaki M, Doebley JF, McMullen MD, Gaut BS, Nielsen DM, Holland JB. 2006. A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nat Genet* 38:203-208.
- Zaitlin D, Demars SJ, Gupta M. 1992. Linkage of a second gene for NCLB resistance to molecular markers in maize. *Maize Genet Coop Newsl* 66:69–70.
- Zhang W, Collins A, Gibson J, Tapper WJ, Hunt S, Deloukas P, Morton NE. 2004. Impact of population structure, effective bottleneck time, and allele frequency on linkage disequilibrium maps. *Proc Natl Acad Sci USA* 101(52):18075–18080.

Zwonitzer JC, Coles ND, Krakowsky MD, Arellano C, Holland JB, McMullen MD, Pratt RC, Balint-Kurti PJ. 2010. Mapping resistance quantitative trait *loci* for three foliar diseases in a maize recombinant inbred line population - evidence for multiple disease resistance? *Phytopathology* 100(1):72-9.

Tabla Suplementaria 1 (continuación)

Línea - Genealogía	Origen	n. Gen. 1	n. Fen. 1	Map. Asoc. 1	% Het. 2	Grupo K=3 3	Grupo K=9 3	Valores Q en K=3 4			Valores Q en K=9 4									
								BSSS	CG280	Grupo3	BSSS	CG280	SSD	HA/FADC	S34IL	CAC/CII	P465	FCA	P562/681	
LP304	Sintética de híbridos Pioneer	Sí	Sí	Sí	1.6	Grupo3	SSD	0.28	0.09	0.63	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
LP818	Sintética de híbridos Pioneer	Sí	Sí	Sí	1.6	Grupo3	SSD	0.28	0.09	0.64	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
[AX882]-746	(AX882) F2	Sí	Sí	Sí	1.4	Grupo3	HA/FADC	0.10	0.12	0.79	0.00	0.04	0.03	0.65	0.00	0.00	0.27	0.00	0.01	
[AX884]-762	(AX884) F2	Sí	Sí	Sí	0.9	Grupo3	HA/FADC	0.05	0.09	0.86	0.00	0.06	0.00	0.58	0.05	0.05	0.19	0.06	0.00	
[AX884]-767	(AX884) F2	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	HA/FADC	0.07	0.11	0.81	0.00	0.06	0.06	0.57	0.01	0.01	0.24	0.05	0.00	
[AX889]-719	(AX889) F2	Sí	Sí	Sí	1.5	Grupo3	HA/FADC	0.11	0.09	0.80	0.00	0.05	0.04	0.61	0.05	0.01	0.18	0.06	0.00	
[AX889]-731	(AX889) F2	Sí	Sí	Sí	2.2	Grupo3	HA/FADC	0.26	0.14	0.59	0.08	0.08	0.08	0.56	0.03	0.00	0.09	0.09	0.00	
[M11]-665	(M11) F2	Sí	Sí	Sí	0.8	Grupo3	HA/FADC	0.36	0.06	0.59	0.15	0.00	0.00	0.68	0.03	0.00	0.03	0.07	0.03	
[M11]-833	(M11) F2	Sí	No	No	1.9	Grupo3	HA/FADC	0.29	0.12	0.60	0.02	0.00	0.00	0.98	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[M11]-840	(M11) F2	Sí	Sí	Sí	0.9	Grupo3	HA/FADC	0.26	0.10	0.64	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[M11]-849	(M11) F2	Sí	No	No	1.3	Grupo3	HA/FADC	0.39	0.09	0.52	0.04	0.00	0.00	0.96	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[M11]-851	(M11) F2	Sí	No	No	0.2	Grupo3	HA/FADC	0.34	0.10	0.55	0.02	0.00	0.00	0.98	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[M11]-853	(M11) F2	Sí	Sí	Sí	1.7	Grupo3	HA/FADC	0.29	0.10	0.61	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[M11]-866	(M11) F2	Sí	No	No	2.3	Grupo3	HA/FADC	0.33	0.08	0.59	0.01	0.00	0.00	0.99	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[M11]-872	(M11) F2	Sí	Sí	Sí	5.9	Grupo3	HA/FADC	0.25	0.10	0.65	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[BS13]-121	Sintética BS13, Sel. Rec. contra probador flint.	Sí	No	No	4.1	Grupo3	HA/FADC	0.15	0.06	0.78	0.00	0.00	0.00	0.75	0.00	0.00	0.00	0.13	0.12	
[BS13]-240	Sintética BS13, Sel. Rec. contra probador flint.	Sí	Sí	Sí	0.7	Grupo3	HA/FADC	0.17	0.05	0.78	0.00	0.00	0.00	0.67	0.00	0.00	0.00	0.21	0.12	
LP214	Cruzamiento FxD F2 - Familias Canadá Argentino	Sí	Sí	Sí	0.6	Grupo3	HA/FADC	0.10	0.13	0.77	0.00	0.06	0.03	0.64	0.00	0.00	0.06	0.11	0.09	
LP236	Cruzamiento FxD F2 - Familias Canadá Argentino	Sí	Sí	Sí	1.0	Grupo3	HA/FADC	0.11	0.09	0.81	0.00	0.01	0.05	0.65	0.00	0.02	0.01	0.10	0.15	
P1338	Mat. Arg. X ETO Brasil	Sí	Sí	Sí	9.0	Grupo3	HA/FADC	0.16	0.11	0.73	0.00	0.01	0.07	0.74	0.00	0.00	0.01	0.01	0.15	
[Syn34IL]-112	Sintética 34 INTA Leales, Sel.Rec. Pergamino	Sí	Sí	Sí	0.5	Grupo3	S34IL	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[Syn34IL]-123	Sintética 34 INTA Leales, Sel.Rec. Pergamino	Sí	Sí	Sí	0.5	Grupo3	S34IL	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[Syn34IL]-143	Sintética 34 INTA Leales, Sel.Rec. Pergamino	Sí	Sí	Sí	0.6	Grupo3	S34IL	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[Syn34IL]-46	Sintética 34 INTA Leales, Sel.Rec. Pergamino	Sí	Sí	Sí	2.5	Grupo3	S34IL	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[Syn34IL]-54	Sintética 34 INTA Leales, Sel.Rec. Pergamino	Sí	Sí	Sí	0.9	Grupo3	S34IL	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.98	0.00	0.00	0.00	0.00	
[Syn34IL]-79	Sintética 34 INTA Leales, Sel.Rec. Pergamino	Sí	Sí	Sí	0.6	Grupo3	S34IL	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[Syn34IL]-80	Sintética 34 INTA Leales, Sel.Rec. Pergamino	Sí	Sí	Sí	0.3	Grupo3	S34IL	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
