



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

**POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENÉTICA**

DIVERSIDAD DE QTL PARA TOLERANCIA A SEQUÍA DE UNA POBLACIÓN DE LÍNEAS TROPICALES DOBLE HAPLOIDES DE MAÍZ

VICTOR VÁZQUEZ POZOS

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2017

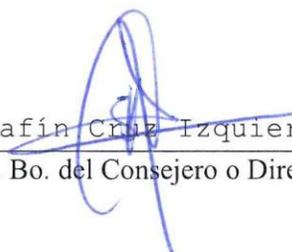
CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe Victor Vázquez Pozos, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser participe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor Dr. Serafín Cruz Izquierdo, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis "Diversidad de QTL para tolerancia a sequía de una población de líneas tropicales doble haploides de maíz" y de los producto de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre el colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 23 de Noviembre de 2017



Firma del
Alumno (a)



Serafín Cruz Izquierdo

Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis titulada: "**Diversidad de QTL para tolerancia a sequía de una población de líneas tropicales doble haploides de maíz**", realizada por el alumno: **Victor Vázquez Pozos** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobado por el mismo y aceptado como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENÉTICA**

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:



Dr. Serafín Cruz Izquierdo

ASESOR:



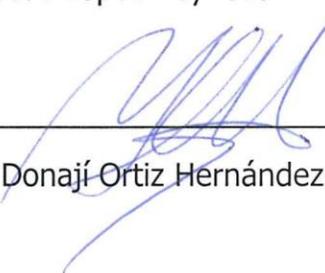
Dr. Ricardo Lobato Ortiz

ASESOR:



Dr. José de Jesús López Reynoso

ASESOR:



Dra. Yolanda Donají Ortiz Hernández

Montecillo, Texcoco, Estado de México, noviembre de 2017

DIVERSIDAD DE QTL PARA TOLERANCIA A SEQUÍA DE UNA POBLACIÓN DE LÍNEAS TROPICALES DOBLE HAPLOIDES DE MAÍZ

Victor Vázquez Pozos, M. en C.
Colegio de Postgraduados, 2017

RESUMEN

Para seguir avanzando en la tolerancia al estrés hídrico en maíz es necesario acumular información de los *loci* de carácter cuantitativo (QTL) que se encuentran en los genotipos que se han desarrollado en condiciones de sequía, para emplearse en los escenarios del cambio climático. En este trabajo se evaluaron en los ambientes de sequía y riego una población doble haploide (LPSC7F64xCML495) de líneas y cruzas de prueba. Los resultados indicaron que en las dos condiciones de humedad, el índice de vegetación diferencial normalizado (NDVI) fue el mejor asociado con el rendimiento ($r_g > 0.85$) al igual que carácter que asocia el vigor temprano, vigor final y la senescencia (Combo; $r_g > 0.68$). Se identificaron QTL para vigor temprano en condiciones de sequía (bin 1.03) explicando el 10.9 % de la variación fenotípica (%VF) (aditividad +26), al igual que Combo en sequía (bin 1.02/1.03) con el 7.49 %VF (aditividad +28). Así mismo se ubicaron varios QTL para sequía y riego (bin 4.05) donde sobresale Combo_LR (13 %VF) y AUCSEN_DS (13.81 %VF). Y otros QTL de Combo_LR en la bin 5.05 (11.6 %VF) y Combo_LR en la bin 7.03 (9.9 %VF). Además se localizaron QTL para rendimiento bajo riego (aditividad: 0.12 t·ha⁻¹). Estos QTL son útiles para mejorar el rendimiento bajo condiciones de sequía y riego.

Palabras clave: *Zea mays* L, QTL, sequía, trópico, NDVI.

DIVERSITY QTL FOR TOLERANCE TO DROUGHT OF A POPULATION OF TROPICS MAIZE LINE DOUBLE HAPLOIDS

Victor Vázquez Pozos, M. en C.
Colegio de Postgraduados, 2017

ABSTRACT

In order to improve drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) it is necessary to accumulate information about quantitative trait loci (QTL) from maize elite inbred lines adapted in drought conditions that we can use for climate change environments. In this work were evaluated a double haploid lines inbred population (LPSC7F64xCML495) and tested crosses was tasted in drought and irrigation environments. The results indicated that in the two conditions moisture, the normalized difference vegetation index (NDVI) was the best associated with the yield ($rg > 0.85$) as well as the character associated with early vigor, final vigor and senescence (Combo; $rg > 0.68$). I identified QTL for early vigor in conditions of drought (bin 1.03) explaining 10.9% of the phenotypic variation (% VF) (Additivity +26), as well as Combo in drought (bin 4.05) with 7.49% VF (additivity +28). Several QTL were also located for drought and irrigation (bin 4.05), where Combo_LR (13% VF) and AUCSEN_DS (13.81% VF) stood out. And other Combo_LR QTL in the 5.05 bin (11.6% VF) and Combo_LR in the 7.03 bin (9.9% VF). Also QTL was localized for well water yield (additivity: 0.12 t·ha⁻¹). These QTL are useful for improving maize yield under drought and irrigation conditions.

Key words: *Zea mays* L, QTL, drought, tropic, NDVI

AGRADECIMIENTOS

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)** y al **pueblo de México** por proporcionarme todo el recurso para mis estudios de posgrado.

Al **Colegio de Postgraduados** y el **Postgrado de Génica**, por darme la oportunidad de estudiar y desarrollarme en tan importante institución educativa.

Al **PhD. Samuel Trachsel** y al **Centro Internacional de Mejoramiento en Maíz y Trigo (CIMMYT)**, por brindarme su atención y los datos para la realización de esta tesis.

Al **Dr. Serafín Cruz Izquierdo**, por su otorgarme su tiempo, consejo, apoyo, orientación y compartir sus conocimientos durante toda esta etapa de crecimiento profesional.

Al **Dr. José de Jesús López Reynoso** y **Dr. Ricardo Lobato Ortiz**, por su orientación.

A mis papás **Ascención Vázquez García** y **Dorotea Pozos Pozos** y mis hermanos por su siempre apoyo incondicional.

A mis amigos **Juan de Dios Hernandez Q.** por ser un guía y apoyo.

CONTENIDO

RESUMEN	iv
ABSTRACT	v
LISTA DE CUADROS	ix
LISTA DE FIGURAS	x
LISTA DE FIGURAS DE ANEXO	xi
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 OBJETIVOS.....	3
General	3
Específicos.....	3
1.2 HIPÓTESIS.....	3
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 Tolerancia a la sequía de maíz.....	4
2.2 Caracteres secundarios	5
2.2.1 Intervalo de floración (IF)	5
2.2.2 Senescencia.....	6
2.2.3 Vigor temprano.....	6
2.2.4 Altura de planta.....	7
2.3 <i>Loci</i> de carácter cuantitativo para la tolerancia a sequía	7
2.4 Líneas y Cruzas de prueba.....	8
III. MATERIALES Y MÉTODOS	9
3.1 Material vegetal	9
3.2 Datos Fenotípicos	10
3.3 Análisis estadístico	11
3.4 Genotipificación y construcción de mapa de ligamiento	12
3.5 Análisis de QTL´s.....	12
IV. Resultados	13
4.1 Correlaciones de las características secundarias con el rendimiento dentro poblaciones y condiciones de riego	21
Correlaciones fenotípicas entre poblaciones y condiciones de riego	22
4.2 QTL Rendimiento.....	24
4.3 QTL para días a antesis.....	24

4.4 QTL Intervalo de floración.....	24
4.5 QTL Senescencia	24
4.6 QTL para vigor	24
4.7 QTL COMBO	25
V. DISCUSIÓN	27
5.1 QTL rendimiento bajo sequia bin 1.07	27
5.2 QTL rendimiento bajo riego bin 4.10.....	27
5.3 QTL bin 1.03 altura de planta, NDVI (vigor) y Combo_CPS	28
5.4 QTL bin 4.05 Combo y Senescencia	28
5.5 QTL bin 7.03 Combo.....	28
VI. CONCLUSIONES	29
VII. LITERATURA CITADA	30

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Estimación de medias, componentes de la varianza y heredabilidad del rendimiento y caracteres secundarios de Líneas DH bajo riego y sequía.	19
Cuadro 2. Estimación de medias, componentes de la varianza y heredabilidad del rendimiento y caracteres secundarios de cruzas de prueba bajo riego y sequía.....	20
Cuadro 3. Correlación genética (r_g) y fenotípica (r_f) de rendimiento de grano por caracteres secundarios de líneas y cruzas de prueba bajo riego y sequía. ...	22
Cuadro 4. Correlaciones fenotípicas entre rasgos de las poblaciones de líneas DH y cruzas de prueba en riego y sequía.	23
Cuadro 5. QTL obtenidos a través mapeo del intervalo compuesto (ICIM) de los rasgos de las líneas DH y cruzas de prueba bajo riego y sequía.	26

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1a. Primer cuartil, mediana, tercer cuartil y valores extremos de las mediciones de líneas DH y cruzas de prueba bajo sequía y riego. LR: líneas DH bajo riego, LS: líneas bajo sequía, CPR: cruzas de prueba bajo riego CPS: cruzas de prueba bajo sequía. Rendimiento de grano (RG; a), días a antesis (DA; b) intervalo de floración (IF; c), altura de planta (AP; d). 14
- Figura 1b. Primer cuartil, mediana, tercer cuartil y valores extremos de las mediciones de líneas DH y cruzas de prueba bajo sequía y riego. LR: líneas DH bajo riego, LS: líneas bajo sequía, CPR: cruzas de prueba bajo riego CPS: cruzas de prueba bajo sequía. Senescencia (SEN1; e, SEN2; f, SEN3; g, AUCSEN; h). 15
- Figura 1c. Primer cuartil, mediana, tercer cuartil y valores extremos de las mediciones de líneas DH y cruzas de prueba bajo sequía y riego. LR: líneas DH bajo riego, LS: líneas bajo sequía, CPR: cruzas de prueba bajo riego CPS: cruzas de prueba bajo sequía. Área bajo la curva (NDVI1; i, NDVI2; j, NDVI3; k, NDVI4; l). 16
- Figura 1d. Primer cuartil, mediana, tercer cuartil y valores extremos de las mediciones de líneas DH y cruzas de prueba bajo sequía y riego. LR: líneas DH bajo riego, LS: líneas bajo sequía, CPR: cruzas de prueba bajo riego CPS: cruzas de prueba bajo sequía. Área bajo la curva (AUCNDVI; m), Combo; n. 17

LISTA DE FIGURAS DE ANEXO

Figura A 1. Representación de cromosoma 1 al 3 con marcadores y QTL.	37
Figura A 2. Representación de cromosoma 4 al 6 con marcadores y QTL.	38
Figura A 3. Representación de cromosoma 7 al 10 con marcadores y QTL.	39

I. INTRODUCCIÓN

Los cereales como el maíz (*Zea mays* L.) son el principal alimento fuente de energía para la mayoría de la población en los países en vías de desarrollo, cerca del 60 % de las calorías se derivan directamente de ellos y en los países más pobres se llega hasta el 80 % (Awika, 2011). Entre los principales cereales, el maíz contribuye con más del 40 % de la producción mundial con 1,038 millones de toneladas (FAOSTAT, 2015). Además, por su alto potencial de rendimiento, está reconocido como un cultivo que puede garantizar la seguridad alimentaria (Almeida *et al.*, 2014).

Está comprobado que se está presentado un cambio climático acelerado, que se ve reflejado con el aumento de la temperatura promedio y en el aumento de frecuencia temperaturas y la precipitaciones extremas (Olivera, 2013). En el informe del Panel Intergubernamental del Cambio Climático se menciona que las sequías se intensificarán durante este siglo en algunas zonas de Europa Central, América Central, México, el Noreste de Brasil y el Sur de África, debido a la reducción de las precipitaciones y/o al aumento de la evapotranspiración (IPCC, 2012). La escasez de agua es el factor más limitante del medio ambiente para la productividad del maíz en las regiones tropicales y subtropicales (Messmer *et al.*, 2011). Se estima que el rendimiento se reduce hasta un 39 % cuando hay una escasez de agua de un 40 % aproximadamente (Daryanto *et al.*, 2016).

Durante el proceso de mejoramiento para tolerancia de estrés por sequía ha demostrado que las poblaciones de maíz mejoradas por selección son más eficientes que por heterosis (Duvick, 2005; Reyes *et al.* 2015), debido a que se ha mejorado la eficiencia del uso del agua, y el índice de cosecha a lo largo de varias generaciones. El mejoramiento genético por selección para la tolerancia a la sequía mediante el rendimiento de grano es ineficiente debido a la baja heredabilidad del rendimiento de grano, por lo que se sugiere el uso de caracteres secundarios, tales como: la altura de planta, el intervalo de floración (antesis-estigmas), senescencia retrasada de la hoja, capacitancia de la raíz, número de granos por mazorca, peso volumétrico, contenido de carotenoides, contenido de clorofila, enrollamiento de la hoja, longitud de la raíz, contenido de ácido abscísico en la hoja, propiedades ópticas de la hoja (reflectancia, transmitancia y absorbancia), diámetro del

tallo, contenido de prolina, entre otras, que proporcionan información de cómo el rendimiento cambia en condiciones de sequía. Idealmente, un carácter secundario debe de estar correlacionado con el rendimiento de grano en condiciones de sequía, con variación genética y altamente heredable. También debe ser fácil, barato y rápido para observar o medir de forma no destructiva, estable durante el período de medición y no asociada con la pérdida de rendimiento en condiciones sin estrés (Lafitte, Blum, and Atlin, 2003).