[Syn34IL]-86	Sintética 34 INTA Leales, Sel.Rec. Pergamino	Sí	Sí	Sí	0.6	Grupo3	S34IL	0.01	0.00	0.99	0.00	0.00	0.00	0.04	0.86	0.02	0.01	0.05	0.02	
[Syn34IL]-88	Sintética 34 INTA Leales, Sel.Rec. Pergamino	Sí	Sí	Sí	0.5	Grupo3	S34IL	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
(LP199xL196)-1849	LP199 x L196	Sí	Sí	Sí	2.0	Grupo3	CAC/CII	0.09	0.01	0.90	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
(LP521xL28)-1234	LP521 x L28	Sí	Sí	Sí	1.7	Grupo3	CAC/CII	0.00	0.01	0.99	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.78	0.00	0.17	0.04	
(L196xLP122)-1283-1	L196 x LP122	Sí	Sí	Sí	1.2	Grupo3	CAC/CII	0.01	0.00	0.99	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
(L196xLP122)-1283-2	L196 x LP122	Sí	Sí	Sí	0.5	Grupo3	CAC/CII	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
(LP199xLP122)-1332	LP199 x LP122	Sí	Sí	Sí	0.6	Grupo3	CAC/CII	0.01	0.00	0.99	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
(LP611xLP199)-36	Lp199 x LP611	Sí	Sí	Sí	0.6	Grupo3	CAC/CII	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
(LP611xLP199)-42	Lp199 x LP611	Sí	No	No	0.2	Grupo3	CAC/CII	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
LP122-2	(L3178xL196) F2 - Compuesto Argentino Caribe	Sí	Sí	Sí	1.1	Grupo3	CAC/CII	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
LP128	(L28 x LP521) F2 - Sintética Colorada Dura	Sí	Sí	Sí	1.9	Grupo3	CAC/CII	0.00	0.01	0.99	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.79	0.00	0.18	0.03	
LP1411	(LP199xL3178) F2 - Compuesto Argentino Caribe	Sí	Sí	Sí	0.8	Grupo3	CAC/CII	0.01	0.00	0.99	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
LP199	Compuesto II	Sí	Sí	Sí	0.9	Grupo3	CAC/CII	0.08	0.01	0.91	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
(LP611xLP199)-9	LP611 x LP199	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	P465	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	0.50	0.00	0.00	
[Pob582W]-6332	Población 582W	Sí	Sí	Sí	0.7	Grupo3	P465	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.81	0.19	0.00	0.00	
[Pob582W]-6334	Población 582W	Sí	Sí	Sí	0.5	Grupo3	P465	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.79	0.21	0.00	0.00	
(LP611xLP613)-2	LP611 x lp613	Sí	Sí	Sí	0.3	Grupo3	P465	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
LP168	Sel. Rec. en (P465 x D) F2	Sí	Sí	Sí	0.6	Grupo3	P465	0.02	0.08	0.91	0.02	0.08	0.00	0.17	0.00	0.01	0.59	0.11	0.03	
LP605	[(P465 x D)Fn+xZN6] F2	Sí	Sí	Sí	0.4	Grupo3	P465	0.00	0.01	0.98	0.00	0.01	0.03	0.05	0.02	0.03	0.51	0.33	0.02	
LP611	Sel. Rec. en (P465 x D) F2	Sí	Sí	Sí	0.4	Grupo3	P465	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
LP612	Sel. Rec. en (P465 x D) F2	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	P465	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	
LP661	(LP662 x LP611) F2	Sí	Sí	Sí	4.1	Grupo3	P465	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.95	0.03	0.00	
LP662	Sel. Rec. en (P465 x D) F2	Sí	Sí	Sí	7.1	Grupo3	P465	0.00	0.01	0.99	0.02	0.03	0.00	0.03	0.01	0.05	0.72	0.15	0.00	
P465	Población flint nativa de Fontezuela	Sí	Sí	Sí	1.5	Grupo3	P465	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.96	0.03	0.01	0.00	
[AX882]-755	(AX882) F2	Sí	Sí	Sí	0.9	Grupo3	FCA	0.11	0.00	0.89	0.02	0.00	0.03	0.15	0.00	0.02	0.06	0.66	0.05	
[BSGA]-4091	Sintética líneas coloradas duras BSGA	Sí	Sí	Sí	2.1	Grupo3	FCA	0.26	0.03	0.71	0.13	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.11	0.57	0.00	
[BSGA]-4092	Sintética líneas coloradas duras BSGA	Sí	Sí	Sí	0.4	Grupo3	FCA	0.02	0.03	0.95	0.00	0.03	0.00	0.00	0.07	0.01	0.19	0.61	0.10	
[BSGA]-4114	Sintética líneas coloradas duras BSGA	Sí	Sí	Sí	0.3	Grupo3	FCA	0.08	0.17	0.75	0.01	0.15	0.00	0.12	0.00	0.00	0.12	0.60	0.00	
[BSGA]-4119	Sintética líneas coloradas duras BSGA	Sí	Sí	Sí	4.5	Grupo3	FCA	0.10	0.01	0.90	0.02	0.01	0.00	0.06	0.06	0.04	0.07	0.74	0.01	
[BSGA]-4165	Sintética líneas coloradas duras BSGA	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	FCA	0.04	0.13	0.83	0.02	0.12	0.00	0.00	0.02	0.01	0.16	0.67	0.00	
[DK664]-644	(DK 664) F2	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	FCA	0.19	0.00	0.81	0.03	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.86	0.00	
[DK688]-799	(DK 688) F2	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	FCA	0.19	0.00	0.81	0.02	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.86	0.00	
[DK688]-803	(DK 688) F2	Sí	Sí	Sí	1.0	Grupo3	FCA	0.15	0.04	0.82	0.05	0.00	0.03	0.16	0.00	0.01	0.04	0.66	0.05	

Tabla Suplementaria 1 (continuación)