Debido a que la tolerancia a la sequía es de herencia cuantitativa, controlada por muchos genes, resulta apropiado apoyarse de técnicas moleculares donde se identifiquen los principales procesos fisiológicos asociados con la mejora del rendimiento y la determinación de las asociaciones gen-fenotipo que permita aumentar la eficiencia de selección. El mejoramiento asistido por marcadores moleculares es una herramienta que agiliza el avance genético (Ribaut y Ragot, 2007), apoyado de los *loci* de carácter cuantitativo (QTL, por sus siglas en ingles). Los QTL permiten conocer la importancia de una región del genoma asociada a un carácter, se han descrito varios QTL asociados a condiciones de estrés hídrico tales como intervalo de floración, enrollamiento de la hoja, senescencia, vigor, entre otros (Messmer *et al.*, 2011; Lu *et al.*, 2012; Almeida *et al.*, 2014; Trachsel *et al.*, 2016).

La detección de QTL usando poblaciones de líneas y su combinación con un probador es ideal para reducir los efectos de interacción que enmascaran algunos caracteres como el rendimiento (Frascaroli *et al.*, 2009), y de esta forma detectar los QTL consistentes. El objetivo de este trabajo fue identificar QTL para la tolerancia a sequía en maíz tropical. Esto implica que se debe de determinar la heredabilidad y la relación de los rasgos secundarios con el rendimiento de grano bajo ambientes de sequía y riego. Detectar regiones del genoma con QTL claves, para posteriores trabajos de introgresión asistida por marcadores moleculares.

1.1 OBJETIVOS

General

- Identificar QTL asociados con la tolerancia a la sequía en una población de maíz del trópico usando líneas y cruza de prueba.

Específicos

- Determinar la heredabilidad y la relación de los caracteres secundarios con el rendimiento de grano bajo sequía y riego.
- Detectar regiones del genoma con QTL claves para la tolerancia a la sequía en maíz de trópico.

1.2 HIPÓTESIS

En un ensayo de estrés por sequía, mediante la asociación de datos fenotípicos y marcadores moleculares es posible identificar los *loci* de carácter cuantitativo de interés los cuales pudieran ser usados para la introgresión de estas regiones genómicas en germoplasma elite deseado.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Tolerancia a la sequía de maíz

La precipitación en un ciclo agrícola de temporal es variable y es difícil precisar la cantidad de lluvia y su intensidad. Por lo tanto, no existe una temporada promedio, es por ello que una buena variedad de maíz tiene que tolerar variación de la humedad del suelo. La escasez de humedad en el suelo afecta la fisiología de las plantas y el grado de afectación dependerá de la intensidad del déficit hídrico y la fenología en la que se encuentre. La sequía afecta la producción de maíz porque reduce el establecimiento de las plantas durante la etapa de plántula; disminuye el desarrollo del área foliar y la tasa fotosintética durante el período anterior a la floración; reduce la producción de mazorcas y granos durante las dos semanas de la floración; y disminuye la fotosíntesis e induce la senescencia prematura de las hojas durante el llenado de grano, durante el llenado de grano se reduce el rendimiento, debido al consumo de energía y nutrientes por otros órganos provocado por la respuesta de adaptación a la sequía (Bänziger *et al.*, 2012).

Pero también existen variedades mejoradas que han desarrollado un mecanismo de resistencia a la sequía llamado "latencia"; mediante el cual, en condiciones de estrés por sequía desaceleran su metabolismo hasta que el estrés desaparece (Aveñado *et al.*, 2008).

La tolerancia a la sequía en la producción de maíz está regida por fenómenos hereditarios (Oyekunle, Badu-apraku, Hearne, and Franco, 2015), del medio ambiente y de la interacción genético x ambiente. El primer fenómeno se debe a la presencia de muchos genes que a su vez interaccionan entre sí, la interacción dentro de un mismo sitio cromosómico o dominancia de un gen sobre su alelo y la interacción entre sitios cromosómicos o epistasis. A su vez, los efectos de las interacciones dominante y epistática trabajan con los efectos del ambiente; entre éstos, los más importantes son la presencia de lluvias, los rocíos y las lloviznas, la textura y la estructura del suelo, además de las labores agrícolas (Márquez *et al.*, 2009). Así también como factores fisiológicos de la planta como la protección del agua en el tejido con una mayor disminución en la conductancia y la eliminación de efectos perjudiciales de la sequía (Grzesiak *et al.*, 2006).

Para mejorar los caracteres cuantitativos para la resistencia a la sequía, es necesario que en el ambiente de selección se manifiesten en grado extremo las condiciones que favorecen el factor adverso, en este caso la sequía. Así mismo que la condición de sequía sea lo más homogénea posible a fin de evitar “escapes” de plantas aparentemente resistentes, lo que propiciará una selección con mayor precisión (Márquez *et al.*, 2009). El carácter principal para identificar genotipos tolerantes a sequía es el rendimiento de grano, pero también se usan los caracteres secundarios (senescencia retrasada, altura de planta, altura de mazorca, enrollamiento de la hoja, vigor temprano, intervalo de floración) que deben de estar genéticamente asociados al rendimiento de grano bajo sequía, ser altamente heredables, estables y viables para medir, y que no se asocie con la pérdida de rendimiento en condiciones normales (Campos *et al.*, 2004).

2.2 Caracteres secundarios

La selección para mejorar el rendimiento en condiciones de sequía basado solo por el rendimiento de grano ha sido considerado ineficiente, pero el uso de características secundarias de valor adaptativo cuya variabilidad genética aumenta en condiciones de sequía, puede aumentar la eficiencia de selección (Bolaños y Edmeades, 1996). Los caracteres secundarios que ofrecen mejor información son el intervalo de floración, senescencia, altura de planta y vigor temprano que a continuación se describen (Trachsel *et al.*, 2016).

2.2.1 Intervalo de floración (IF)

El intervalo de la floración se define como el intervalo en tiempo entre la dehiscencia de polen (antesis) y la extrusión de estigmas, para el 50 % de las plantas presentes por cada genotipo. En presencia de estrés por sequía el intervalo de floración se incrementa y varía según la intensidad. El intervalo de la floración depende en factores genéticos, principalmente de la distribución de la materia seca en los órganos reproductivos y poco por el agua en la planta (Bolaños y Edmeades, 1996).

El déficit de agua durante las etapas específicas del desarrollo floral puede dañar gravemente el establecimiento de semillas, a través de la esterilidad del polen o el aborto

de embriones, o puede terminar prematuramente el llenado del grano. Un bajo potencial hídrico durante la meiosis del polen puede inducir esterilidad. Debido a que el estado del agua del tejido floral se mantiene a pesar del bajo potencial del agua de las hojas, es probable que el ácido abscísico se desplace desde el tejido vegetativo al reproductivo (Passioura, 2006).

2.2.2 Senescencia

La senescencia foliar es un proceso fisiológico regulado que conduce a la muerte de la hoja. La sequía inducida por senescencia de la hoja contribuye a la removilización de nutrientes durante el estrés, permitiendo así que el resto de la planta se beneficie de los nutrientes acumulados durante la vida útil de la hoja. Además, la senescencia de la hoja inducida por la sequía, especialmente cuando se acompaña de abscisión de la hoja, evita grandes pérdidas de agua a través de la transpiración, lo que contribuye al mantenimiento de un balance de agua favorable de toda la planta (Munné y Alegre, 2004).

En condiciones de estrés hídrico en el maíz, la senescencia inicia en las hojas inferiores. Los cultivares con mayor capacidad de ajuste osmótico han demostrado tener retraso en la senescencia foliar en condiciones de sequía (Bolaños *et al.*, 1993). La senescencia de las hojas puede ser medida por la concentración de clorofila durante la última mitad del llenado del grano. Además una puntuación visual 1-10 se puede utilizar, en donde 1 implica verde y 10 plantas senescentes (Bänziger *et al.*, 2012).

2.2.3 Vigor temprano

El vigor temprano asegura la exitosa transición a la etapa de crecimiento autótrofo. El suministro de carbohidratos influye significativamente en el rendimiento de la planta (Hund *et al.*, 2004). El vigor temprano está altamente correlacionado con el rendimiento en condiciones de sequía y en riego (Lu *et al.*, 2011). La medición del vigor temprano se realiza con técnicas espectrales como el índice de vegetación diferencial normalizado (NDVI; por sus siglas en inglés), es un índice de vegetación que se utiliza para estimar la

cantidad, calidad y desarrollo de la vegetación con base a la medición de la intensidad de la radiación de ciertas bandas del espectro electromagnético que la vegetación emite o refleja. Para el cálculo de los índices de vegetación es necesaria la información que se encuentra en las bandas roja e infrarroja de ese espectro electromagnético. En donde las hojas verdes tienen comúnmente mayor reflectancia en el infrarrojo cercano que en el rango visible. El valor de NDVI típicamente varía de 0.1 hasta 1, valores cercanos a 1 están asociados con una mayor densidad y verdor de la copa de la planta (Lu *et al.*, 2012).

2.2.4 Altura de planta

El estrés por sequía reduce el crecimiento de la plantas, la altura de la planta de maíz a menudo se ve afectada en condiciones de sequía. Bänziger *et al.*, (2012) encontraron que la selección para la reducción del crecimiento de tallos y altura de la planta puede reducir la competencia por asimilados a la floración y de ese modo disminuir el aborto de grano. Pero también el rendimiento se ve afectado debido a que la planta necesita alcanzar una altura suficiente para tener adecuados fotosintatos, este criterio puede ser usado como selección para tolerancia a la sequía (Lu *et al.*, 2012).

2.3 Loci de carácter cuantitativo para la tolerancia a sequía

El análisis de los *loci* de carácter cuantitativo (QTL, por sus siglas en inglés: Quantitative trait *loci*) es un método estadístico que une dos tipos de datos de información; fenotípica y genotípica, para identificar la base genética de la variación en los caracteres cuantitativos. El análisis de QTL permite vincular ciertos fenotipos complejos a regiones del ADN específicas de los cromosomas. El objetivo de este proceso es identificar la acción, la interacción, el número y ubicación precisa de estas regiones, para el mejoramiento genético asistido por marcadores moleculares (MAS) (Semagn *et al.*, 2010).

Actualmente se ha aumentado el uso del mapeo genético con marcadores de alta densidad para la identificación del número y posición del QTL asociado con fenotipos específicos relacionados con resistencia a estrés por sequía. Este proceso puede usarse

para estimar efectos de la segregación de QTL y su contribución a caracteres de variación y obtener estimaciones de su estabilidad en diversos ambientes. Los caracteres evaluados para identificar QTL de tolerancia a sequía han sido el rendimiento del grano y caracteres secundarios como: el intervalo de floración, capacitancia de la raíz, el consumo del agua en la planta, la conductancia estomática, contenido de ácido abscísico en la hoja y xilema, altura de planta, altura de la mazorca, número de mazorcas, contenido de clorofila, senescencia de la hoja y vigor temprano (Zhu *et al.*, 2011; Messmer *et al.*, 2011; Almeida *et al.*, 2014; Trachsel *et al.*, 2016)

2.4 Líneas y Cruzas de prueba

La correlación entre la línea *per se* y el rendimiento de cruza de prueba son bajas para la mayoría de los rasgos en maíz, lo que demuestra que la selección basada en el rendimiento sólo de las líneas *per se* es deficiente (Frascaroli *et al.*, 2009). En los programas de mejoramiento de híbridos de maíz, las líneas se seleccionan de acuerdo con su desempeño *per se* y su desempeño híbrido, por lo que es importante determinar si la expresión de rasgos en líneas es transmisible a sus híbridos (Zhang *et al.*, 2011).

Para evaluar el desempeño híbrido de una población de líneas, se debe elegir un probador apropiado para realizar las cruzas de prueba. Un probador es aquel que clasifica y discrimina eficientemente entre las líneas bajo prueba. Hallauer y Miranda (1988) indican que el tipo de acción génica es una de las variables más importantes para definir el probador apropiado, sugieren el uso de líneas puras élite para evaluar aptitud combinatoria.

Pero también, el probador puede provocar inconvenientes asociados con los efectos de enmascaramiento por alelos dominantes hacia las líneas (Lobato *et al.*, 2010), de modo que la potencia de detección de QTL depende en gran medida de los alelos del probador (Austin *et al.*, 2000).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Material vegetal

El material utilizado fue una población biparental de líneas de maíz obtenidas por la técnica de dobles haploides (DH), a partir del cruzamiento entre las líneas la posta sequía C7 F64-2-6-2-2-B-B-B (LPS C7 F64) y la CML495. Para las cruzas de prueba se utilizó la línea CML494 como probador. Este probador CML494 es una línea de grano blanco dentado obtenido de la población la posta sequia ciclo 4 familia 7, de grupo heterótico AB (<http://apps.cimmyt.org>). La LPS C7 F64 es una línea que fue derivada de la población la Posta sequía. Esta población es de grano blanco dentado con patrón heterótico B. Es un sintético Tuxpeño, adaptado a la condición del trópico bajo, fue desarrollada mediante la selección recurrente en condiciones de sequía en 7 ciclos de selección. La líneas CML495 es de grano blanco cristalino desarrollada para condiciones de trópicos bajos con patrón heterótico A. De un total de 296 líneas obtenidas por la técnica DH, en este trabajo se utilizaron 166 líneas DH y 196 cruzas de prueba para estudios de la población.