Línea - Genealogía	Origen	n. Gen. 1	n. Fen. 1	Map. Asoc. 1	% Het. 2	Grupo K=3 3	Grupo K=9 3	Valores Q en K=3 4			Valores Q en K=9 4								
								BSS	CG280	Grupo3	BSS	CG280	SSD	H/FADC	S34IL	CAC/CI	P465	FCA	P562/581
[QUICHUA]-809	(QUICHUA) F2	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	FCA	0.16	0.00	0.84	0.07	0.00	0.00	0.13	0.11	0.01	0.07	0.62	0.00
[SynSDSP]-4036	Sintética Semidentada Semiprecoz	Sí	No	No	3.2	Grupo3	FCA	0.04	0.02	0.94	0.01	0.02	0.05	0.01	0.08	0.07	0.11	0.56	0.09
[SynSD]-2188	Sintética Semidentada	Sí	Sí	Sí	4.2	Grupo3	FCA	0.02	0.04	0.95	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.99	0.00
[SynCuarentinxL1571]-4048	(Sintética Cuarentín) x (L1571 (Sintética A))	Sí	Sí	Sí	6.8	Grupo3	FCA	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.14	0.13	0.58	0.09
[SynCuarentinxL1571]-4068	(Sintética Cuarentín) x (L1571 (Sintética A))	Sí	Sí	Sí	8.8	Grupo3	FCA	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.09	0.12	0.63	0.07
A1	Población Nativa Pampeña Flint	Sí	Sí	Sí	1.4	Grupo3	FCA	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.07	0.07	0.84	0.00
[CII]-180	Compuesto II	Sí	Sí	Sí	6.6	Grupo3	FCA	0.21	0.00	0.79	0.08	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.02	0.64	0.07
[CII]-448	Compuesto II	Sí	Sí	Sí	6.2	Grupo3	FCA	0.21	0.00	0.79	0.09	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.07	0.59	0.08
L882	Sintética 2F10 Híbrido Cargill	Sí	Sí	Sí	5.2	Grupo3	FCA	0.00	0.04	0.96	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00
LP1032	Compuesto I	Sí	Sí	Sí	2.2	Grupo3	FCA	0.01	0.01	0.98	0.00	0.00	0.03	0.01	0.12	0.06	0.14	0.51	0.13
LP124	Compuesto Colorado Precoz	Sí	Sí	Sí	1.5	Grupo3	FCA	0.15	0.00	0.85	0.08	0.00	0.01	0.02	0.00	0.02	0.00	0.84	0.02
LP125-R	Sintética Colorada Dura	Sí	Sí	Sí	2.1	Grupo3	FCA	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.06	0.03	0.10	0.78	0.03
LP147	Compuesto Resistente a Vuelco Paraná	Sí	No	No	0.2	Grupo3	FCA	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.06	0.13	0.70	0.04
LP153	(A12 x L1571)F2	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	FCA	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.06	0.13	0.70	0.04
LP256-R	Selección Recurrente En (L2565 x D)F2	Sí	Sí	Sí	4.2	Grupo3	FCA	0.01	0.00	0.99	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.05	0.23	0.61	0.03
LP4703	Compuesto Prolífico Flint x Microsperma	Sí	Sí	Sí	2.8	Grupo3	FCA	0.01	0.00	0.99	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.06	0.26	0.58	0.03
LP521	Sintética Colorada Dura	Sí	Sí	Sí	1.8	Grupo3	FCA	0.00	0.01	0.99	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.01	0.11	0.80	0.00
LP561	Sintética R4PC	Sí	Sí	Sí	0.4	Grupo3	FCA	0.03	0.01	0.96	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	0.26	0.66	0.05
LP869	Sintética de híbridos	Sí	Sí	Sí	1.7	Grupo3	FCA	0.05	0.00	0.95	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.02	0.00	0.89	0.07
P21	Población Nativa Pampeña Flint	Sí	Sí	Sí	8.5	Grupo3	FCA	0.00	0.01	0.99	0.00	0.02	0.00	0.00	0.06	0.11	0.17	0.51	0.13
ZN6	Población Nativa Pampeña Flint	Sí	Sí	Sí	0.7	Grupo3	FCA	0.00	0.04	0.96	0.00	0.02	0.00	0.00	0.04	0.05	0.05	0.85	0.00
[SynSDSP]-4023	Sintética Semidentada Semiprecoz	Sí	Sí	Sí	1.0	Grupo3	LP562/581	0.01	0.05	0.94	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.12	0.86
LP562	R49022 x M370	Sí	Sí	Sí	2.6	Grupo3	LP562/581	0.02	0.01	0.98	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
(LP581xLP562)-128	(LP581xLP562) F2	Sí	Sí	Sí	0.6	Grupo3	LP562/581	0.01	0.02	0.97	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
(LP581xLP562)-195	(LP581xLP562) F2	Sí	Sí	Sí	2.5	Grupo3	LP562/581	0.00	0.02	0.98	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
(LP581xLP562)-42	(LP581xLP562) F2	Sí	Sí	Sí	0.5	Grupo3	LP562/581	0.03	0.03	0.94	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
(LP581xLP562)-48	(LP581xLP562) F2	Sí	No	No	0.7	Grupo3	LP562/581	0.00	0.03	0.97	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
(LP581xLP562)-50	(LP581xLP562) F2	Sí	Sí	Sí	0.8	Grupo3	LP562/581	0.01	0.16	0.84	0.00	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.05	0.82
(LP581xLP562)-78-2	(LP581xLP562) F2	Sí	Sí	Sí	1.0	Grupo3	LP562/581	0.01	0.00	0.99	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
[AX889]-715	(AX889)F2	Sí	Sí	Sí	0.3	Grupo3	Mixto	0.13	0.06	0.81	0.02	0.02	0.06	0.49	0.04	0.01	0.21	0.12	0.03
[AX889]-725	(AX889)F2	Sí	Sí	Sí	2.4	Grupo3	Mixto	0.22	0.04	0.74	0.10	0.00	0.01	0.38	0.04	0.00	0.18	0.27	0.02
[BS29]-701	BS29	Sí	Sí	Sí	6.3	Grupo3	Mixto	0.10	0.04	0.86	0.02	0.01	0.06	0.22	0.28	0.07	0.00	0.26	0.07
[BSGA]-4071	Sintética líneas coloradas duras BSGA	Sí	Sí	Sí	4.8	Grupo3	Mixto	0.33	0.03	0.63	0.16	0.00	0.00	0.29	0.00	0.00	0.05	0.50	0.00
[CALYPSO]-791	(CALYPSO) F2	Sí	No	No	2.4	Grupo3	Mixto	0.09	0.06	0.85	0.04	0.05	0.05	0.15	0.33	0.09	0.03	0.20	0.07
[CDP]-649	Compuesto Dentado Precoz	Sí	Sí	Sí	0.3	Grupo3	Mixto	0.16	0.07	0.78	0.06	0.04	0.09	0.19	0.04	0.09	0.08	0.33	0.09
[CG271]-819	(CARGILL 271) F2	Sí	Sí	Sí	0.8	Grupo3	Mixto	0.36	0.05	0.59	0.18	0.00	0.00	0.39	0.00	0.03	0.00	0.36	0.04
[DK638]-651	(DK 638) F2	Sí	Sí	Sí	0.3	Grupo3	Mixto	0.25	0.02	0.73	0.07	0.00	0.08	0.38	0.00	0.01	0.00	0.36	0.10
[FESTIVAL]-785	(FESTIVAL) F2	Sí	Sí	Sí	0.7	Grupo3	Mixto	0.18	0.06	0.76	0.07	0.04	0.09	0.27	0.05	0.04	0.07	0.29	0.08
[SynSDSP]-4044	Sintética Semidentada Semiprecoz	Sí	Sí	Sí	1.1	Grupo3	Mixto	0.18	0.08	0.73	0.00	0.03	0.42	0.27	0.01	0.01	0.03	0.16	0.07
[SynSDSP]-4045	Sintética Semidentada Semiprecoz	Sí	Sí	Sí	0.3	Grupo3	Mixto	0.41	0.03	0.56	0.21	0.00	0.00	0.42	0.00	0.00	0.12	0.25	0.00
[Pob582W]-6340	Población 582W	Sí	Sí	Sí	0.7	Grupo3	Mixto	0.13	0.02	0.85	0.07	0.00	0.10	0.11	0.09	0.06	0.08	0.41	0.09
93.1804-2	LP126	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	Mixto	0.08	0.00	0.92	0.03	0.00	0.01	0.07	0.07	0.26	0.07	0.49	0.00
[CII]-3462	Compuesto II	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	Mixto	0.10	0.04	0.86	0.06	0.03	0.06	0.11	0.10	0.11	0.14	0.31	0.09
[BS13]-5568	Sintética BS13P, Sel. Rec. contra probador flint.	Sí	Sí	Sí	1.1	Grupo3	Mixto	0.11	0.01	0.88	0.06	0.00	0.01	0.13	0.10	0.05	0.11	0.37	0.17
[CI]-4793	Compuesto I	Sí	Sí	Sí	0.3	Grupo3	Mixto	0.03	0.03	0.94	0.01	0.03	0.04	0.03	0.08	0.10	0.12	0.46	0.14
[CI]-4796-1	Compuesto I	Sí	Sí	Sí	0.3	Grupo3	Mixto	0.02	0.02	0.96	0.00	0.02	0.01	0.02	0.12	0.09	0.17	0.45	0.11
[BS13]-132	Sintética BS13P, Sel. Rec. contra probador flint.	Sí	Sí	Sí	2.0	Grupo3	Mixto	0.20	0.06	0.74	0.13	0.03	0.05	0.14	0.02	0.06	0.03	0.10	0.44
[BS13]-196	Sintética BS13P, Sel. Rec. contra probador flint.	Sí	No	No	1.1	Grupo3	Mixto	0.13	0.06	0.81	0.00	0.00	0.01	0.42	0.00	0.47	0.00	0.00	0.09
[Syn34IL]-59	Sintética 34 INTA Leales, Sel.Rec. Pergamino	Sí	No	No	0.4	Grupo3	Mixto	0.08	0.00	0.92	0.01	0.00	0.02	0.20	0.03	0.00	0.41	0.24	0.09
[LP122xLeaming]-CFR	LP122 x Leaming	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	Mixto	0.15	0.13	0.72	0.06	0.11	0.09	0.17	0.04	0.17	0.06	0.30	0.01
LP122	Compuesto Argentino Caribe	Sí	Sí	Sí	1.9	Grupo3	Mixto	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.48	0.16	0.33	0.01
LP126	(LP125R x L196)F2	Sí	Sí	Sí	2.8	Grupo3	Mixto	0.06	0.00	0.94	0.04	0.00	0.01	0.00	0.10	0.25	0.07	0.48	0.06
LP1512	Compuesto GSSS	Sí	Sí	Sí	0.3	Grupo3	Mixto	0.09	0.05	0.85	0.05	0.05	0.03	0.11	0.10	0.13	0.15	0.32	0.06
LP178	Suwan	Sí	Sí	Sí	7.8	Grupo3	Mixto	0.06	0.04	0.91	0.01	0.01	0.04	0.11	0.31	0.05	0.06	0.31	0.10
LP179	Suwan	Sí	Sí	Sí	5.6	Grupo3	Mixto	0.12	0.06	0.82	0.02	0.03	0.09	0.27	0.18	0.01	0.04	0.29	0.08
LP1996	Compuesto II/I	Sí	Sí	Sí	7.9	Grupo3	Mixto	0.04	0.06	0.90	0.00	0.05	0.05	0.07	0.12	0.10	0.13	0.37	0.12
LP2	Compuesto Dentado 3:3:B	Sí	Sí	Sí	0.7	Grupo3	Mixto	0.11	0.11	0.79	0.04	0.09	0.09	0.11	0.12	0.09	0.07	0.34	0.05
LP212	Cruzamiento FxD F2 - Familias Canadá Argentino	Sí	Sí	Sí	1.7	Grupo3	Mixto	0.28	0.17	0.55	0.09	0.12	0.33	0.39	0.00	0.01	0.00	0.00	0.06
LP220	Cruzamiento FxD F2 - Familias Canadá Argentino	Sí	Sí	Sí	1.5	Grupo3	Mixto	0.21	0.05	0.75	0.10	0.02	0.05	0.26	0.01	0.06	0.06	0.29	0.15
LP221	Cruzamiento FxD F2 - Familias Canadá Argentino	Sí	Sí	Sí	2.1	Grupo3	Mixto	0.11	0.05	0.84	0.00	0.03	0.05	0.25	0.00	0.05	0.06	0.43	0.13