El experimento se estableció en la estación experimental del CIMMYT en Tlaltizapán Morelos (18.69° N, 99.13° W, 940 msnm) e INIFAP de Iguala, Guerrero (18.34° N, 99.50° W, 732 msnm). La siembra se realizó durante la temporada de invierno seco 2013 y 2014, cuando normalmente no hay lluvias y se depende de la irrigación. Se utilizó un diseño experimental alfa-látice (0,1) con bloques incompletos y dos repeticiones. Las unidades experimentales fueron surcos de 4.5 m y 0.75 m entre surcos, un espacio entre plantas de 0.2 m, para una densidad de 66,666 plantas/ha². Se aplicaron prácticas culturales convencionales en todas las parcelas de ensayo y los riegos fueron mediante goteo.

El estrés por sequía se provocó de acuerdo con el protocolo de CIMMYT (Bänziger *et al.*, 2012) donde se indujo el estrés hídrico a los 12-15 días antes de la antesis (~190 UC). El siguiente riego se aplicó 7 días después de finalizada la antesis, mientras que el ultimo riego se aplicó 3 semanas después de la finalización de la antesis. El monitoreo de la humedad se realizó 3 veces por semana con sondas de humedad del suelo PR2 /6 (Delta-T devices, Cambridge, Reino Unido) a profundidades de 10, 20, 30, 40, 60 100 cm para la programación de riegos en el tratamiento de estrés por sequía.

3.2 Datos Fenotípicos

Las variables fenotípicas se obtuvieron durante el ciclo del cultivo. El índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) se obtuvo a las dos, cuatro, cinco y seis semanas después de la siembra usando un RT-Greenseeker (Trimble, Ukia, CA, EUA). El NDVI fue medido a una altura de 0.8 m caminando con el sensor en medio de los surcos y se tomó en cada unidad experimental. El NDVI fue calculado de la siguiente manera

$$NDVI = \frac{IRC - R}{IRC + R}$$

Donde IRC es la reflectividad en el infrarrojo cercano y R es la reflectividad en el rojo.

Los días a antesis (DA) se obtuvo del tiempo transcurrido desde la siembra hasta que el 50 % las plantas por genotipo iniciaba la dehiscencia de polen. El Intervalo de floración (IF), fue medido por el intervalo de tiempo entre la floración masculina y femenina. La altura de planta (AP) se midió del suelo hasta la última hoja. La senescencia se registró a las dos, cuatro y seis semanas después de la floración mediante una calificación visual con una escala de 1 (sin senescencia) a 9 (senescencia completa). Para NDVI y senescencia, el área bajo la curva (AUC) se calculó mediante la integración de una función polinómica de segundo grado ajustado a mediciones individuales tomadas antes (por NDVI) o después de la floración (por senescencia). Se adiciona un carácter que integra el vigor temprano (NDVI), vigor final (altura de planta) y senescencia, denominado como Combo, que se calculó de la siguiente manera:

$$Combo = \frac{AP \times AUCNDVI}{AUCSEN}$$

Donde AP es la altura de planta a etapa de floración que multiplica el área bajo la curva de NDVI (AUCNDVI) y el resultado se divide por el área bajo la curva de la senescencia (AUCSEN).

Y para obtener el rendimiento de grano se utilizó como referencia 12.5 % de humedad.

3.3 Análisis estadístico

Los componentes de la varianza fueron estimados por el procedimiento de máxima verosimilitud lineal restringida usando META-R ver 5.0 (Alvarado *et al.*, 2015). El modelo estándar lineal mixto para la variable respuesta está representada por

$$Y = \mu + G_i + E_j + GE_{ij} + R(E)_{kj} + BI(RE)_{bkj} + e_{ijkb}$$

En el que μ es la media general, G_i es el efecto del i -ésimo genotipo ($i=166$ y 196 líneas y cruza de prueba), E_j es el efecto del j -ésimo ambiente (CP_R: $j=2$, CP_S: $j=4$, Líneas DH_R $j=2$ y Líneas DH_S $j=2$), GE_{ij} es el efecto de interacción del i -ésimo genotipo con el j -ésimo ambiente, $R(E)_{kj}$ es el efecto de la k -ésima repetición dentro de la j -ésimo ambiente, $BI(RE)_{bkj}$ es el efecto de los bloques incompletos dentro de la k -ésima repetición en el j -ésimo ambiente. Todos los efectos fueron considerados, excepto los ambientes. Los mejores predictores lineales insesgados (BLUP) se calcularon para las líneas y cruza de prueba en las dos condiciones de riego por separado.

La heredabilidad en sentido amplio (H^2) fue estimada como:

$$H^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \frac{\sigma_{gxe}^2}{e} + \frac{\sigma_e^2}{re})$$

En donde σ_g^2 es la varianza genotípica, σ_{gxe}^2 es la varianza del genotipo x ambiente, σ_e^2 es la varianza residual, e es el número de ambientes y r es el número de repeticiones por ambiente.

La correlación genética (r_g) entre las características se calculó con la siguiente ecuación.

$$r_g = \sigma_{g(ii')} / \sigma_{g(i)} \sigma_{g(i')}$$

En donde $\sigma_{g(ii')}$ es covarianza genotípica entre cada par de caracteres y $\sigma_{g(i)} \sigma_{g(i')}$ el producto de las desviaciones estándar genotípicas de cada carácter.

Las correlaciones fenotípicas entre las características se calcularon en base a los BLUP como los coeficientes de correlación lineal de Pearson.

3.4 Genotipificación y construcción de mapa de ligamiento

De las líneas empleadas en este estudio, se tomaron 12 muestras de hoja por genotipo para extraer ADN mediante el procedimiento de CTAB (CIMMYT, 2005). El ADN de todas las muestras se enviaron a Cornell University Biotechnology Resource Center (Ithaca, NY, EUA), para su caracterización genética donde se aplicó el protocolo de genotipificación por secuenciación (GBS) (Elshire *et al.*, 2011). El ADN genómico se digirió con la enzima de restricción *ApaK1*. Las librerías de GBS fueron construidas en 96-plex y secuenciados en un equipo Illumina *HiSeq2000* (Glaubitz *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2015). Los marcadores de polimorfismo de nucleótido simple (SNP) se filtraron e imputaron en el programa TASSEL GBS pipeline usando como referencia el genoma B73 (Glaubitz *et al.*, 2014). El mapa de ligamiento se construyó en ICIMv4 (Li *et al.*, 2007) con 476 SNP, para la distancia del mapa se usó la función Kosambi.

3.5 Análisis de QTL's

El método de mapeo de intervalo compuesto fue analizado en ICIMv4 (Li *et al.*, 2007). 174 genotipos fueron incluidos en el mapa, se usó una velocidad de marcha de 1 cM. Un QTL con puntuación-LOD arriba de 2.5 fue considerado como significativo ($\alpha=0.05$). Los QTL procedente de diferentes caracteres fueron declarados comunes cuando coincidían en ubicación genética las puntuaciones-LOD. En el efecto aditivo se obtuvo de ICIMv4, el signo de efectos aditivos fue usado para identificar el origen del alelo favorable. Aditividad positiva indica un efecto de sustitución proveniente del progenitor recurrente (CML495) y aditividad negativa indica que el efecto de sustitución proviene del donador (LPSC7F64). R^2 representa el porcentaje de la varianza fenotípica explicada por todos los QTL detectados para cada carácter.

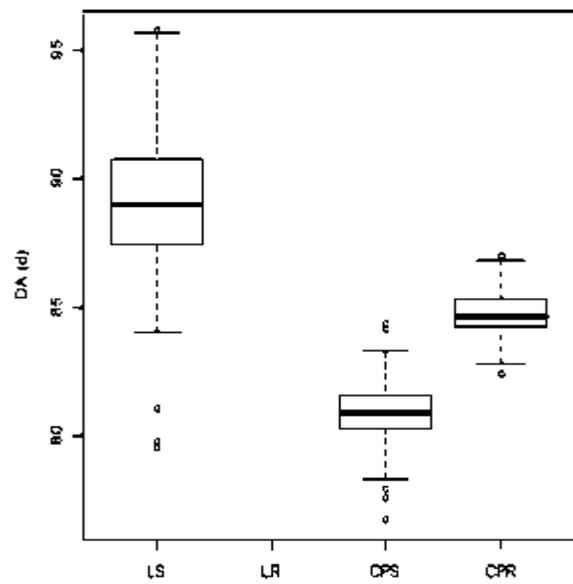
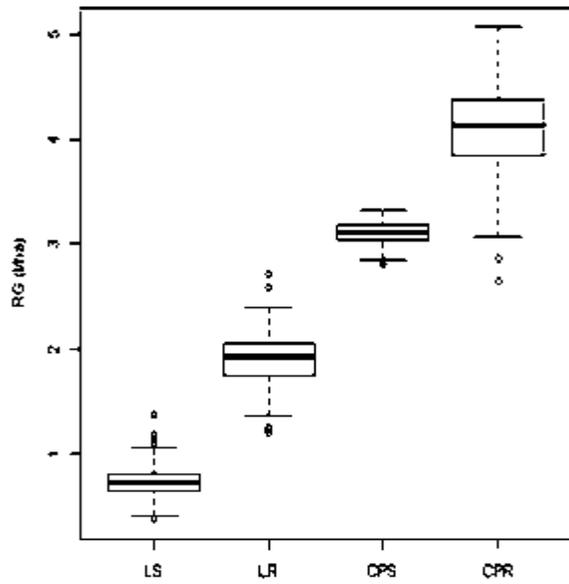
IV. RESULTADOS

La estimación de las medias, descomposición de la varianza y la heredabilidad de las líneas DH y cruzas de prueba se muestran en los Cuadro 1 y Cuadro 2. El rendimiento promedio de la población de líneas DH bajo riego y sequía fue de 1.9 t·ha⁻¹ y 0.7 t·ha⁻¹ mientras que las cruzas de prueba fue de 4.11 t·ha⁻¹ y 3.11 t·ha⁻¹ para riego y sequía respectivamente. La heredabilidad (H^2) fue de 0.40 y 0.56 para líneas bajo riego y sequía (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**), mientras que en CP fue de (H^2) 0.61 y 0.28 para riego y sequía, respectivamente. La reducción del rendimiento por efecto de la sequía fue de 63.16 % para las líneas DH y 24.33 % para las cruzas de prueba.

En las cruzas de prueba la antesis se presentó ligeramente precoz que en las líneas DH. Las heredabilidades fueron moderadas y altas ($H^2 > 0.56$) y coeficientes de variación bajos (<2.5). Pero también la antesis se presentó más temprano en las cruzas de prueba bajo sequía que en las de riego (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**), con lo que se demuestra un ligero escape a la sequía de aproximadamente 4 días.

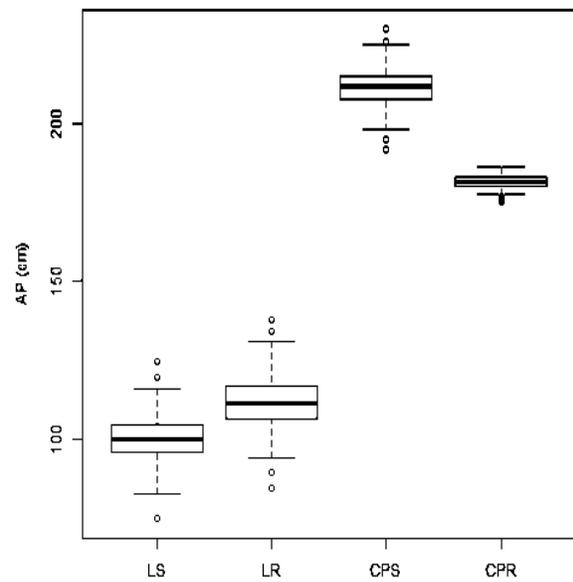
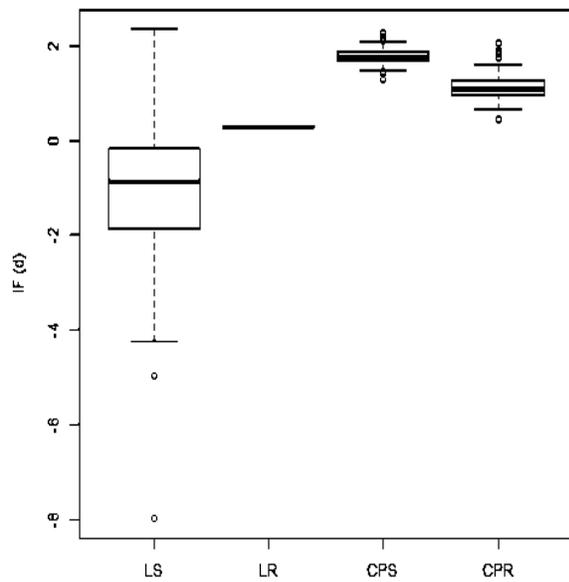
El intervalo de floración presentó diferencias entre genotipos únicamente en líneas DH bajo sequía con un intervalo de -8 a 2.3 días, mientras que en las CP en sequía el intervalo fue reducido de 1.3 a 2.3 días. Las líneas bajo sequía presentaron una heredabilidad intermedia ($H^2 = 0.68$) mientras que la crusa de prueba presento baja heredabilidad ($H^2 = 0.21$).

La altura de planta presentó diferencias significativas entre las poblaciones en las dos condiciones, donde las poblaciones bajo sequía fueron más altas que las de riego. La diferencia en altura promedio de la población de líneas DH y CP bajo riego ($H^2 = 0.69$ y 0.37) y sequía ($H^2 = 0.74$ y 0.84) fue de 10.8 cm y 29.8 cm, respectivamente.



a

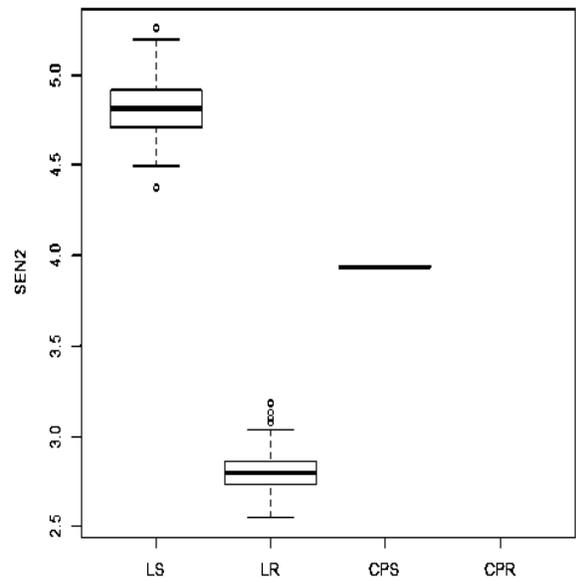
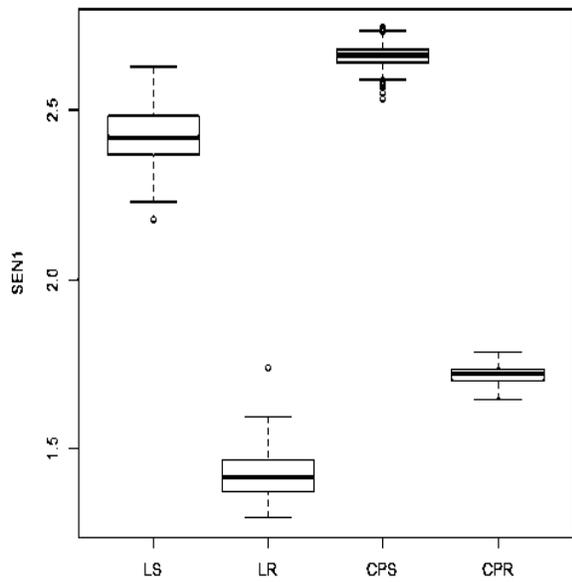
b



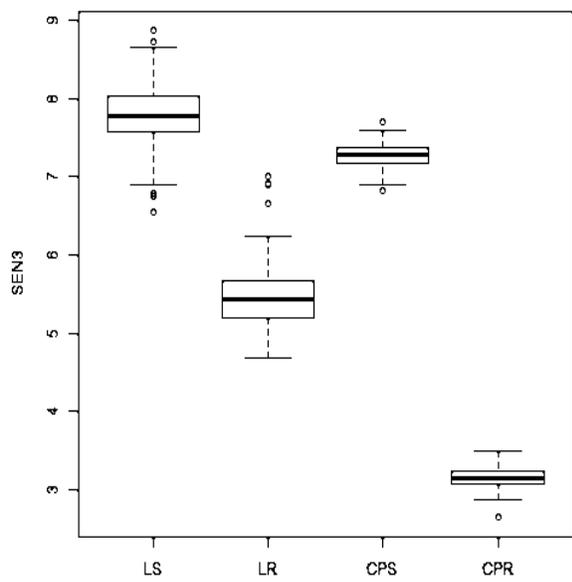
c

d

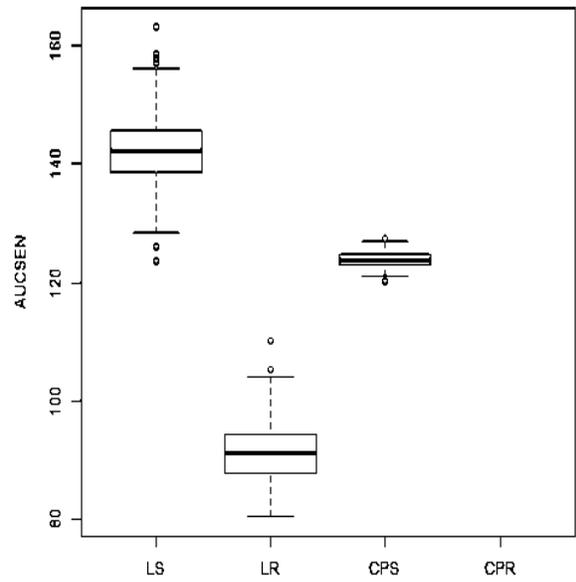
Figura 1a. Primer cuartil, mediana, tercer cuartil y valores extremos de las mediciones de líneas DH y cruces de prueba bajo sequía y riego. LR: líneas DH bajo riego, LS: líneas bajo sequía, CPR: cruces de prueba bajo riego CPS: cruces de prueba bajo sequía. Rendimiento de grano (RG; a), días a antes (DA; b) intervalo de floración (IF; c), altura de planta (AP; d).



e



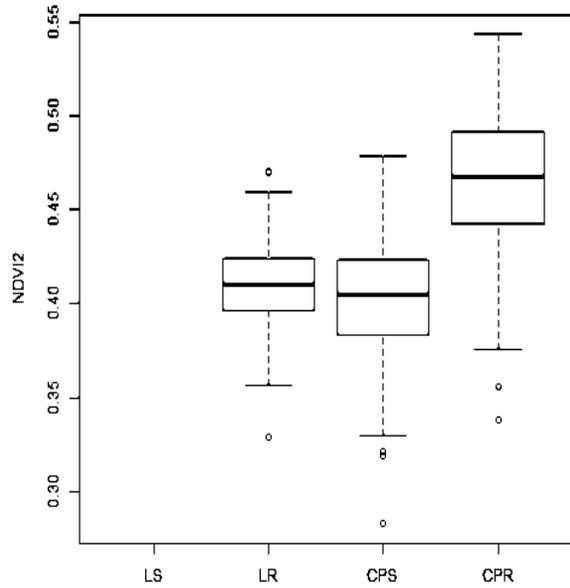
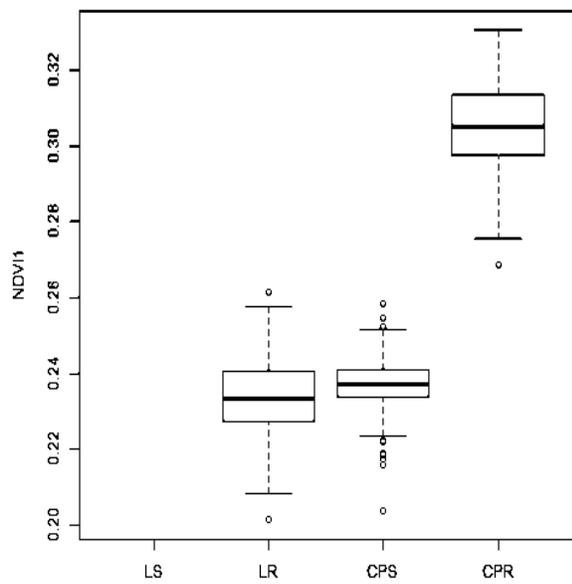
f



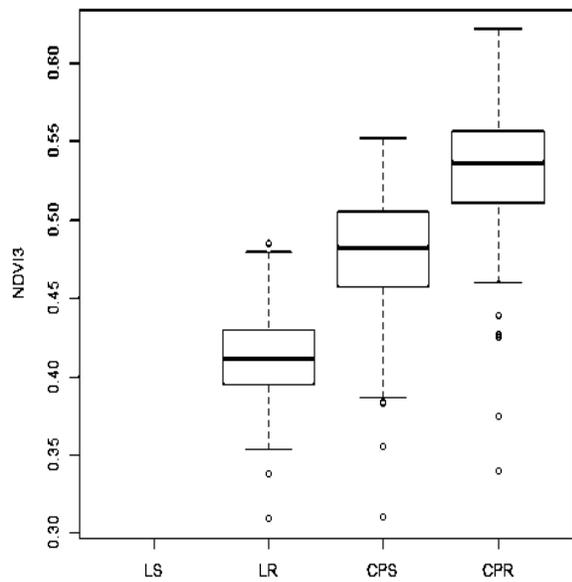
g

h

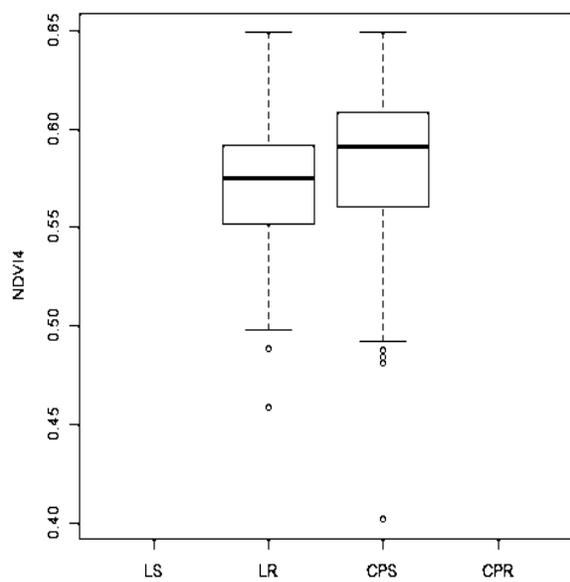
Figura 1b. Primer cuartil, mediana, tercer cuartil y valores extremos de las mediciones de líneas DH y cruza de prueba bajo sequía y riego. LR: líneas DH bajo riego, LS: líneas bajo sequía, CPR: cruza de prueba bajo riego CPS: cruza de prueba bajo sequía. Senescencia (SEN1; e, SEN2; f, SEN3; g, AUCSEN; h).



i



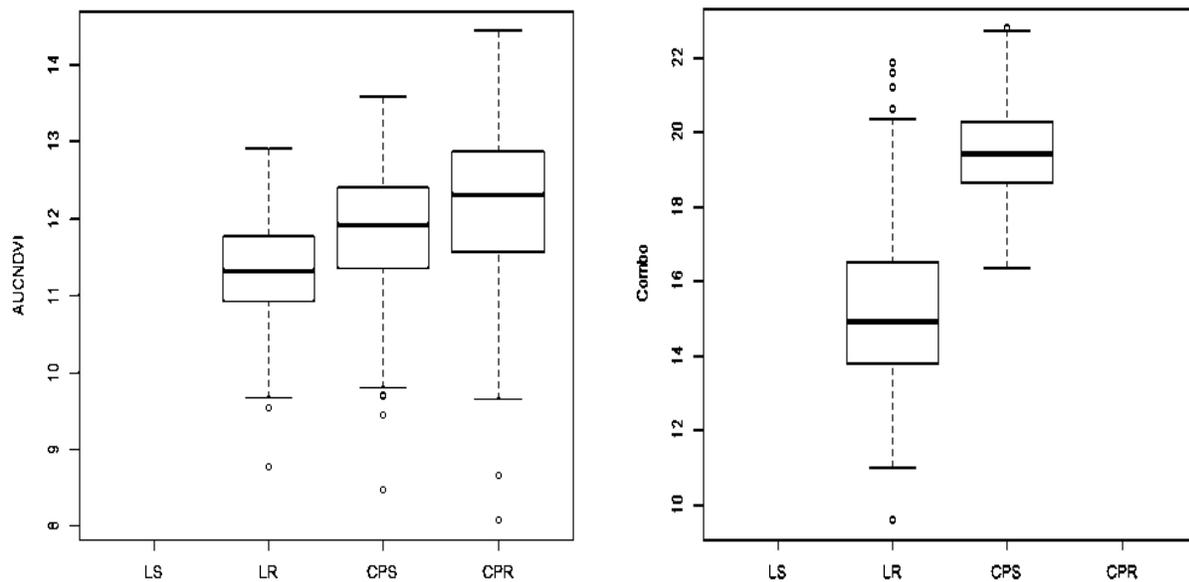
j



k

l

Figura 1c. Primer cuartil, mediana, tercer cuartil y valores extremos de las mediciones de líneas DH y cruza de prueba bajo sequía y riego. LR: líneas DH bajo riego, LS: líneas bajo sequía, CPR: cruza de prueba bajo riego CPS: cruza de prueba bajo sequía. Área bajo la curva (NDVI11; i, NDVI2; j, NDVI3; k, NDVI4; l).



m **n**
 Figura 1d. Primer cuartil, mediana, tercer cuartil y valores extremos de las mediciones de líneas DH y cruza de prueba bajo sequía y riego. LR: líneas DH bajo riego, LS: líneas bajo sequía, CPR: cruza de prueba bajo riego CPS: cruza de prueba bajo sequía. Área bajo la curva (AUCNDVI; m), Combo; n.