Tabla Suplementaria 1 (continuación)

Línea - Genealogía	Origen	n. Gen. ¹	n. Fen. ¹	Map. Asoc. ¹	% Het. ²	Grupo K=3 ³	Grupo K=9 ³	Valores Q en K=3 ⁴			Valores Q en K=9 ⁴								
								BSSS	CG280	Grupo3	BSSS	CG280	SSD	H/A/FADC	S34IL	CAC/CI	P465	FCA	P562/581
LP29	Compuesto Colorado Precoz	Sí	Sí	Sí	1.3	Grupo3	Mixto	0.28	0.17	0.55	0.09	0.12	0.33	0.39	0.00	0.01	0.00	0.00	0.06
LP311	(Laser 100) F2	Sí	Sí	Sí	1.8	Grupo3	Mixto	0.11	0.09	0.80	0.03	0.07	0.25	0.05	0.05	0.10	0.08	0.31	0.06
LP317	(Laser 100) F2	Sí	Sí	Sí	6.5	Grupo3	Mixto	0.11	0.11	0.78	0.02	0.07	0.35	0.05	0.00	0.12	0.06	0.30	0.03
LP32	Compuesto Colorado Precoz	Sí	Sí	Sí	0.1	Grupo3	Mixto	0.26	0.19	0.55	0.07	0.13	0.34	0.34	0.00	0.03	0.00	0.01	0.08
LP3830	(B23xB87) F2	Sí	Sí	Sí	1.7	Grupo3	Mixto	0.33	0.12	0.55	0.17	0.07	0.06	0.49	0.00	0.01	0.01	0.12	0.05
LP438	Compuesto Semidentado Precoz	Sí	Sí	Sí	0.4	Grupo3	Mixto	0.11	0.08	0.81	0.03	0.06	0.09	0.17	0.06	0.06	0.11	0.29	0.13
LP509	Compuesto BSSS x Cuarentín	Sí	Sí	Sí	0.3	Grupo3	Mixto	0.23	0.07	0.71	0.13	0.05	0.06	0.17	0.06	0.06	0.06	0.35	0.06
LP5708	Compuesto Argentino Caribe	Sí	Sí	Sí	1.8	Grupo3	Mixto	0.02	0.02	0.96	0.00	0.02	0.03	0.00	0.12	0.09	0.14	0.49	0.10
LP59	(L10612xB14) F2	Sí	Sí	Sí	0.5	Grupo3	Mixto	0.32	0.06	0.61	0.22	0.05	0.09	0.13	0.03	0.05	0.07	0.31	0.05
LP598	(ACA2000) F2	Sí	Sí	Sí	2.5	Grupo3	Mixto	0.03	0.08	0.90	0.00	0.07	0.01	0.07	0.13	0.08	0.11	0.40	0.13
LP613	Sel. Rec. en (P465 x D) F2	Sí	Sí	Sí	2.5	Grupo3	Mixto	0.32	0.01	0.67	0.14	0.00	0.11	0.40	0.00	0.02	0.09	0.20	0.04
LP915	[(N28xB73)x(N28x199)] F2	Sí	Sí	Sí	0.1	Grupo3	Mixto	0.34	0.08	0.58	0.19	0.05	0.02	0.35	0.00	0.20	0.00	0.16	0.02
LP916	(DK 752xB73) F2	Sí	Sí	Sí	0.2	Grupo3	Mixto	0.24	0.01	0.75	0.10	0.00	0.04	0.23	0.00	0.00	0.00	0.43	0.20
LP917	(DK 752xB73) F2	Sí	Sí	Sí	0.4	Grupo3	Mixto	0.25	0.03	0.72	0.10	0.00	0.04	0.22	0.00	0.00	0.00	0.44	0.20
LP918	(AX888) F2	Sí	Sí	Sí	1.5	Grupo3	Mixto	0.30	0.06	0.65	0.13	0.01	0.06	0.38	0.00	0.01	0.19	0.21	0.02
LPB2	Población base amplia	Sí	Sí	Sí	2.6	Grupo3	Mixto	0.12	0.06	0.83	0.03	0.03	0.09	0.25	0.20	0.00	0.04	0.28	0.09
[AX828]-782	(AX828) F2	No	Sí	No	12.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[BS29]-696	BS29	No	Sí	No	10.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[BSGA]-4060	Sintética líneas coloradas duras BSGA	No	Sí	No	11.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[BSGA]-4062	Sintética líneas coloradas duras BSGA	No	Sí	No	10.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[BSGA]-4149	Sintética líneas coloradas duras BSGA	No	Sí	No	10.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[CG260]-660	(CARGILL 260) F2	No	Sí	No	21.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[DK638]-631	(DK 638) F2	No	Sí	No	11.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[DK638]-650	(DK 638) F2	No	Sí	No	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[DK638]-662	(DK 638) F2	No	Sí	No	18.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[M11]-681	(M11) F2	No	Sí	No	12.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[M11]-848	(M11) F2	No	Sí	No	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[PIO3162]-629	(PIONEER 3162) F2	No	Sí	No	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[SynSDSP]-4041	Sintética Semidentada Semiprecoz	No	Sí	No	28.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[SynSDSP]-4053	Sintética Semidentada Semiprecoz	No	No	No	33.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[SynSDSP]-3201	Sintética Semidentada Semiprecoz	No	Sí	No	47.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
(LP199xL196)-2643	LP199 x L196	No	Sí	No	24.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[SynArgxCan]-160	(Sintética Líneas Argentinas) x (Líneas Canadá)	No	Sí	No	13.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[SynArgxCan]-161	(Sintética Líneas Argentinas) x (Líneas Canadá)	No	Sí	No	16.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[SynArgxCan]-171	(Sintética Líneas Argentinas) x (Líneas Canadá)	No	Sí	No	15.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[CI]-4796-2	Compuesto I	No	Sí	No	21.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
99.5905-1	Sintética BS13P, Sel. Rec. contra probador f.lint.	No	Sí	No	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[BS13]-199	Sintética BS13P, Sel. Rec. contra probador f.lint.	No	No	No	12.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[BS13]-29	Sintética BS13P, Sel. Rec. contra probador f.lint.	No	Sí	No	15.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[BS13]-49	Sintética BS13P, Sel. Rec. contra probador f.lint.	No	Sí	No	21.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[BS13]-78	Sintética BS13P, Sel. Rec. contra probador f.lint.	No	Sí	No	22.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[Syn34IL]-119	Sintética 34 INTA Leales, Sel.Rec. Pergamino	No	Sí	No	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LP1044	Compuesto I	No	Sí	No	27.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LP116	Compuesto Argentino Caribe	No	Sí	No	13.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LP579	[(5842xLP125)x(28xP1338)] F2	No	Sí	No	16.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
(LP581xLP562)-78-1	(LP581xLP562) F2	No	No	No	28.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

¹ An. Gen.: análisis genético; An. Fen.: análisis fenotípico para el carácter comportamiento frente a Tízón Común; Map. Asoc.: mapeo por asociación para el carácter comportamiento

² % Het.: porcentaje de heterocigosis calculados a partir de 29.261 SNPs

³ Asignación a los grupos establecidos a partir del análisis de estructura poblacional implementado en STRUCTURE para K=3 y K=9, a partir de 9.432 SNPs

⁴ Valores de pertenencia (Q) a los grupos establecidos a partir del análisis de estructura poblacional implementado en STRUCTURE para K=3 y K=9. Valores por encima de 0,5 están indicados en negrita.

Tabla 2. Comparación de los modelos con y sin interacción genotipo por ambiente implementados para analizar la respuesta a tizón común de 200 líneas en 4 ambientes.