La calificación de SEN1 no presentó diferencias entre genotipos en todas las poblaciones y las heredabilidades fueron bajas ($H^2 > 0.24$). Mientras que las calificaciones de SEN2 sólo en líneas DH bajo riego y sequía presentaron diferencias con medias de calificación de 2.8 para riego ($H^2 = 0.34$) y sequía de 4.8 ($H^2 = 0.42$). En SEN3 se presentaron diferencias entre genotipos en las diferentes poblaciones de riego y sequía con heredabilidades intermedias, en líneas DH la media bajo riego fue de 5.5 ($H^2 = 0.51$) y para sequía de 7.8 ($H^2 = 0.46$), en tanto que en cruza de prueba fue en riego de 3.2 ($H^2 = 0.37$) y en sequía 7.3 ($H^2 = 0.40$). Los resultados en AUCSEN presentaron diferencias entre genotipos en las líneas DH bajo riego ($H^2 = 0.48$) y sequía ($H^2 = 0.51$), y las CP bajo sequía no presentan diferencias entre genotipos ($H^2 = 0.28$).

En los datos de NDVI las CP bajo riego fueron más altas que podrían deberse a una mejor fertilidad del suelo. Las heredabilidades van de forma creciente de NDVI1 a NDVI4

($H^2 = 0.29$ a 0.74). AUCNDVI presenta heredabilidad alta ($H^2 = 0.63$ a 0.75). Los resultados de Combo sólo se presentan para líneas DH bajo riego ($H^2 = 0.60$) y cruizas de prueba en sequía ($H^2 = 0.65$), en donde se obtuvieron diferencias entre los genotipos.

Cuadro 1. Estimación de medias, componentes de la varianza y heredabilidad del rendimiento y caracteres secundarios de Líneas DH bajo riego y sequía.

Característica	Condición	Líneas DH					
		Media	σ_g^2	σ_{gxe}^2	σ_e^2	H^2	CV
RG (t·ha ⁻¹)	R	1.9	0.15	0.29**	0.29	0.40	28.1
	S	0.7	0.04	0.02*	0.09	0.56	41.8
DA (Días)	R	-	-	-	-	-	-
	S	89.1	8.96	1.57**	4.76	0.82	2.45
IF (Días)	R	0.28	3.6E-13	3.85**	13.05	7.0E-14	1292
	S	-1.1	2.91	0.58*	4.37	0.68	199.9
AP (cm)	R	111.3	108.63	1.90	146.35	0.74	10.9
	S	100.5	69.36	0.00	124.48	0.69	11.1
SEN1 (1-10)	R	1.4	0.02	0.03**	0.21	0.24	31.9
	S	2.4	0.03	0.06*	0.33	0.23	23.7
SEN2 (1-10)	R	2.8	0.04	1.6E-03	0.31	0.34	19.9
	S	4.8	0.06	0.05**	0.25	0.42	10.4
SEN3 (1-10)	R	5.5	0.31	0.26**	0.66	0.51	15
	S	7.8	0.35	0.20*	1.27	0.46	14.5
AUCSEN	R	91.5	58.18	37.36**	173.35	0.48	14.4
	S	142.1	85.82	43.01*	239.70	0.51	10.9
NDVI1	R	0.2	2.1E-4	2.0E-4**	5.1E-4	0.49	9.64
	S	-	-	-	-	-	-
NDVI2	R	0.4	8.7E-4	4.0E-4*	1.9E-3	0.56	10.72
	S	-	-	-	-	-	-
NDVI3	R	0.4	1.4E-3	3.7E-4*	3.2E-3	0.60	13.69
	S	-	-	-	-	-	-
NDVI4	R	0.6	1.4E-3	2.6E-4*	2.7E-3	0.63	9.09
	S	-	-	-	-	-	-
AUCNDVI	R	11.3	0.72	0.21*	1.25	0.63	9.85
	S	-	-	-	-	-	-
Combo	R	15.2	7.24	4.91**	9.68	0.60	20.43
	S	-	-	-	-	-	-

RG: rendimiento de grano, DA: Días a antesis, IF: intervalo de floración, AP: altura de planta, SEN: Senescencia, NDVI: índice de vegetación de diferencia normalizada, AUC (AUCSEN y AUCNDVI): área bajo la curva. σ_g^2 , varianza genética; σ_{gxe}^2 varianza genotipo x ambiente; σ_e^2 , varianza residual; h^2 , heredabilidad en sentido amplio; G, significancia del genotipo; GxA, significancia de genotipo x ambiente; CV, coeficiente de variación. Significancia: * p<0.05; ** p<0.01.

Cuadro 2. Estimación de medias, componentes de la varianza y heredabilidad del rendimiento y caracteres secundarios de cruzas de prueba bajo riego y sequía.

Característica	Condición	Cruzas de Prueba					
		Media	σ_g^2	σ_{gxe}^2	σ_e^2	H^2	CV
RG (t·ha ⁻¹)	R	4.11	0.32	0	0.82	0.61	22.08
	S	3.11	0.05	0.15**	0.68	0.28	26.5
DA (Días)	R	84.8	1.45	0.37	3.82	0.56	2.3
	S	81.0	2.08	0.29	2.93	0.83	2.1
IF (Días)	R	1.1	0.30	0.09	3.15	0.26	158.5
	S	1.8	0.13	0.48**	2.79	0.21	92.8
AP (cm)	R	181.6	16.33	6.54	99.64	0.37	5.5
	S	211.4	101.49	15.47*	84	0.84	4.3
SEN1 (1-10)	R	1.7	0.01	0.02	0.16	0.1	23.6
	S	2.7	0.01	0.01	0.23	0.19	17.9
SEN2 (1-10)	R	-	-	-	-	-	-
	S	3.9	0.00	0.11**	0.34	0.00	14.7
SEN3 (1-10)	R	3.2	0.05	0.001	0.37	0.37	19.2
	S	7.3	0.07	0.14**	0.50	0.40	9.5
AUCSEN	R	-	-	-	-	-	-
	S	124.2	10.82	31.7**	155.99	0.28	10.1
NDVI1	R	0.31	4.3E-4	1.1E-3**	2.0E-3	0.29	14.8
	S	0.24	1.8E-4	8.0E-4**	7.2E-04	0.39	11.6
NDVI2	R	0.46	2.0E-3	9.0E-6	3.6E-3	0.69	12.9
	S	0.41	1.8E-3	7.7E-4**	2.7E-3	0.71	13.1
NDVI3	R	0.53	2.8E-3	1.4E-18	0.01	0.69	13.6
	S	0.49	2.7E-3	2.1E-3**	4.1E-3	0.72	13.4
NDVI4	R	-	-	-	-	-	-
	S	0.59	2.8E-3	2.0E-3**	3.9E-3	0.74	10.8
AUCNDVI	R	12.15	1.47	0	1.95	0.75	11.5
	S	12.00	1.22	1.03**	1.72	0.72	11.2
Combo	R	-	-	-	-	-	-
	S	19.71	2.90	1.77**	8.96	0.65	15.4

RG: rendimiento de grano, DA: Días a antesis, IF: intervalo de floración, AP: altura de planta, SEN: Senescencia, NDVI: índice de vegetación de diferencia normalizada, AUC (AUCSEN y AUCNDVI): área bajo la curva. σ_g^2 , varianza genética; σ_{gxe}^2 varianza genotipo x ambiente; σ_e^2 , varianza residual; h^2 , heredabilidad en sentido amplio; G, significancia del genotipo; GxA, significancia de genotipo x ambiente; CV, coeficiente de variación. Significancia: * p<0.05; ** p<0.01.

4.1 Correlaciones de las características secundarias con el rendimiento dentro poblaciones y condiciones de riego

En el Cuadro 3 se presentan las correlaciones de las características secundarias con el rendimiento. En las líneas DH bajo riego la mayoría de las características tuvieron asociaciones altas con el rendimiento a excepción del intervalo de floración y senescencia.

Para las CPDH en RO las calificaciones de Senescencia (todas las calificaciones), AUCSEN, NDVI (todas las capturas), AUCNDVI y Combo presentaron correlaciones altas y positivas, y IF presento correlación intermedia, el resto no presento correlación.

En las Líneas DH en sequía, la altura de planta fue la de mejor asociación con el rendimiento con una correlación genotípica de 0.54. El resto de las características tuvieron correlaciones bajas y negativas. En cruza de prueba de RR los rasgos IF, SEN1, NDVI (todas las tomas), AUCNDVI y Combo presentaron correlaciones genéticas altas y positivas.

Cuadro 3. Correlación genética (r_g) y fenotípica (r_f) de rendimiento de grano por caracteres secundarios de líneas y cruzas de prueba bajo riego y sequía.

Carácter	Líneas DH Riego		Cruzas de Prueba Riego		Líneas DH Sequia		Cruzas de Prueba Sequia	
	r_g	r_f	r_g	r_f	r_g	r_f	r_g	r_f
DA	0.78**	-0.01	-0.01	-0.07	-0.19*	-0.17*	-0.17*	-0.09
IF	0	-0.24**	0.55**	0.15	-0.26**	-0.17*	0.73**	0.07
AP	0.30**	0.26**	-0.09	0.04	0.54**	0.41**	0.42**	0.34**
SEN1	-0.45**	-0.26**	1.00**	0.42**	-0.10	-0.20*	1.00**	0.19**
SEN2	-0.12	-0.22**	1.00**	0.42**	-0.11	-0.27**	0	-0.06
SEN3	-0.33**	-0.33**	0.59**	0.27**	-0.12	-0.23**	-0.26**	-0.12
AUCSEN	-0.29**	-0.33**	1.00**	0.46**	-0.14	-0.29**	-0.58**	-0.06
NDVI1	0.77**	0.59**	1.00**	0.67**	-	-	1.00**	0.30**
NDVI2	0.85**	0.61**	0.85**	0.70**	-	-	1.00**	0.44**
NDVI3	0.89**	0.63**	0.84**	0.72**	-	-	1.00**	0.43**
NDVI4	1.00**	0.66**	-	-	-	-	0.90**	0.42**
AUCNDVI	0.85**	0.65**	0.86**	0.75**	-	-	0.94**	0.44**
Combo	0.68**	0.60**	-	-	-	-	0.96**	0.55**

DA: Días a antesis, IF: intervalo de floración, AP: altura de planta, SEN: Senescencia, NDVI: índice de vegetación de diferencia normalizada, AUC (AUCSEN y AUCNDVI): área bajo la curva. Significancia: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$

Correlaciones fenotípicas entre poblaciones y condiciones de riego

En general las correlaciones fenotípicas entre Líneas DH y CP fueron bajas (

Cuadro 4). Entre las Líneas DH y CP bajo riego solo la SEN1 tuvo correlación significativa. En las Líneas DH y las CP bajo sequía los caracteres secundarios días a antesis, SEN3, AUCSEN y altura de planta mostraron correlación significativa. Por lo que se asume que el rendimiento es afectado por factores de interacciones genéticas en forma homocigota, pero los caracteres secundarios presentan menos interacciones genéticas cuando están en forma homocigota bajo condiciones de sequía como la senescencia tardía y la altura de la planta.

En tanto, que las correlaciones entre líneas DH bajo las dos condiciones de humedad mostraron correlaciones significativas. El rendimiento y altura de planta presentan correlación alta, por lo que su componente genético para estos caracteres es estable en condiciones de riego y sequía. Altura de la planta es un carácter propio de la población y por tanto no necesariamente es un carácter que ayude a la selección genotipos

tolerantes. El retraso de la senescencia se presenta con una correlación intermedia, y se podría apreciar como un carácter constitutivo. En las asociaciones entre CP DH bajo riego y sequía, la correlación del rendimiento disminuye comparado con las obtenidas entre las líneas DH ($r=0.67$ y 0.36 , respectivamente). Los días a floración presentan una correlación alta y es un carácter estable y no representa un carácter que afecte la selección para la sequía.

Cuadro 4. Correlaciones fenotípicas entre rasgos de las poblaciones de líneas DH y cruza de prueba en riego y sequía.

Carácter	LR / CPR	LS / CPS	LS / LR	CPS / CPR
RG	0.03	0.04	0.67**	0.36**
DA	-	0.48**	-	0.68**
IF	-0.05	0.15	0.23**	0.36**
AP	0.18	0.25**	0.80**	0.34**
SEN1	0.24*	0.14	0.33**	0.07
SEN2	-	0.00	0.26**	-
SEN3	0.10	0.29**	0.49**	0.29**
AUCSEN	-	0.30**	0.51**	-
NDVI1	0.13	-	-	0.75**
NDVI2	0.13	-	-	0.52**
NDVI3	0.04	-	-	0.70**
NDVI4	-	-	-	-
AUCNDVI	0.12	-	-	0.72**
Combo	-	-	-	-

LR = líneas DH bajo riego, LS = líneas bajo sequía, CPR = cruza de prueba bajo riego CPS = cruza de prueba bajo sequía. RG: rendimiento de grano, DA: Días a antesis, IF: intervalo de floración, AP: altura de planta, SEN: Senescencia, NDVI: índice de vegetación de diferencia normalizada, AUC (AUCSEN y AUCNDVI): área bajo la curva. Significancia: * $p<0.05$; ** $p<0.01$.

4.2 QTL Rendimiento

En la población de Líneas DH con riego se ubicó un QTL para rendimiento en el bin 4.1 que explican el 17.8 % de la variación fenotípica, el efecto de sustitución de esta región contribuye con un incremento de $0.12 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ aportado por LPS-C7-F64 (Cuadro 5). En la población de Líneas DH bajo sequía se localizaron dos QTL en la bin 1.07 y 4.09 que participan con el 7.9 y 9.8 % de la variación fenotípica 0.2 y $0.6 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ el primero proveniente de la CML495 y el segundo de LPS-C7-F64.

4.3 QTL para días a antesis.

Se ubicó un QTL para días a antesis en las líneas DH bajo sequía, localizado en la bin 1.03 (LOD 3.94) que explica el 12.9 % de la variación fenotípica y que puede modificar los días a antesis de hasta 1 día (aditividad; $+0.88$).

4.4 QTL Intervalo de floración

En el intervalo de floración la línea CML495 contribuyo con dos QTL favorables ubicados en las bin 5.02/5.03 y 6.07/6.08 explicando el 10.9 % y 9.8 % de la variación fenotípica, con efectos de 0.48 y 0.44 días bajo condiciones de sequía.

4.5 QTL Senescencia

En la bin 4.5 se ubicó un QTL constitutivo de senescencia que explica el 13.8 % de la variación fenotípica en AUCSEN_LS y 10 % en AUCSEN_LR, donde el alelo favorable proviene de la LPS-C7-F64.

Otros QTL importantes son los localizados en la bin 9.02/9.03 provenientes de las líneas DH y cruza de prueba (SEN1_LS, SEN3_LS y AUCSEN_CPS) con una varianza fenotípica entre 7.8-13.2 % proveniente, donde los alelos favorables provienen de la CML495.

4.6 QTL para vigor

Se localizaron 7 QTL para NDVI y 8 para altura de planta. Cinco QTL de altura de planta y todos los de NDVI son provenientes de la CML495, lo que confiere un desarrollo vigoroso en la etapa vegetativa que está altamente correlacionado con el incremento del rendimiento.

En la bin 1.03 se ubicaron los QTL de NDVI y altura de planta que explican hasta el 10.9 % (AUCNDVI_CPS) y 6.3 % (AP_LR) de la variación fenotípica, y confiere un incremento en altura de 2.28 cm. Tal alelo podría tratarse de un QTL constitutivo proveniente de la CML495. En la región 5.03 de NDVI1_CPS explica el 9.2 % de la variación. Esta dos importantes regiones también fueron localizadas en el trabajo descrito por Trachsel *et al.* (2016).

QTL para altura de planta para condiciones de sequía se ubicaron en las bin 3.09 4.06, 6.01 y 8.04/8.05 donde la variación fenotípica esté 7.4 y 12.6 %, y valores aditivos de 1.5 y 2.5 cm. Otro QTL importante aportado por la CML495 es de AP_LR de la bin 7.03 que explica el 13.6 % de la variación fenotípica y un incremento de 3.34 cm. Esta región también fue localizada por Almeida *et al.* (2013) para altura de planta.

4.7 QTL COMBO

Los QTL que integran la relación vigor/senescencia para riego se encontraron junto con las de altura de planta en las bin 4.05/4.06 y 7.03 y de manera individual en 5.05, que juntos explican el 34.5 % de la variación fenotípica. Los QTL de las bin. Mientras que para sequía se ubicó un QTL en la bin 1.02/1.03 que proporciona el 7.5 % de la variación.

Cuadro 5. QTL obtenidos a través mapeo del intervalo compuesto (ICIM) de los rasgos de las líneas DH y cruzas de prueba bajo riego y sequía.

Carácter	Cromosoma	Bin	Posición (cM) ^a	Intervalo del marcador (cM) ^b	Intervalo físico (Mb)	LOD ^c	PVF ^d	Add ^e
SEN3_LR	1	1.01/1.02	131	128.25-131.25	14.26-12.24	3.11	8.66	-0.11
Combo_CPS	1	1.02/1.03	118	116.51-118.28	32.58-28.66	2.57	7.49	0.28
DA_LS	1	1.03	113	112.42-113.02	38.49-36.77	3.94	12.91	0.88
NDVI2_CPS	1	1.03	107	104.12-107.04	46.37-42.29	3.48	9.99	0.01
AP_LR	1	1.03	104	103.53-104.12	49.77-46.37	2.83	6.28	2.28
NDVI1_CPS	1	1.03	104	103.53-104.12	49.77-46.37	2.72	7.2	0.002
NDVI3_CPS	1	1.03	104	103.53-104.12	49.77-46.37	3.38	9.76	0.01
NDVI4_CPS	1	1.03	104	103.53-104.12	49.77-46.37	3.37	8.89	0.01
AUCNDVI_CPS	1	1.03	104	103.53-104.12	49.77-46.37	3.82	10.94	0.26
SEN1_LR	1	1.06	75	73.88-75.65	189.71-182.01	2.83	8.78	0.02
RG_CPS	1	1.07	55	53.86-55.06	227.17-221.20	2.72	7.92	0.02
AP_LR	2	2.07	36	35.35-36.52	204.30-201.75	4.06	9.2	-2.76
SEN3_CPS	3	3.04	88	86.9-88.06	95.83-49.74	4.94	13.26	0.05
NDVI4_CPS	3	3.04	87	86.9-88.06	95.83-49.74	2.53	6.62	0.01
SEN3_CPS	3	3.07	52	51.95-53.11	196.10-191.58	2.96	7.71	-0.04
AP_CPS	3	3.09	21	19.93-22.3	223.35-221.21	2.83	7.63	1.56
RG_LR	4	4.1	125	123.32-126.89	239.21-239.97	4.96	17.84	-0.12
AUCSEN_LR	4	4.05	43	42.97-43.54	61.37-134.00	3.2	9.86	1.62
SEN1_LS	4	4.05	43	42.97-43.54	61.37-134.00	3.4	10.01	0.03
SEN3_LS	4	4.05	43	42.97-43.54	61.37-134.00	3.87	12	0.13
AUCSEN_LS	4	4.05	43	42.97-43.54	61.37-134.00	4.47	13.81	2.27
Combo_LR	4	4.05	45	43.54-46.44	110.49-148.67	5	12.99	-0.72
AP_LR	4	4.05/4.06	47	46.44-47.02	148.67-155.30	5.13	11.64	-3.1
SEN1_LR	4	4.06	49	47.02-49.38	155.30-156.72	3.23	9.98	0.02
AP_LS	4	4.06	74	66.57-4.25	170.14-167.07	4.19	12.57	-2.52
IF_CPS	4	4.08	95	92.88-95.39	180.43-181.36	2.53	6.78	0.04
RG_LS	4	4.09	108	107.29-108.46	209.56-222.18	2.95	9.79	-0.06
RG_LS	4	4.09	115	112.11-115.04	233.93-235.20	2.62	8.75	-0.04
SEN1_CPS	5	5.01	84	84-87.53	5.29-4.54	2.51	7.78	-0.01
AUCSEN_LR	5	5.03	62	61.63-62.88	69.09-62.76	2.68	8.07	1.47
NDVI1_CPS	5	5.03	60	59.89-61.63	77.67-69.09	3.43	9.21	0.002
IF_LS	5	5.03/5.04	59	58.14-59.89	89.17-77.67	3.32	10.91	0.48
SEN3_LR	5	5.04	50	49.92-51.69	168.23-165.61	2.98	8.22	0.11
Combo_LR	5	5.05	42	41.57-43.98	174.86-172.70	4.56	11.61	-0.68
AP_LS	6	6.01	61	60.72-63.61	60.18-30.46	3.76	11.12	2.35
SEN3_LR	6	6.04	44	43.44-44.03	110.16-106.67	2.5	6.85	0.09
IF_LS	6	6.07/6.08	1	0-1.18	167.57-166.33	3.24	9.77	0.44
AP_LR	7	7.03	49	48.07-49.26	136.38-137.35	5.87	13.59	3.34
Combo_LR	7	7.03	49	48.07-49.26	136.38-137.35	3.94	9.89	0.62
AP_CPS	8	8.04/8.05	73	72.61-74.46	116.33-123.33	2.73	7.35	1.53
SEN1_LS	9	9.02/9.03	30	29-30.75	23.11-32.95	4.33	13.16	-0.03
SEN3_LS	9	9.02/9.03	29	29-30.75	23.11-32.95	2.6	7.85	-0.1
AUCSEN_CPS	9	9.02/9.03	29	29-30.75	23.11-32.95	2.7	7.83	-0.35
IF_CPS	9	9.06	62	61.79-62.98	146.48-147.24	2.95	8.04	-0.04

LR = líneas DH bajo riego, LS = líneas bajo sequía, CPR = cruzas de prueba bajo riego CPS = cruzas de prueba bajo sequía. RG = rendimiento de grano, DA = días a antesis, IF: intervalo de floración, AP: altura de planta, SEN: senescencia, AUC (AUCSEN y AUCNDVI) área bajo la curva, NDVI: índice de vegetación de diferencia normalizada. ^a centi-Morgans; ^b Millones de pares de bases; ^c Logaritmo de las poblaciones basado en 2.5; ^d Porción de la varianza fenotípica del QTL; ^e Efecto aditivo de cada QTL.

V. DISCUSIÓN

La heredabilidad del rendimiento fue aceptable para las líneas DH bajo riego y sequía, en tanto que en las cruzas de prueba bajo riego la heredabilidad fue alta y para sequía fue baja, debido a una alta varianza residual y varianza de interacción gxe.

La heredabilidad alta fue una constante en los caracteres secundarios y en el rendimiento de las líneas DH bajo sequía, además de manera conjunta líneas y CP bajo sequía sobresalen correlaciones fenotípicas y genotípicas importantes entre el rendimiento y el intervalo de floración, altura de planta, SEN3, NDVI2, NDVI3, NDVI4, AUCNDVI y Combo en los que ya se muestran en otros trabajos (Lu *et al.* 2011; Messmer *et al.* 2011; Almeida *et al.* 2013; Trachsel *et al.* 2016).

De manera general, los caracteres secundarios NDVI, altura de planta y Combo fueron los que mejor correlación tuvieron con el rendimiento en las dos condiciones de riego. El contenido de clorofila y la senescencia retrasada está correlacionada con el NDVI y altura de planta y estos a su vez con el rendimiento, como lo describe Lu *et al.* (2011), por lo que, utilizar a Combo como carácter secundario ofrece una óptima identificación de genotipos tolerantes a sequía.

De los QTL de rendimiento y caracteres secundarios de rendimiento con alta puntuación LOD y porcentaje de variación fenotípica se ubicaron en los cromosomas 1.02/1.03, 1.07, 4.05, 4.10 y 7.03.

5.1 QTL rendimiento bajo sequia bin 1.07

Este QTL para rendimiento se ha identificado en otros estudios bajo condiciones normales (Frascaroli *et al.*, 2007) y en condiciones de estrés (Zaidi *et al.*, 2015). En la región de este cromosoma se encuentra el gen *agps1* que está relacionada con el incremento de almidón en el grano (Liu *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 2014).

5.2 QTL rendimiento bajo riego bin 4.10

Este QTL es un candidato para introducirlo en las líneas elite de maíz. Almeida *et al.* (2013), lo ubicaron en la línea CML 504 en la posición 239.24-242.02 Mb. En esta región

se ubica el gen NRT2.1. El estudio de Sorgonà *et al.* (2011) sugieren que NRT2.1 es un componente importante del sistema transportador de alta afinidad (iHATS) para la absorción de NO₃⁻ a lo largo del eje de la raíz del maíz.

5.3 QTL bin 1.03 altura de planta, NDVI (vigor) y Combo_CPS

Esta región está relacionada con el rendimiento en condiciones de sequía (Zhu *et al.*, 2011; Millet *et al.*, 2016) en condiciones normales (Semagn *et al.*, 2013) y también han ubicado QTL para altura de planta (Frascaroli *et al.*, 2007), *stay Green* (Almeida *et al.*, 2014) y senescencia (Trachsel *et al.*, 2016). Los efectos de esta región indican una favorable capacidad de crecimiento y producción bajo condiciones de sequía.

5.4 QTL bin 4.05 Combo y Senescencia

En el bin 4.05 se han ubicado varios QTL asociados con el rendimiento bajo sequía (Zhu *et al.*, 2011), rendimiento en condiciones normales (Chen *et al.*, 2016), altura de planta (Lu *et al.*, 2012), senescencia (Trachsel *et al.*, 2016). En esta región se ubica el gen *nnr1* que está relacionada con la absorción de nitrógeno en el maíz (Christophe *et al.*, 2013).

5.5 QTL bin 7.03 Combo

En varios trabajos se han localizado QTL's en el bin 7.03; para altura de planta tanto en riego como en sequía (Almeida *et al.*, 2014; Peiffer *et al.*, 2014) y para rendimiento al someter sequía (Almeida *et al.*, 2013). En esta misma ubicación se encuentra el gen *psy3* (phytoene synthase 3) en el que se ha demostrado que la expresión de este gen en condiciones de estrés por sequía limita la acumulación de ácido abscísico en la raíz (Li *et al.*, 2009).

VI. CONCLUSIONES

Los caracteres secundarios NDVI, altura de planta, senescencia (Sen3 y AUCSEN) y Combo son los que proporcionan mejor información para identificar genotipos con buen rendimiento de líneas DH y cruzas de prueba en etapas tempranas bajo condiciones de sequía y régimen de humedad adecuado.

Los QTL ubicados en los cromosomas 1.03, 4.05, 4.10, 7.03 son los de mayor relevancia para el vigor y el rendimiento en condiciones de sequía. Los cuales pueden ser útiles en la introgresión asistida por marcadores para aumentar el rendimiento bajo condiciones de sequía y de buena humedad a líneas e híbridos de trópico.