	AIC	BIC	Test	L.Ratio	Valor p
Sin interacción genotipo por ambiente (1)	4985.94	5007.82			
Con interacción genotipo por ambiente (2)	4962.39	4989.74	1 vs 2	25.55	<0.0001

Valores más bajos de AIC y BIC indican mejor ajuste del modelo.

Tabla suplementaria 3 – Estado alélico para cada uno de los QTLs de alta estabilidad determinados en el estudio de mapeo por asociación y respuesta frente a tizón común ajustada para las líneas del panel estudiado. POS: estado alélico que confiere el mejor comportamiento, NEG: estado alélico alternativo, -: estado alélico no disponible.

Código de Línea	RTcaj comb	qTC 1.06.1	qTC 1.07.1	qTC 1.10.1	qTC 1.10.2	qTC 2.07.2	qTC 3.06.1	qTC 3.09.1	qTC 4.03.1	qTC 5.07.1	qTC 6.07.1	qTC 7.02.1	qTC 7.04.1	qTC 8.03.3	qTC 8.03.5	qTC 8.06.1	qTC 9.03.1	qTC 10.04.1
[Syn34L]-80	1.25	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG
[Syn34L]-88	1.35	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
[Syn34L]-123	1.40	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	-
[Syn34L]-54	1.52	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	-
[Syn34L]-112	1.55	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG
LP178	1.68	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	-	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
[Syn34L]-79	1.74	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG
[M1]-840	1.75	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	-	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS
[Syn34L]-143	1.82	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	-
[Syn34L]-46	1.94	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	-
[BS29]-701	1.99	NEG	NEG	NEG	NEG	-	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	-	NEG	POS
LP236	2.06	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[FESTIVAL]-785	2.14	-	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
(L196xLP122)-1283-2	2.17	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS
[Syn34L]-86	2.33	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG
[CII]-3462	2.38	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS
[CII]-180	2.39	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS
[AX889]-715	2.42	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS
[AX882]-746	2.54	NEG	NEG	NEG	NEG	-	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
LP562	2.55	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	-	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP214	2.55	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
[AX884]-762	2.59	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS
[QUICHUA]-809	2.63	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
[AX889]-719	2.67	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS
LP662	2.68	NEG	NEG	NEG	-	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
LP221	2.73	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[SynSD]-2189	2.80	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
P21	2.83	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
(L196xLP122)-1283-1	3.03	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	-	POS	POS	NEG	POS	POS
[DK664]-644	3.09	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
(7310x7266)-47	3.22	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS
(LP581xLP562)-42	3.22	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	-
(7310x7266)-101	3.23	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS
LP438	3.27	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG
LP1996	3.30	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG	-	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG
(LP581xLP562)-50	3.33	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	-	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
ZN6	3.37	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	-	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS
LP168	3.37	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP918	3.39	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS
[Pob582W]-6332	3.41	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	-	NEG	POS	POS
[CG271]-819	3.43	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS
[BSGA]-4165	3.44	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	-	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS
[BS13]-240	3.45	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS
[Pob582W]-6334	3.46	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[BSGA]-4119	3.48	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
[BSGA]-4071	3.53	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
LP179	3.61	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	-	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG
(7310x7266)-124	3.70	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG
[CDP]-649	3.72	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG
[SynSD]-2202	3.74	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[BSGA]-4091	3.79	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
[SynCuarentinxL1571]-4068	3.82	-	-	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
L882	3.91	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	-	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[M1]-853	3.96	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
(7310x7266)-50	3.96	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG
(LP581xLP562)-78-2	3.98	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[AX889]-725	4.01	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS
[SynCuarentinxL1571]-4048	4.03	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	-
LP5708	4.04	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[AX889]-731	4.06	-	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS

Tabla suplementaria 3 (continuación) – Estado alélico para cada uno de los QTLs de alta estabilidad determinados en el estudio de mapeo por asociación y respuesta frente a tizón común ajustada para las líneas del panel estudiado. POS: estado alélico que confiere el mejor comportamiento, NEG: estado alélico alternativo, - : estado alélico no disponible.

Código de Línea	RTCa comb	qTC 1.05.1	qTC 1.07.1	qTC 1.10.1	qTC 1.10.2	qTC 2.07.2	qTC 3.06.1	qTC 3.09.1	qTC 4.03.1	qTC 5.07.1	qTC 6.07.1	qTC 7.02.1	qTC 7.04.1	qTC 8.03.3	qTC 8.03.5	qTC 8.06.1	qTC 9.03.1	qTC 10.04.1
(7310x7266)-10	4.09	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	-	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS
LP126	4.10	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[M11]-665	4.11	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	-	POS	POS	NEG	POS	POS
(7310x7266)-44	4.22	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG
(LP581xLP562)-128	4.23	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
(LP581xLP562)-195	4.27	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	-	POS
[CII]-4796-1	4.28	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[SynSD]-2191	4.28	NEG	NEG	-	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP613	4.31	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
LP212	4.34	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS
[AX882]-755	4.36	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[BS13]-30	4.37	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	-	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LPB2	4.42	NEG	NEG	NEG	NEG	-	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG
(7310x7266)-126	4.42	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	-	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG
P1338	4.44	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
[BS13]-75	4.45	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
LP818	4.46	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	-	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP561	4.49	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[SynSDSP]-4002	4.51	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
(7310x7266)-22	4.52	NEG	POS	-	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG
LP1032	4.53	-	NEG	NEG	POS	-	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[SynSDSP]-3996	4.55	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP598	4.58	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP299-2	4.61	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
(LP611xLP613)-2	4.70	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS
LP29	4.70	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	-	-	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS
LP915	4.72	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS	POS
[BS13]-100	4.74	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	-	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS
LP199	4.74	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	NEG
LP4703	4.82	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	-
LP32	4.86	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS
(LP611xLP199)-9	4.89	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG
[SynSD]-2188	4.93	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	-	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP605	4.94	NEG	NEG	POS	-	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS
LP661	4.96	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	-	POS	POS
LP223	4.96	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
P465	4.96	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	-	POS
[SynSDSP]-4045	4.97	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
LP125-R	4.99	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG
LP580	5.02	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS
[Pob582W]-6340	5.04	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[SynSDSP]-3990	5.04	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[BS13]-3607	5.06	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
[M11]-872	5.06	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	-	-	POS	POS	NEG	NEG	POS
[BS13]-113	5.08	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[AX884]-767	5.10	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
[BS13]-117	5.10	NEG	-	NEG	NEG	NEG	NEG	-	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
LP611	5.13	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS
[SynSDSP]-4054	5.16	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS
93.1804-2	5.26	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	POS
LP256-R	5.27	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	-	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	-
[CII]-448	5.29	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	-	POS	POS	NEG	NEG	POS
[BS13]-132	5.31	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
[BS13]-42	5.31	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
[SynSDSP]-4023	5.32	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	-
LP197	5.37	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	-	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[BS13]-192	5.40	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP612	5.46	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS
(7310x7266)-127	5.51	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	-	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS
[SynSDSP]-4044	5.52	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG	NEG

Tabla suplementaria 3 (continuación) – Estado alélico para cada uno de los QTLs de alta estabilidad determinados en el estudio de mapeo por asociación y respuesta frente a tizón común ajustada para las líneas del panel estudiado. POS: estado alélico que confiere el mejor comportamiento, NEG: estado alélico alternativo, - : estado alélico no disponible.