El mapeo de QTL de la población de líneas DH en su mayoría son consistentes, sin embargo algunos QTL pueden ser ocultados por posibles interacciones entre los *loci* homocigóticos, esto se evita al mapear QTL utilizando la población de cruzas de prueba, donde los *loci* heterocigotos permiten ubicar QTL por acción de dominancia, por lo cual resulta importante mapear poblaciones de líneas y las cruzas de prueba de uno o varios probadores, para tener información de las regiones del genoma que son útiles para la introgresión en el mejoramiento genético por marcadores moleculares.

VII. LITERATURA CITADA

- Almeida, G. D., D. Makumbi, C. Magorokosho, S. Nair, A. Borém, J.-M. M. Ribaut, M. Bänziger, B. M. Prasanna, J. Crossa, and R. Babu. (2013). QTL mapping in three tropical maize populations reveals a set of constitutive and adaptive genomic regions for drought tolerance. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(3), 583–600. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-2003-7>
- Almeida, G. D., S. Nair, A. Borém, J. Cairns, S. Trachsel, J. M. Ribaut, M. Bänziger, B. M. Prasanna, J. Crossa, and R. Babu. (2014). Molecular mapping across three populations reveals a QTL hotspot region on chromosome 3 for secondary traits associated with drought tolerance in tropical maize. *Molecular Breeding*, 34(2), 701–715. <https://doi.org/10.1007/s11032-014-0068-5>
- Austin, D. F., M. Lee, L. R. Veldboom, and A. R. Hallauer. (2000). Genetic Mapping in Maize with Hybrid Progeny Across Testers and Generations. *Crop Science*, 40(1), 30. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.40130x>
- Aveñado-Arrazate, C. H., J. D. Molina-Galan, C. Trejo-Lopez, C. Lopez-Castañeda, and J. Cadena-Iñiguez. (2008). Respuesta a altos niveles de estres hidrico en Maiz. *Agronomía Mesoamericana*, 19(1), 27–37.
- Bänziger, M., G. Edmeades, D. Beck, and M. Bellon. (2012). *Mejoramiento para aumentar la tolerancia a sequia ya deficiencia de nitrogeno en el maiz: de la teoria a la practica*. (CIMMYT, Ed.). México, D.F.: CIMMYT.
- Bolaños, J., and G. O. Edmeades. (1996). The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Research*, 48, 65–80. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00036-6](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00036-6)
- Bolaños, J., G. O. Edmeades, and L. Martinez. (1993). Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. III. Responses in drought-adaptive physiological and morphological traits. *Field Crops Research*, 31, 269–286. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(93\)90066-V](https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90066-V)

- Campos, H., M. Cooper, J. E. Habben, G. O. Edmeades, and J. R. Schussler. (2004). Improving drought tolerance in maize: A view from industry. *Field Crops Research*, 90, 19–34. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.07.003>
- Chen, L., Y. Li, C. Li, X. Wu, W. Qin, X. Li, F. Jiao, X. Zhang, D. Zhang, Y. Shi, Y. Song, Y. Li, and T. Wang. (2016). Fine-mapping of qGW4.05, a major QTL for kernel weight and size in maize. *BMC Plant Biology*, 16(1), 81. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0768-6>
- Christophe, L.-M., Y.-M. Bi, G. S. Downs, W. Wu, T. Signorelli, G. Lu, X. Chen, E. Bondo, T. Zhu, L. N. Lukens, J. Colasanti, S. J. Raizada, and M. N. Rothstein. (2013). Nitrogen transporter and assimilation genes exhibit developmental stage-selective expression in maize (*Zea mays* L.) associated with distinct cisacting promoter motifs. *Plant Signaling & Behavior*, 8(10). <https://doi.org/10.4161/psb.26056>
- CIMMYT. (2005). *Laboratory Protocols: CIMMYT applied molecular Genetics Laboratory*. (CIMMYT, Ed.) (3ra edició). México, D.F.
- Daryanto, S., L. Wang, and P.-A. Jacinthe. (2016). Global Synthesis of Drought Effects on Maize and Wheat Production. *PloS One*, 11(5), e0156362. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156362>
- Duvick, D. N. (2005). Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.). *Maydica*, 50(3–4), 193–202.
- Elshire, R. J., J. C. Glaubitz, Q. Sun, J. A. Poland, K. Kawamoto, E. S. Buckler, and S. E. Mitchell. (2011). A Robust, Simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species. *PLoS ONE*, 6(5), e19379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>
- Frascaroli, E., M. A. Canè, P. Landi, G. Pea, L. Gianfranceschi, M. Villa, M. Morgante, and M. E. Pè. (2007). Classical genetic and quantitative trait loci analyses of heterosis in a maize hybrid between two elite inbred lines. *Genetics*, 176(1), 625–44. <https://doi.org/10.1534/genetics.106.064493>
- Frascaroli, E., M. A. Canè, M. E. Pè, G. Pea, M. Morgante, and P. Landi. (2009). QTL

- detection in maize testcross progenies as affected by related and unrelated testers. *Theoretical and Applied Genetics*, 118(5), 993–1004. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0956-3>
- Glaubitz, J. C., T. M. Casstevens, F. Lu, J. Harriman, R. J. Elshire, Q. Sun, and E. S. Buckler. (2014). TASSEL-GBS: A High Capacity Genotyping by Sequencing Analysis Pipeline. *PLoS ONE*, 9(2), e90346. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090346>
- Grzesiak, M. T., S. Grzesiak, and a. Skoczowski. (2006). Changes of leaf water potential and gas exchange during and after drought in triticale and maize genotypes differing in drought tolerance. *Photosynthetica*, 44(4), 561–568. <https://doi.org/10.1007/s11099-006-0072-z>
- Hallauer, A. R., and J. B. Miranda Filho. (1988). *Quantitative genetics in maize breeding*. Iowa State University Press.
- Huang, B., T. A. Hennen-Bierwagen, and A. M. Myers. (2014). Functions of multiple genes encoding ADP-glucose pyrophosphorylase subunits in maize endosperm, embryo, and leaf. *Plant Physiology*, 164(2), 596–611. <https://doi.org/10.1104/pp.113.231605>
- Hund, A., Y. Fracheboud, A. Soldati, E. Frascaroli, S. Salvi, and P. Stamp. (2004). QTL controlling root and shoot traits of maize seedlings under cold stress. *TAG. Theoretical and Applied Genetics. Theoretische Und Angewandte Genetik*, 109(3), 618–629.
- IPCC. (2012). *Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation*. (C. B. Field, V. Barros, T. F. Stocker, & Q. Dahe, Eds.), *Research Report*. UK: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139177245>
- Lafitte, R., A. Blum, and G. Atlin. (2003). Using secondary traits to help identify drought-tolerant genotypes. *Breeding Rice for Drought-Prone Environments*, 37–48.
- Li, F., O. Tsfadia, and E. T. Wurtzel. (2009). The phytoene synthase gene family in the Grasses: subfunctionalization provides tissue-specific control of carotenogenesis. *Plant Signaling & Behavior*, 4(3), 208–11.

- Li, H., G. Ye, and J. Wang. (2007). A modified algorithm for the improvement of composite interval mapping. *Genetics*, 175(1), 361–74. <https://doi.org/10.1534/genetics.106.066811>
- Liu, N., Y. Xue, Z. Guo, W. Li, and J. Tang. (2016). Genome-Wide Association Study Identifies Candidate Genes for Starch Content Regulation in Maize Kernels. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1046. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01046>
- Lobato-Ortiz, R., J. D. Molina-Galán, J. de J. López-Reynoso, J. A. Mejía-Contreras, and D. Reyes-López. (2010). Criterios para elegir el mejor probador de la aptitud combinatoria general para rendimiento de grano de líneas autofecundadas de maíz . *Agrociencia* . scielomx .
- Lu, Y., Z. Hao, C. Xie, J. Crossa, J. L. Araus, S. Gao, B. S. Vivek, C. Magorokosho, S. Mugo, D. Makumbi, S. Taba, G. Pan, X. Li, T. Rong, S. Zhang, and Y. Xu. (2011). Large-scale screening for maize drought resistance using multiple selection criteria evaluated under water-stressed and well-watered environments. *Field Crops Research*, 124(1), 37–45. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.06.003>
- Lu, Y., J. Xu, Z. Yuan, Z. Hao, C. Xie, X. Li, T. Shah, H. Lan, S. Zhang, T. Rong, and Y. Xu. (2012). Comparative LD mapping using single SNPs and haplotypes identifies QTL for plant height and biomass as secondary traits of drought tolerance in maize. *Mol Breeding*, 30, 407–418. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9631-5>
- Márquez, S. F., C. L. Sahagún, and G. E. Barrera. (2009). Nuevo método de mejoramiento genético para resistencia a sequía en maíz. *Revista de Geografía Agrícola*, 41(9), 9–14.
- Messmer, R., Y. Fracheboud, M. Bänziger, P. Stamp, and J. M. Ribaut. (2011). Drought stress and tropical maize: QTLs for leaf greenness, plant senescence, and root capacitance. *Field Crops Research*, 124(1), 93–103. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.06.010>
- Millet, E. J., C. Welcker, W. Kruijer, S. Negro, A. Coupel-Ledru, S. D. Nicolas, J. Laborde, C. Bauland, S. Praud, N. Ranc, T. Presterl, R. Tuberosa, Z. Bedo, X. Draye, B.

- Usadel, A. Charcosset, F. Van Eeuwijk, and F. Tardieu. (2016). Genome-Wide Analysis of Yield in Europe: Allelic Effects Vary with Drought and Heat Scenarios. *Plant Physiology*, 172(2), 749–764. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00621>
- Munné-Bosch, S., and L. Alegre. (2004). Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Functional Plant Biology*, 31, 203–216. <https://doi.org/10.1071/FP03236>
- Olivera, V. S. M. (2013). *La productividad del maíz de temporal en México: repercusiones del cambio climático*. Santiago de Chile.
- Oyekunle, M., B. Badu-apraku, S. Hearne, and J. Franco. (2015). Field Crops Research Genetic diversity of tropical early-maturing maize inbreds and their performance in hybrid combinations under drought and optimum growing conditions. *Field Crops Research*, 170, 55–65. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.10.005>
- Passioura, J. (2006). Increasing crop productivity when water is scarce—from breeding to field management. *Agricultural Water Management*, 80(1–3), 176–196. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2005.07.012>
- Peiffer, J. A., M. C. Romay, M. A. Gore, S. A. Flint-Garcia, Z. Zhang, M. J. Millard, C. A. C. Gardner, M. D. McMullen, J. B. Holland, P. J. Bradbury, and E. S. Buckler. (2014). The genetic architecture of maize height. *Genetics*, 196(4), 1337–56. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.159152>
- Reyes, A., C. D. Messina, G. L. Hammer, L. Liu, E. Van Oosterom, R. Lafitte, and M. Cooper. (2015). Soil water capture trends over 50 years of single-cross maize (*Zea mays* L.) breeding in the US corn-belt. *Journal of Experimental Botany*, 66(22), 7339–7346. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv430>
- Ribaut, J.-M., and M. Ragot. (2007). Marker-assisted selection to improve drought adaptation in maize: the backcross approach, perspectives, limitations, and alternatives. *Journal of Experimental Botany*, 58(2), 351–60. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl214>
- Semagn, K., Y. Beyene, M. L. Warburton, A. Tarekegne, S. Mugo, B. Meisel, P.

- Sehabiague, and B. M. Prasanna. (2013). Meta-analyses of QTL for grain yield and anthesis silking interval in 18 maize populations evaluated under water-stressed and well-watered environments. *BMC Genomics*, *14*, 313. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-313>
- Semagn, K., A. Bjørnstad, and Y. Xu. (2010). The genetic dissection of quantitative traits in crops. *Electronic Journal of Biotechnology*, *13*, 1–45. <https://doi.org/10.2225/vol13-issue5-fulltext-21>
- Sorgonà, A., A. Lupini, F. Mercati, L. Di Dio, F. Sunseri, and M. R. Abenavoli. (2011). Nitrate uptake along the maize primary root: an integrated physiological and molecular approach. *Plant, Cell & Environment*, *34*(7), 1127–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02311.x>
- Trachsel, S., D. Sun, F. M. SanVicente, H. Zheng, G. N. Atlin, E. A. Suarez, R. Babu, and X. Zhang. (2016). Identification of QTL for Early Vigor and Stay-Green Conferring Tolerance to Drought in Two Connected Advanced Backcross Populations in Tropical Maize (*Zea mays* L.). *PLOS ONE*, *11*(3), e0149636. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149636>
- Zaidi, P. H., Z. Rashid, M. T. Vinayan, G. D. Almeida, R. K. Phagna, and R. Babu. (2015). QTL Mapping of Agronomic Waterlogging Tolerance Using Recombinant Inbred Lines Derived from Tropical Maize (*Zea mays* L) Germplasm. *PLOS ONE*, *10*(4), e0124350. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124350>
- Zhang, X., P. Pérez-Rodríguez, K. Semagn, Y. Beyene, R. Babu, M. A. López-Cruz, F. San Vicente, M. Olsen, E. Buckler, J.-L. Jannink, B. M. Prasanna, and J. Crossa. (2015). Genomic prediction in biparental tropical maize populations in water-stressed and well-watered environments using low-density and GBS SNPs. *Heredity*, *114*(3), 291–299. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.99>
- Zhang, Y., Y. Li, Y. Wang, B. Peng, C. Liu, Z. Liu, W. Tan, D. Wang, Y. Shi, B. Sun, Y. Song, T. Wang, and Y. Li. (2011). Correlations and QTL detection in maize family per se and testcross progenies for plant height and ear height. *Plant Breeding*, *130*(6), 617–624. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2011.01878.x>

Zhu, J. J., X. P. Wang, C. X. Sun, X. M. Zhu, M. Li, G. D. Zhang, Y. C. Tian, and Z. L. Wang. (2011). Mapping of QTL associated with drought tolerance in a semi-automobile rain shelter in maize (*Zea mays* L.). *Agricultural Sciences in China*, 10(7), 987–996. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(11\)60085-0](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(11)60085-0)

ANEXO

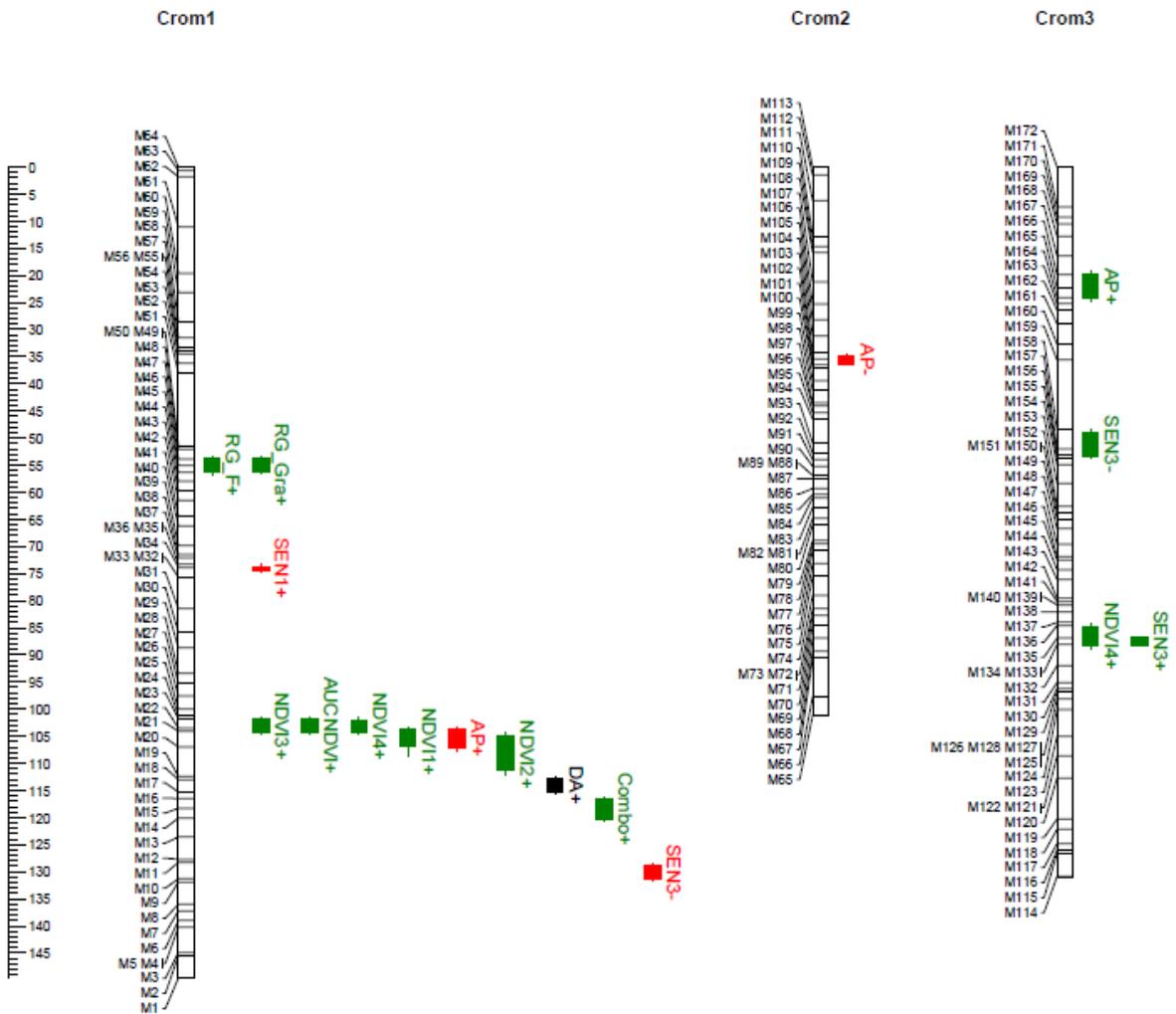


Figura A 1. Representación de cromosoma 1 al 3 con marcadores y QTL.

RG: rendimiento de grano, DA: Días a antesis, IF: intervalo de floración, AP: altura de planta, SEN: Senescencia, NDVI: índice de vegetación de diferencia normalizada, AUC (AUCSEN y AUCNDVI): área bajo la curva. Líneas DH en sequía (negro), Líneas DH en riego (rojo) y Cruzas de prueba (verde). Aditividad positiva progenitor recurrente (CML495) y aditividad negativa del donador (LPSC7F64).

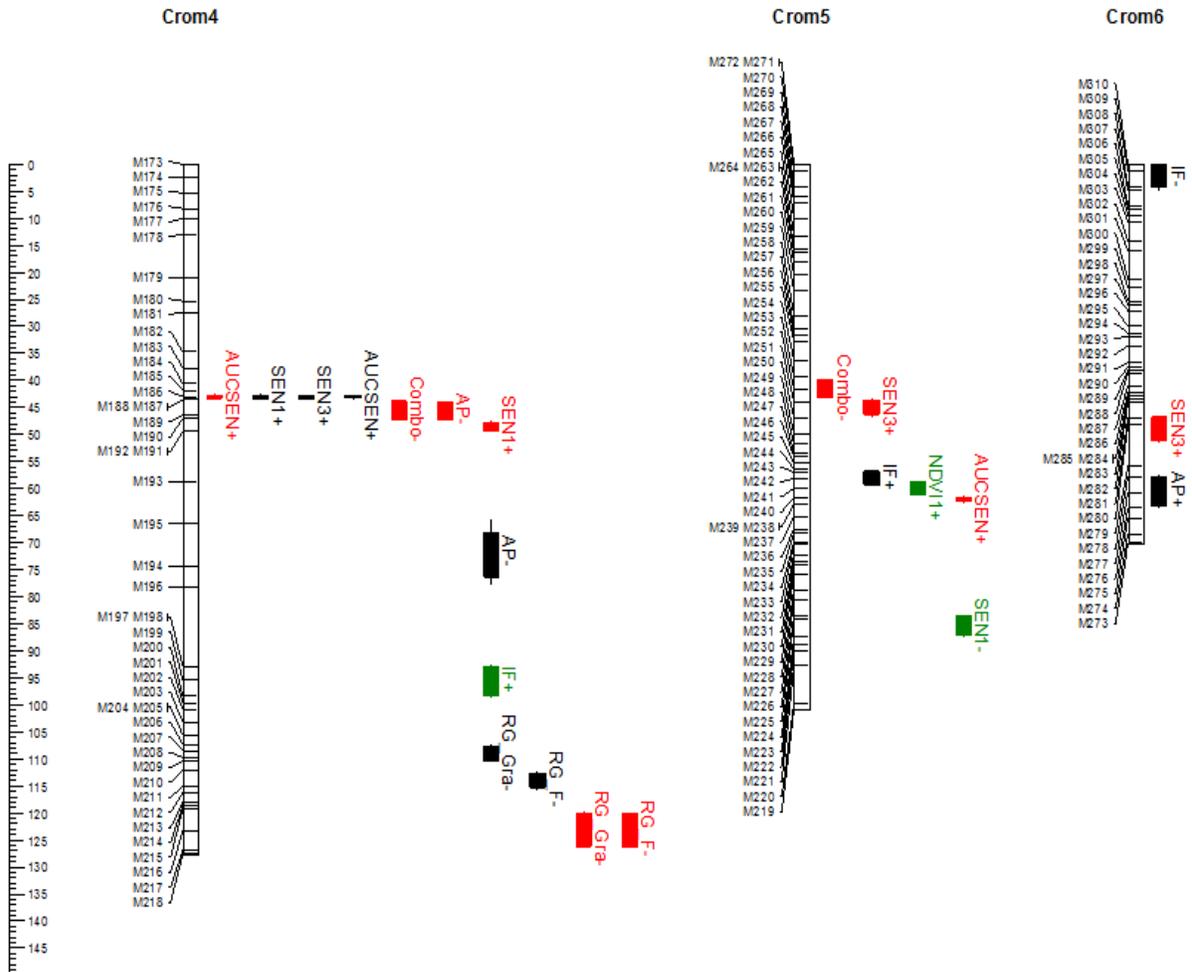


Figura A 2. Representación de cromosoma 4 al 6 con marcadores y QTL.

RG: rendimiento de grano, DA: Días a antesis, IF: intervalo de floración, AP: altura de planta, SEN: Senescencia, NDVI: índice de vegetación de diferencia normalizada, AUC (AUCSEN y AUCNDVI): área bajo la curva. Líneas DH en sequía (negro), Líneas DH en riego (rojo) y Cruzas de prueba (verde). Aditividad positiva progenitor recurrente (CML495) y aditividad negativa del donador (LPSC7F64).

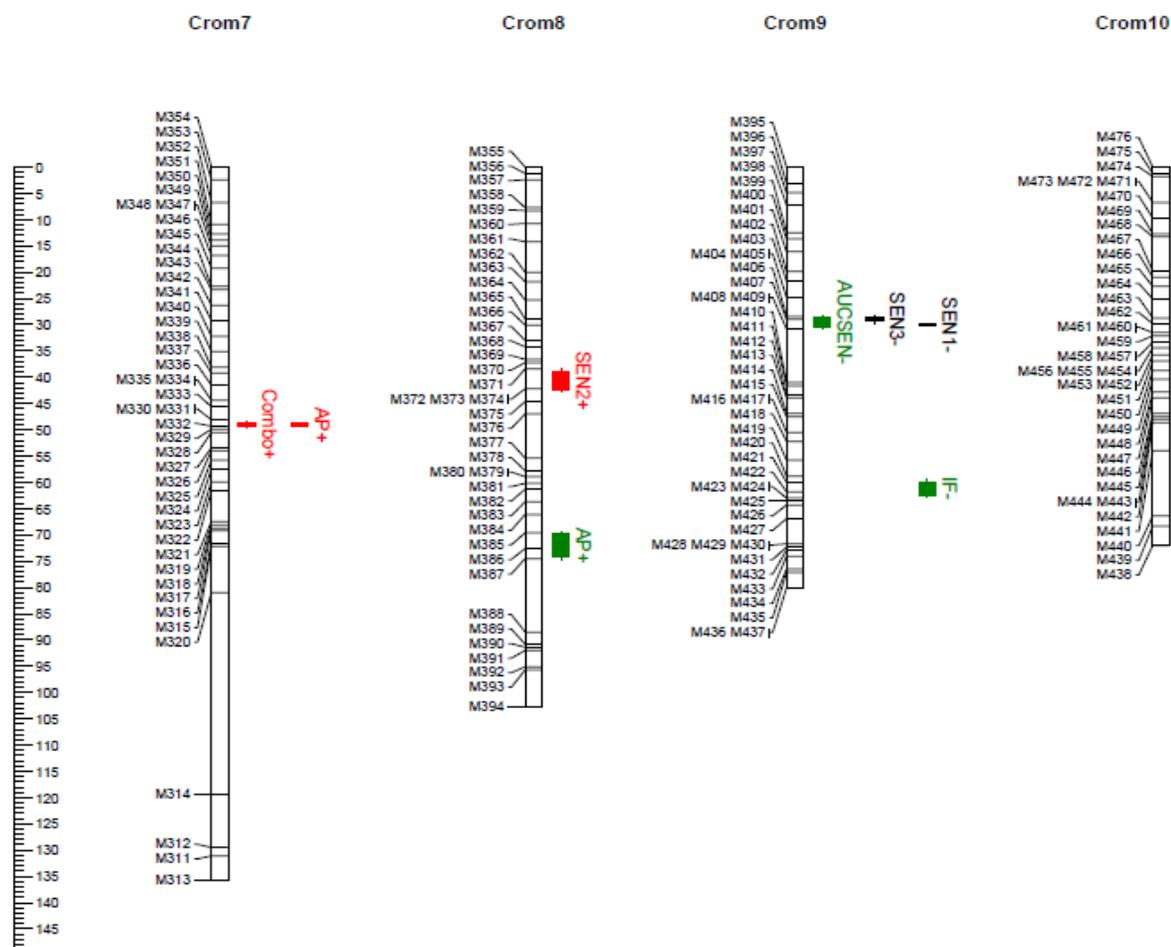


Figura A 3. Representación de cromosoma 7 al 10 con marcadores y QTL.

RG: rendimiento de grano, DA: Días a antesis, IF: intervalo de floración, AP: altura de planta, SEN: Senescencia, NDVI: índice de vegetación de diferencia normalizada, AUC (AUCSEN y AUCNDVI): área bajo la curva. Líneas DH en sequía (negro), Líneas DH en riego (rojo) y Cruzas de prueba (verde). Aditividad positiva progenitor recurrente (CML495) y aditividad negativa del donador (LPSC7F64).