Código de Línea	RTCa comb	qTC 1.05.1	qTC 1.07.1	qTC 1.10.1	qTC 1.10.2	qTC 2.07.2	qTC 3.06.1	qTC 3.09.1	qTC 4.03.1	qTC 5.07.1	qTC 6.07.1	qTC 7.02.1	qTC 7.04.1	qTC 8.03.3	qTC 8.03.5	qTC 8.06.1	qTC 9.03.1	qTC 10.04.1
LP304	5.53	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	-	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP3830	5.55	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
[BS13]-174	5.61	NEG	-	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP2542	5.63	NEG	NEG	-	NEG	NEG	NEG	-	NEG	POS	POS	NEG	-	POS	POS	-	POS	POS
(7310x7266)-53	5.68	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG
LP916	5.71	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS
(7310x7266)-60	5.72	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	-	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG
(7310x7266)-46	5.73	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	-	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG
LP2542-1	5.73	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
[BS13]-153	5.73	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	-	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG
(7310x7266)-73	5.76	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	-	NEG	NEG
LP122	5.78	NEG	-	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
LP220	5.78	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
(7310x7266)-18	5.80	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS
[DK688]-803	5.82	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
A1	5.82	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	-	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP869	5.83	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG	-	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
[BS13]-216	5.86	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[BS13]-119	5.88	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS
[DK638]-651	5.89	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS
(LP199xL196)-1849	5.93	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	NEG	POS	-
LP124	5.95	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	-	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
(P578xLP116)-4	5.95	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG
(7310x7266)-129	6.01	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG
(7310x7266)-66	6.01	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	-	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG
LP509	6.02	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	POS
LP128	6.02	NEG	NEG	NEG	NEG	-	POS	POS	POS	NEG	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG
[DK688]-799	6.08	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[BS13]-238	6.12	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	-	POS	POS	
[BSGA]-4114	6.18	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG
(7310x7266)-52	6.32	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	-	POS	POS	NEG	NEG	POS
(LP521xL28)-1234	6.32	NEG	NEG	NEG	NEG	-	POS	POS	POS	NEG	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG
LP122-2	6.32	NEG	POS	POS	-	POS	POS	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
[CJ]-4793	6.35	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS
LP59	6.39	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
(7310x7266)-27	6.48	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	-	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	-
(LP199xLP122)-1332	6.51	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG
LP1512	6.51	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	-
LP917	6.51	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	POS
[BS13]-2867	6.56	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	POS	POS	POS	POS
LP311	6.57	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG
(LP611xLP199)-36	6.60	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	POS	POS	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP1411	6.60	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG
LP153	6.61	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG
[BS13]-235	6.64	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS	
LP521	6.80	NEG	NEG	-	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG
[BSGA]-4092	6.85	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG
[[LP561xBS13]BS13]-5539	6.91	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	NEG	NEG
[BS13]-27	7.14	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	POS	POS
LP317	7.28	NEG	-	NEG	-	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	-	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS
[LP122xLeaming]-CFR	7.40	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS
[BS13]-5568	7.42	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	-	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS	NEG	NEG	POS
LP2	7.47	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	NEG	POS	NEG	POS	NEG	NEG	NEG	POS	POS	NEG	NEG	POS

8.2 Anexo II: Figuras

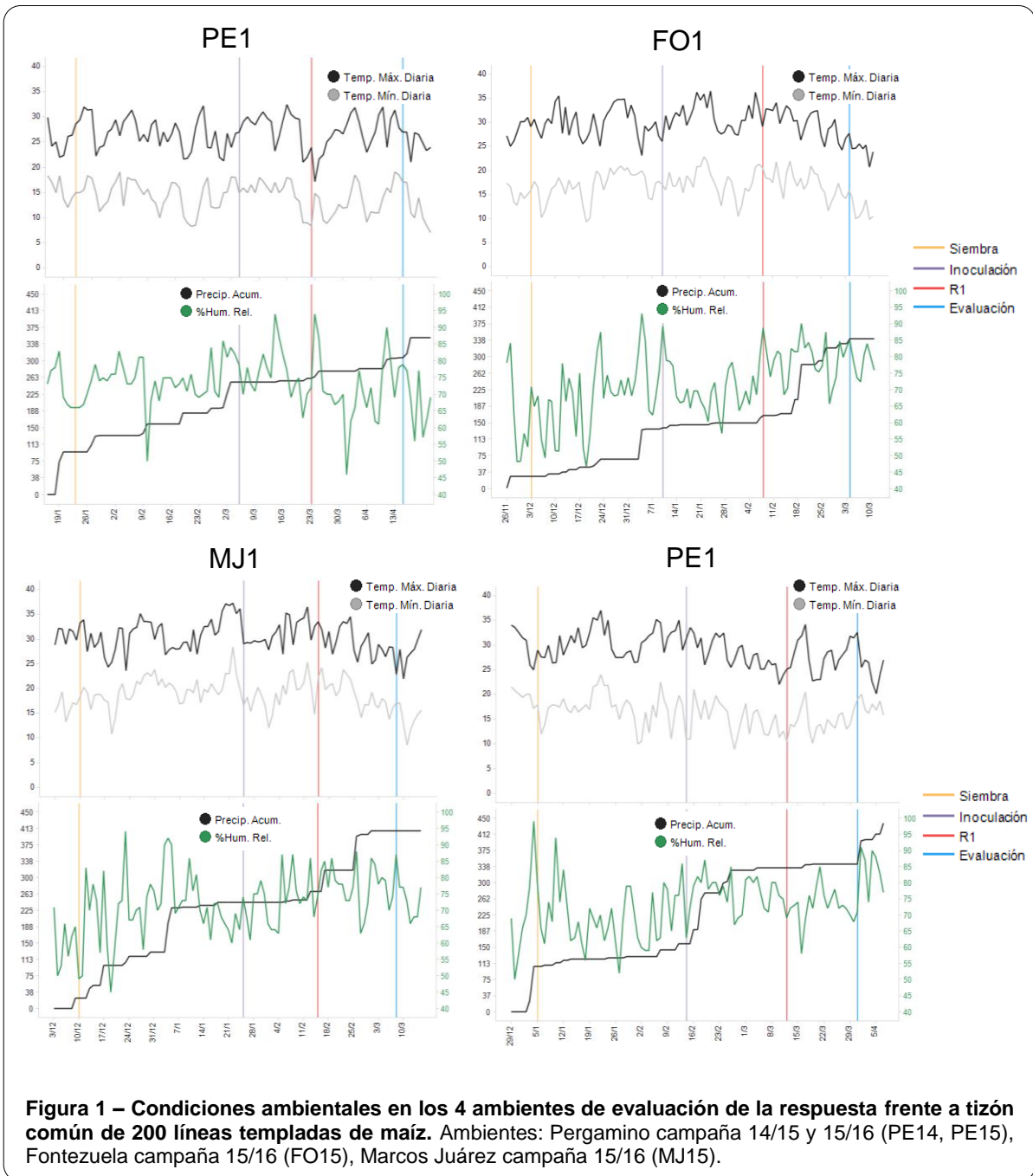


Figura 1 – Condiciones ambientales en los 4 ambientes de evaluación de la respuesta frente a tizón común de 200 líneas templadas de maíz. Ambientes: Pergamino campaña 14/15 y 15/16 (PE14, PE15), Fontezuela campaña 15/16 (FO15), Marcos Juárez campaña 15/16 (MJ15).

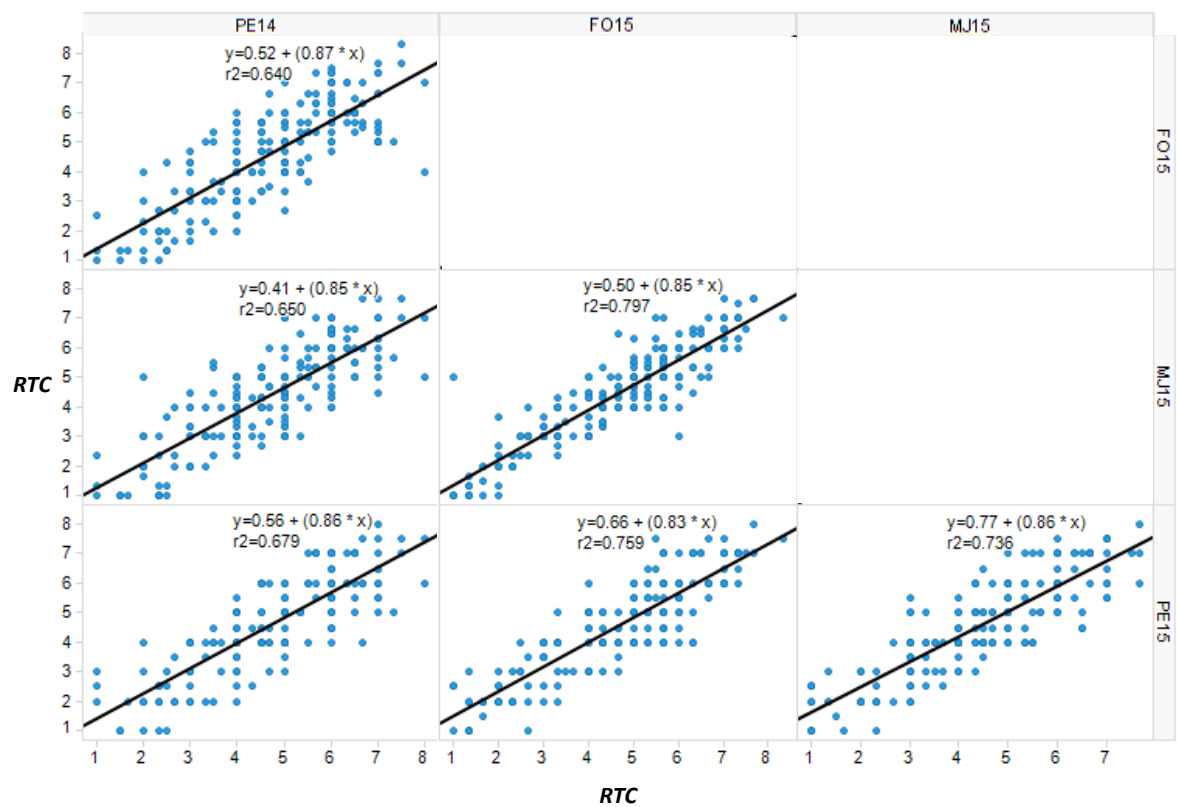


Figura 2 – Regresión lineal entre los valores medios de la respuesta frente a tizón común (RTC) de 200 líneas templadas de maíz en los 4 ambientes de evaluación. Ambientes: Pergamino campaña 14/15 y 15/16 (PE14, PE15), Fontezuela campaña 15/16 (FO15), Marcos Juárez campaña 15/16 (MJ15).

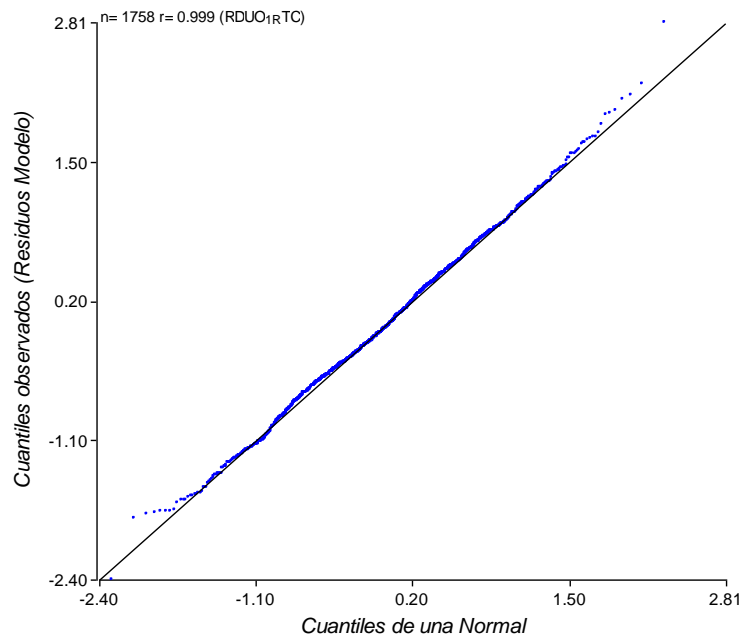


Figura 3 – Diagrama de cuantiles comparando la distribución observada de los residuos resultantes del modelo mixto implementado contra la distribución esperada bajo el supuesto de normalidad.